

Особенности флоры печеночников (Hepaticae) термальных местообитаний Камчатки

В. А. БАКАЛИН, О. А. ЧЕРНЯГИНА*, В. Е. КИРИЧЕНКО*

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022, Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: v_bak@list.ru

*Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН
683024, Петропавловск-Камчатский, ул. Партизанская, 6
E-mail: defens@mail.kamchatka.ru

АННОТАЦИЯ

Описана флора печеночников ближайших окрестностей термальных источников на Камчатке. Выяснено, что широкое распространение гидротермопроявлений на Камчатке позволяет сохраниться в качестве реликтов некоторым теплолюбивым таксонам и произрастать небольшой группе видов, встречающейся только вблизи термальных полей на всем протяжении своего ареала. В целом таксономическое разнообразие печеночников термальных местообитаний весьма невелико: выявлено 45 видов.

Ключевые слова: печеночники, российский Дальний Восток, термальные местообитания, термофилы, Камчатка.

Камчатка занимает особое место в ряду регионов, где обнаружены выходы горячих вод: во-первых, горячие источники распространены здесь очень широко, а во-вторых, возраст водовмещающих толщ относительно невелик (от миоцена до современного). Своеобразное геологическое строение и особенности распределения климатических показателей предопределяют низкие уровни общей минерализации аномальных вод (от 0,5 до 6–7 г/л) при большой пестроте водородного показателя (от 2 до 9). Специфика почвообразования на территориях гидротермальных систем определяется взаимодействием педо- и литогенных процессов, набор и сочетания которых весьма своеобразны и не встреча-

ются в других природных почвах [5]. Появляются специфические процессы, не характерные для фоновых вулканических почв (прогревание, рубефакция, засоление и др.), что способствует отбору видов, способных выносить определенную минерализацию, и позволяет сформироваться флористическим комплексам, свойственным только этому типу местообитаний.

Из флоры окрестностей термальных источников Камчатки ранее описаны сосудистые растения [2]. Печеночники этих местообитаний на Камчатке специально не изучали, обобщения всего накопленного материала не проводилось. По имеющимся данным, сводок подобного рода для крупных регионов не существует.

В основу статьи положены материалы, собранные авторами при изучении экосистем

Бакалин Вадим Андреевич
Чернягина Ольга Андреевна
Кириченко Вадим Евгеньевич

термальных местообитаний Камчатки, с привлечением ранее опубликованных данных [3–5] и образцов, хранящихся в гербарии БПИ ДВО РАН (VLA, сборы А. Г. Микулина с Нижнесемячских ключей).

В статье обобщены сведения о произрастании печеночников вблизи 14 групп термальных источников: 3 группы расположены в Северной Камчатке (Тымлатские, Хухлотва-ямские, Русаковские), 3 – в Центральной (Окура, Оксинские и Киреунские), 5 – в Восточной (Нижнесемячские, долины Гейзеров, кальдеры Узон, Краеведческие, Таловские), 3 – в Южной Камчатке (Мутновские, Апачинские, Кошелевские). Географическое положение источников показано на рис. 1.



Рис. 1. Термальные источники, по которым имеются данные о флоре печеночников: 1 – Тымлатские, 2 – Хухлотва-ямские, 3 – Русаковские, 4 – Верхнекиреунские, 5 – Оксинские, 6 – Окура, 7 – Нижнесемячские, 8 – кальдеры Узон, 9 – долины Гейзеров, 10 – Краеведческие, 11 – Таловские, 12 – Мутновские, 13 – Апачинские, 14 – Кошелевские

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее показано, что флора сосудистых растений окружения термальных источников содержит небольшую, но весьма специфическую группу видов, известных на Камчатке только в этих местообитаниях [2, 6–9]. Та же ситуация характерна и для флоры печеночников. Характеристика выходов термальных вод и разнообразие печеночников вблизи них приведены в табл. 1. В непосредственной близости от термальных источников обнаружено 45 видов печеночников (табл. 2), подавляющее большинство из них либо факультативные термофилы, либо, что более правильно, умеренно терморезистентные виды. Большая часть их произрастает на субстрате с температурой не выше 15–20 °С и широко распространена в других типах местообитаний как на Камчатке, так и в сопредельных регионах, что, вероятно, свидетельствует в первую очередь об их способности выносить особый химический состав воды, а не о термофильности.

Диапазон температур среды произрастания печеночников, обнаруженных вблизи термальных источников, показан на рис. 2. Лидером по температурному пределу оказался космополит *Marchantia polymorpha*. Далее идут виды, выносящие температуру от 26 до 40 °С. Всего их оказалось 13. Удивляет присутствие в этой группе монтанного арктического циркумполярного *Lophozia sudetica*, монтанного арктического амфиацифического *Schofieldia monticola* и арктобореального циркумполярного *Lophozia silvicola*. Другие виды обладают высокой экологической пластичностью, и их произрастание при относительно высокой температуре не удивительно. При температуре среды от 10 до 25 °С возможно развитие еще 21 таксона, и ниже 10 °С встречено еще 10 видов. Последняя группа видов приурочена к условно-термальным источникам или растет там, где влияние горячих ключей сильно ослаблено.

Особый интерес представляют виды, обнаруженные только в окрестностях термальных водотоков. Таких таксонов оказалось 6, и они не образуют единого комплекса. *Calypogeia neogaea* известна, главным образом, с востока Северной Америки. Учитывая крайне низкую генеративную активность вида в

**Максимальная температура, рН, химический состав (по [16, 17]) и видовое разнообразие печеночников
вблизи термальных источников**

Источники, высота над ур. м., м	t_{max} , °С (в местах выхода воды); рН	Химический состав исходящих вод	Количество видов печеноч- ников
1. Русаковские, 580	72,6; 8,4	Слабоминерализованные кремнистые сульфатные кальциево-натриевые, азотные	5
2. Хухлотваямские, 305	57,5; 8,0	Маломинерализованные кремнистые сульфатные натриево-кальциевые, азотные	3
3. Тымлатские, 240	47,5; 6,4	Высокоминерализованные углекислые, сульфатно- гидрокарбонатные натриевые кремнистые борные	9
4. Верхнекиреун- ские, 480	до 100; 7,8–8,4	Маломинерализованные мышьяковистые, хлоридные натриевые борные кремнистые, азотно-углекислые	7
5. Оксинские, 700	57,0; 6,8	Маломинерализованные мышьяковистые, хлоридно- сульфатно-гидрокарбонатные натриевые кремнистые борные, азотно-углекислые	9
6. Окура, 820	5,0; 6,4	Маломинерализованные железистые, сульфатные кальциево-натриевые	8
7. Нижнесемячк- ские, 220	50,0; 6,5	Маломинерализованные мышьяковистые, хлоридно- сульфатно-гидрокарбонатные магниевые-кальциево- натриевые, углекислые, кремнистые	1
8. Кальдеры Узон, 660	До 100; 2,1–6,0	Маломинерализованные железистые (углекислые), сульфатно-хлоридные (смешан. катион. состав), кремнистые (сероводородные)	1
9. Долины Гейзеров, 510	До 100; 1,8–6,8	Мало-среднеминерализованные кремнистые, сульфат- ные (сульфатно-хлоридные) магниевые-натриевые (натриевые борные), азотно-углекислые	13
10. Краеведческие, 450	65,0; 6,6	Среднеминерализованные мышьяковистые, сульфат- но-хлоридные кальциево-натриевые кремнистые борные	1
11. Таловские, 430	33,0; 6,8	Среднеминерализованные железистые, сульфатно- хлоридные кальциево-натриевые мышьяковистые, кремнистые борные, углекисло-азотные	2
12. Мутновские (Дачные), 790	До 100; 3,2–9,4	Маломинерализованные углекислые, сульфатно-хло- ридные натриевые, кремнистые борные, водородно- сульфидные	3
13. Апачинские, 220	72,5; 8,8	Среднеминерализованные кремнистые, хлоридные натриевые, азотные	3
14. Кошелевские, 890	До 100; 2,0–8,4	Среднеминерализованные железистые, сульфатные аммониевые кремнистые, борные, углекислые	3

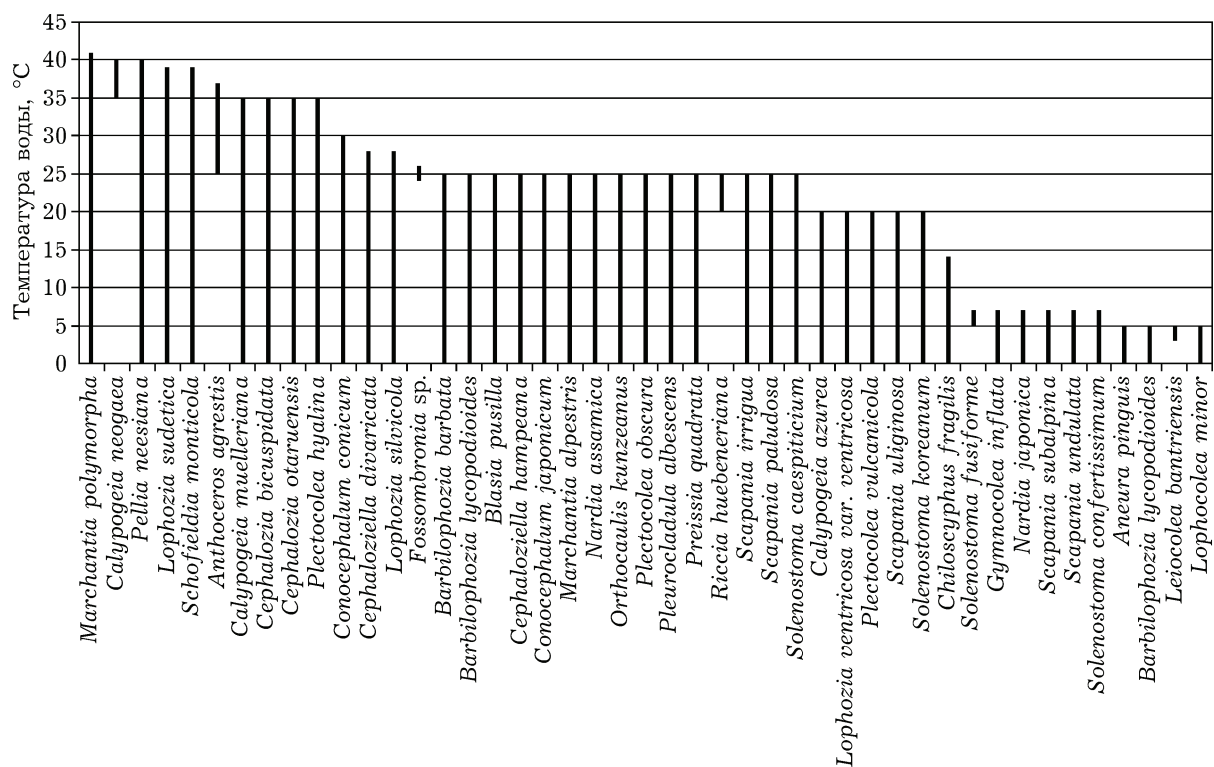


Рис. 2. Температурный спектр произрастания печеночников, обнаруженных на Камчатке вблизи термальных источников. Вертикальные полосы на диаграмме обозначают весь камчатский температурный спектр произрастания как в термальных, так и вне их

целом (с органами размножения вообще не был собран на Камчатке), можно предположить, что он является реликтом прежних, более теплых эпох. В Восточном полушарии *S. neogaea* известен из очень ограниченного числа местообитаний на северо-западе Пацифики.

Возможными реликтами теплых эпох являются также *Riccia huebeneriana* и *Fossombronia* sp. Последний род собран дважды в разных районах Камчатки и в обоих случаях без спорогонов, что делает невозможным определение видовой принадлежности. В любом случае как первый вид, так и все представители *Fossombronia* характеризуются значительно более южным распространением. Вид *Riccia huebeneriana* внесен в Красную книгу Камчатки [10].

Plectocolea vulcanicola и *Solenostoma fusiiforme* встречаются вблизи термальных источников не только на Камчатке, но и по всему своему ареалу. Как правило, оба указанных вида избегают горячей воды, но приуро-

чены к источникам с высоким содержанием соединений серы.

Произрастание *Leiocolea bantriensis*, по видимому, обусловлено не подогревом местообитания, а особым химизмом субстрата, совпадающего с экологическими предпочтениями вида. Камчатский регион, несмотря на значительную протяженность, почти лишен субстратов с щелочной реакцией водной вытяжки. Исключение составляют лишь травертиновые щиты в местах выходов термальной воды и некоторые разновидности вулканических пеплов. Таким образом, для базифильного, неактивного в генеративном отношении вида, каким является *L. bantriensis*, травертиновые обнажения являются единственным возможным субстратом для произрастания на Камчатке. В сходном типе местообитаний, на реликтовых травертиновых щитах, этот вид обнаружен и во Франции [11].

Как видно (см. табл. 2), наибольшим разнообразием отличаются следующие группы источников: Русаковские, Оксинские, доли-

Распространение печеночников по термальным местообитаниям на п-ове Камчатка и экологические условия произрастания (названия видов приводятся в соответствии со списком печеночников Камчатки [18])

Вид	Номер источника (в соотв. с рис. 1)	Экологические условия произрастания	Температурный диапазон произрастания, °С
1	2	3	4
<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort.	5	Травертиновые обнажения, омываемые остывшей термальной водой	5–7
<i>Anthoceros agrestis</i> Paton	2, 3	Вблизи естественных термалей, на почве	25–37
<i>Barbilophozia barbata</i> (Schmid. ex Schreb.) Loeske	3, 9	Термальные площадки	20–25
<i>B. lycopodioides</i> (Wallr.) Loeske	4	Мелкозем вдоль берега термального ручья	20–25
<i>B. hatcherii</i> (Evans.) Loeske	5	Травертиновые обнажения, омываемые остывшей термальной водой	5–7
<i>Blasia pusilla</i> L.	3, 5, 9	Термальные площадки и травертиновые обнажения	5–25
<i>Calypogeia azurea</i> Stotler et Crotz	12	Сырая обнаженная почва гидротермальных полей и термальных ручьев	15–20
<i>C. muelleriana</i> (Schiffn.) Mull. Frib.	1, 13	Песчаные берега по краям термалей и в основании вай <i>Oreopteris quelpartensis</i> (Christ.) Holub по берегу термального водотока	30–35
<i>C. neogaea</i> (R. M. Schust.) Bakalin	10, 11	Хвощево-печеночниковое болото с подтоком термальных вод	35–40
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.	6, 13	Песчаные берега по краю термали и травертиновые обнажения	5–35
<i>C. otaruensis</i> Steph.	14	Берега термального ручья с горячей водой	25–35
<i>Cephaloziella hampeana</i> (Nees) Schiffn.	4	Мелкозем вдоль берега термального ручья	20–25
<i>C. divaricata</i> (Sm.) Schiffn.	1, 3, 9	Теплая почва у горячего ключа, сухие и влажные термальные площадки, в том числе вблизи сольфатар	22–28
<i>Chiloscyphus fragilis</i> (A. Roth) Schiffn.	4	Берег термального ручья	14
<i>Conocephalum conicum</i> (L.) Underw.	1, 4, 5, 7, 9	Травертиновые обнажения вблизи термальных водотоков и термальные площадки	14–40
<i>C. japonicum</i> (Thunb.) Grolle	2, 3, 5, 9	Травертиновые обнажения и термальные площадки	5–25
<i>Fossombronina</i> sp.	4, 9	Мелкозем вдоль берега термального ручья и по краю горячего котла	24–26
<i>Gymnocolea inflata</i> (Huds.) Dumort.	6, 9	Травертиновые обнажения и термальные площадки	5–7
<i>Leiocolea bantriensis</i> (Hook.) Joerg.	5	Травертиновые обнажения разрушающегося щита вблизи термального водотока	3–5
<i>Lophocolea minor</i> Nees	5	То же	3–5
<i>Lophozia silvicola</i> H. Buch	9	Термальная площадка	27,5

1	2	3	4
<i>L. sudetica</i> (Huebener) Grolle	1, 6	Травертин куполов или в основании вай <i>Oreopteris quelpartensis</i>	5–39
<i>L. ventricosa</i> (Dicks.) Dumort. var. <i>ventricosa</i>	1, 3	Термальные площадки	20
<i>Marchantia alpestris</i> (Nees) Burgeff	3, 5	То же	25
<i>M. latifolia</i> S. Gray	1, 2, 3	Термальные площадки и травертиновые щиты	30–41
<i>Nardia assamica</i> (Mitt.) Amak.	9, 12	Почва термальных полей	15–25
<i>N. japonica</i> Steph.	6	Травертиновый щит	5–7
<i>Orthocaulis kunzeanus</i> (Huebener) H. Buch.	3, 9	Термальные площадки	25
<i>Pellia neesiana</i> (Gott.) Limpr.	5, 11, 14	Термальные болота и травертиновые обнажения, омываемые остывающей термальной водой	5–40
<i>Plectocolea hyalina</i> (Lyell.) Mitt.	13	Песчаные края термали	35
<i>P. obscura</i> A. Evans	12	Теплая почва на термальном поле	25
<i>P. vulcanicola</i> Schiffn.	8	Обнаженная почва в термальных группировках	0–7
<i>Pleurocladula albescens</i> (Hook.) Grolle	6, 9	Травертиновый щит и термальная площадка	5–25
<i>Preissia quadrata</i> (Scop.) Nees	4, 5, 9	Мелкозем вдоль берега термального ручья, травертиновые обнажения	20–25
<i>Riccia huebeneriana</i> Lindenb.	4	Мелкозем вдоль берега термального ручья	20–25
<i>Scapania irrigua</i> (Nees) Nees	9	Термальная площадка	24,5
<i>S. paludosa</i> (Mull. Frib.) Mull. Frib.	14	Термальное болотце	25
<i>S. subalpina</i> (Nees ex Lindenb.) Dumort.	6	Травертиновый щит, омываемый условно-термальной водой	5–7
<i>S. uliginosa</i> (Lindenb.) Dumort.	12	Берега термальных водотоков	20
<i>S. undulata</i> (L.) Dumort.	6	Травертиновый щит условно-термальных источников	5–7
<i>Schofieldia monticola</i> Godfrey	1	Травертиновый щит, в основании вай <i>Oreopteris quelpartensis</i>	39
<i>Solenostoma caespiticium</i> (Lindenb.) Steph.	4, 9	Мелкозем вдоль берега термального ручья, термальная площадка	20–25
<i>S. confertissimum</i> (Nees) Schljak.	6	Травертиновый купол условно-термальных источников	5–7
<i>S. fusiforme</i> (Steph.) R. M. Schust.	5, 8	То же	5–7
<i>S. koreanum</i> Steph.	9	Термальная площадка, под <i>Fili pendula camtschatica</i> (Pall.) Maxim.	20

ны Гейзеров и Окура. По-видимому, это связано с тем, что они расположены на травертиновых куполах, с рН среды, близкой к нейтральной, низкой минерализацией (до 1 г/л) и, вероятно, довольно интенсивным водообменом, в большой степени формирующимся за счет притока метеорных вод (осадков). Но данное предположение в большей части условно, поскольку сценарии развития биоты в разных макроклиматических условиях отличаются. Так, в ряде мест развитие мохообразных сильно подавляется мощным травяным покровом, и их разнообразие сильно снижено из-за влияния третьих факторов.

Очевидно, что имеющиеся сведения о печеночниках термопроявлений Камчатки все еще неполны. Главной причиной этой неполноты является труднодоступность большинства термальных источников. Но и доступные данные свидетельствуют о значительной актуальности исследования флоры термальных местообитаний, формирующихся в районах современной вулканической активности у горячих и теплых минерализованных источников (а также у фумарол, грязевых котлов и других поверхностных гидротермопроявлений).

Это положение подтверждает ряд интересных находок в последние годы. Так, в 2006 г. на Камчатке, у Русаковских и Хухлотваямских горячих ключей найден *Anthoceros agrestis* Paton. По имеющимся данным, находки *Anthoceros agrestis* отстоят на север от ранее известного нахождения (Приморский край) приблизительно на 2600 км. В целом представители отдела антоцеротовых характеризуются неморально-тропическим распространением, а в пределах бореальной зоны и севернее имеются лишь единичные их местонахождения. В сходных с камчатскими условиях произрастания в Исландии известен *Phaeoceros carolinianus* (Michx.) Prosk. как *P. laevis* ssp. *carolinianus* (Michx.) Prosk. [12], встречающийся по берегам термальных водотоков. Возможно, антоцерот на Камчатке является реликтом теплых эпох, особенно учитывая, что *Anthoceros agrestis* не обнаружен на Камчатке и в сопредельных районах в других экологических условиях [13]. Среди мхов такие виды тоже, несомненно, существуют. К ним относятся *Thuidium ther-*

mophilum Czernyadjeva [14] и *Campilopus umbellatus* (Arn.) Paris [15].

Выражаем благодарность Тихоокеанскому центру окружающей среды и природных ресурсов (PERC, США), поддержка которого помогла провести экспедиционные исследования в отдаленных и труднодоступных районах Камчатки (Киреунские, Тымлатские, Русаковские ключи). Работа В. А. Бакалина частично поддержана грантами РФФИ № 10-04-0050 и 10-04-92150-ГФЕН.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гольдфарб И. Л. Влияние гидротермального процесса на почвообразование (на примере Камчатки): Автореф. ... канд. геогр. наук. М., 2005. 26 с.
2. Комаров В. Л. Ботанический очерк Камчатки // Камчатский сборник. 1940. Т. 1. С. 5–52.
3. Чернядьева И. В., Потемкин А. Д. Мохообразные // Флора и растительность Южной Камчатки: на примере Южно-Камчатского государственного заказника / под ред. В. Ю. Нешатаевой. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2002. С. 73–98.
4. Потемкин А. Д. Новые и малоизвестные для России печеночники с Камчатки и из Приморского края (российский Дальний Восток) // *Arctoa*. 2003. №. 12. С. 75–82.
5. Благодатских Л. С., Дуда Й. О флоре печеночников полуострова Камчатка // *Нов. сист. низш. раст.* 2001. Т. 34. С. 218–220.
6. Липшиц С. Ю. К познанию флоры и растительности горячих источников Камчатки // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1936. Т. 45, № 2. С. 143–158.
7. Смазнова В. П. Геоботанические признаки термопроявлений Камчатки // *Вопросы географии Камчатки*. 1982. №. 8. С. 76–78.
8. Чернягина О. А. Флора термальных местообитаний Камчатки // *Тр. Камчатского ин-та экологии и природопользования*. 2000. Вып. 1. С. 198–227.
9. Якубов В. В. Материалы к флоре горячих источников Кроноцкого заповедника (Камчатская область) // *Комаровские чтения*. 1996. Вып. 42. С. 69–78.
10. Бакалин В. А. Риччия Хюбенера // *Красная книга Камчатки*. Т. 2. Растения, грибы, термофильные микроорганизмы / под ред. О. А. Чернягиной. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2007. С. 204.
11. Pentecost A. Bryophytes from some travertine-depositing sites in France and the U. K.: relationships with climate and water chemistry // *J. Bryology*. 2002. Vol. 24. P. 233–241.
12. Damsholt K. *Illustrated Flora of Nordic Liverworts and Hornworts*. Odense: Knud Graphic Consult, 2002. 840 p.
13. Bakalin V. A., Chernyagina O. A., Kirichenko V. E. Anthocerotophyta – a new division of plants for the flora of Kamchatka (North-West Pacific) // *Arctoa*. 2007. Vol. 16. P. 153–156.
14. Czernyadjeva I. V., Cherdantseva V. Ya., Ignatov M. S., Milyutina I. A. *Thuidium thermophilum* (Thuidiaceae,

- Bryophyta), a new species from Kamchatka // Ibid. 2006. Vol. 15. P. 195–202.
15. Ignatova E. A., Samkova T. Yu. *Campylopus umbellatus* (Arn.) Paris (Leucobryaceae, Musci) – a new species for Russia // Ibid. 2006. Vol. 15. С. 215–218.
16. Петров М. А. Отчет о результатах специализированных гидрогеологических работ по оценке перспектив Камчатской области на минеральные воды (1987–1991 гг.) / ФГУ “КамТФГИ”, инв. № 5503. 1996. 40 с.
17. Петров М. А. Отчет о результатах специализированной работы по составлению технико-экономических соображений поисков, разведки и освоения минеральных вод Камчатской области / ФГУ “КамТФГИ”, инв. № 5873. 1996. 35 с.
18. Бакалин В. А. Печеночники Камчатки: итоги изучения // Докл. VII науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей” / под ред. О. А. Чернягиной. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2007. С. 6–14.

Features of the Flora of Liverworts (Hepaticae) of Termal Habitats in Kamchatka

V. A. BAKALIN, O. A. CHERNYAGINA*, V. E. KIRICHENKO*

*Institute of Soil Biology FEB RAS
690022, Vladivostok, 100-letiya Vladivostoka ave., 159
E-mail: v_bak@list.ru*

**Kamchat Affiliation of the Pacific Institute of Geography FEB RAS
683024, Petropavlovsk-Kamchatsky, Partizanskaya str., 6
E-mail: defens@mail.kamchatka.ru*

The flora of liverworts (Hepaticae) in the nearest surroundings of thermal sources at Kamchatka is described. It is revealed that the wide propagation of hydrothermal activity over Kamchatka allows conserving some heat-loving taxons and growing a small group of species occurring only in the vicinity of thermal fields over the entire natural habitat. In general, the taxonomix diversity of Hepaticae from thermal habitats is rather low: 45 species have been revealed.

Key words: Hepaticae, Russian Far East, thermal habitats, thermophiles, Kamchatka.