

## СООБЩЕНИЯ

УДК 582.333.39 (571)

© В. А. Бакалин

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ПЕЧЕНОЧНИКОВ ЮГА  
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКАV. A. BAKALIN. FEATURES OF THE LIVERWORT FLORA  
OF THE SOUTHERN RUSSIAN FAR EASTБиолого-почвенный институт ДВО РАН  
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159  
Факс (4232) 310193  
E-mail: v\_bak@list.ru  
Поступила 30.05.2006

Окончательный вариант получен 08.10.2007

На юге российского Дальнего Востока выявлено более 200 видов печеночников. Своеобразие и таксономическое богатство флоры этой территории определяется присутствием восточноазиатских видов, которые концентрируются в темнохвойных горных лесах юга Приморского края и Южных Курил.

Ключевые слова: печеночники, Курильские острова, Приморский край, восточноазиатские виды, темнохвойные леса. тр. 42

История изучения печеночников южной части российского Дальнего Востока насчитывает более 150 лет. Первые сборы были сделаны здесь в середине XIX столетия К. И. Максимовичем, Ф. Б. Шмидтом, Л. И. Шренком, П. П. Гленом. Результаты их обработки отражены в ряде работ (Regel, 1861; Schmidt, 1869 и др.). С юго-восточной окраины России был описан ряд новых для науки видов. Так, например, S. O. Lindberg (1875) в своей работе по мхам Северо-Восточной Азии приводит оригинальные описания *Diplophyllum plicatum* Lindb. (= *Macrodiplrophyllum plicatum* (Lindb.) N. Perss.), *Mylia verrucosa* Lindb. и *Porella grandiloba* Lindb. Следует отметить, что практически все публикации по печеночникам этой территории до 1970-х годов основывались на коллекциях, собранных неспециалистами, исключение составляют лишь работы Д. К. Зерова (1953, 1954, 1965 и др.), написанные главным образом по результатам определения сборов украинского бриолога А. С. Лазаренко. Интересными в фитогеографическом плане являются статьи А. Л. Абрамовой и И. И. Абрамова (1975а, б), где впервые обсуждается специфика флоры печеночников российского Дальнего Востока.

Первым специалистом-гепатикологом работавшим на юго-востоке России стала С. К. Гамбарян (см.: Черданцева, Егорова, 2001), внесшая большой вклад в познание флоры печеночников этого района. Особо следует отметить опубликованную ею монографию «Антоцеротовые и печеночники Южного Приморья», а также очерк по истории исследования печеночников юга Дальнего Востока России и список печеночников известных с этой территории (Гамбарян, 1990, 1992, 1993).

В последнюю четверть XX и в начале XXI вв. вышли в свет статьи по результатам обработки непрофессиональных сборов (Koronen et al., 1978; Игнатов и др.,

1990; Абрамова, Бакалин, 2002). Лишь одна публикация (Konstantinova et al., 2002) была основана на коллекции, собранной специалистом по мхам.

Все проведенные исследования подтвердили высокое таксономическое богатство флоры печеночников юга российского Дальнего Востока и ее специфичность относительно других региональных флор России, что в значительной степени обусловлено ее принадлежностью к Восточноазиатской флористической области. Этот вопрос рассматривается в упомянутой статье Абрамовой и Абрамова (1975б), однако в то время, объем имевшихся данных был значительно меньше нынешнего. В настоящее время целесообразно вернуться к обсуждению этого вопроса с учетом последних флористических данных.

Обычно под понятием «юга российского Дальнего Востока» подразумеваются области южнее Станового хребта и о-ва Уруп и восточнее западной окраины Амурской обл., до государственной границы Российской Федерации на юге. Такая трактовка понятия принята во «Флоре СССР» (1964), а также в обобщающих списках мхов (Ignatov, Afonina, 1992) и печеночников (Konstantinova et al., 1992) бывшего СССР. Это деление, возможно, удобное с практической точки зрения, слабо подтверждается фитогеографическими данными. В действительности, как это показано А. Л. Тахтаджяном (1978) и подтверждено статистической обработкой обширнейшего материала П. В. Крестовым (2005), явственно выделяется крайний юго-восток «юга российского Дальнего Востока», относящийся к Восточноазиатской области Голарктического флористического царства и определенно включающий узкую полосу на крайнем юге Хабаровского края, Приморский край и Южные Курилы. Фитогеографическое положение Южного Сахалина оказывается спорным. Так, Тахтаджян (1978), объединяя южную часть о-ва Сахалин с Южными Курилами и Хоккайдо, относит их к Сахалино-Хоккайдской провинции Восточноазиатской области. Однако, по мнению Крестова (2005: 37) «северная граница провинции, а следовательно, и Восточноазиатской области, смещается к югу и проходит между Сахалином, оставляя его в Бореальной зоне, и Хоккайдо». В любом случае несомненно наличие на нашей территории двух различных провинций Восточноазиатской области: Маньчжурской и Курило-Хоккайдской (Крестов, 2005) или Сахалино-Хоккайдской (Тахтаджян, 1978).

Исключительно интересна флора Маньчжурской провинции Восточноазиатской области, частично располагающейся на территории России. Ее северная граница проходит приблизительно по долине Амура и очерчена ареалом ряда восточноазиатских видов, таких как *Pinus koraiensis* (Siebold) Zucc., *Schisandra chinensis* (Turcz.) Boill., *Juglans mandshurica* Maxim., *Phellodendron amurense* Rupr. и др. (Тахтаджян, 1978). У мохообразных, ареалы которых отличаются большими размерами по сравнению с сосудистыми растениями (Herzog, 1926), такая четкая граница в распространении таксонов отсутствует. Тем не менее имеется ряд видов, ограниченных в своем распространении на территории России Маньчжурской провинцией, а точнее даже Приморским краем. Из мхов можно назвать типичные виды восточноазиатских субтропиков: *Miyabea fruticella* (Mitt.) Broth. и *Homaliadelphus laevidentatus* (Okam.) Iwats. (Бардунов, Черданцева, 1982).

Распространение некоторых печеночников на территории России также ограничено лишь Приморским краем (здесь и далее при указании распространения печеночников на территории России кроме собственных материалов и материалов гербария VLA использованы опубликованные данные (Bakalin, 2005; Vana, Ignatov, 1995; Гамбарян, 1992; Нюшко, Потемкин, 2005; Казановский, Потемкин, 1995)). Это восточноазиатские таксоны *Hattorianthus erimonus* (Steph.) R. M. Schust., *Bazania japonica* (Sande Lac.) Lindb., *Metacalypogeia cordifolia* (Steph.) H. Inoue, *So-*

*lenostoma rishiriense* Amakawa, *Plagiochila hakkodensis* Steph., *Radula japonica* Gottsche in Steph., *Porella densifolia* (Steph.) S. Hatt., *P. oblongifolia* S. Hatt., *P. urogea* (C. Mass.) Chen, *Jubula japonica* Steph., *Frullania diversitexta* Steph., *Cololejeunea japonica* (Schiffn.) S. Hatt., *Lejeunea japonica* Mitt., *Peltolepis japonica* (Shimizu et S. Hatt.) S. Hatt., *Athalamia nana* (Shimizu et S. Hatt.) S. Hatt., *Asterella leptophylla* (Mont.) Grolle. и таксоны более широкого (преимущественно палеотропического, восточноазиатско-северноамериканского и др.) распространения, но на территорию России «заходящие» только в ее восточноазиатскую часть: *Cephaloziella spinicaulis* Douin, *Placanthus birmensis* (Steph.) R. M. Schust., (?) *Anomylia cuneifolia* (Hook.) R. M. Schust.,<sup>1</sup> *Trichocoleopsis sacculata*, *Radula auriculata* (Mitt.) Okam. и *Targionia indici* Udar et Gupta.

Ряд восточноазиатских таксонов распространяется за пределы Маньчжурской провинции. Здесь можно выделить: виды «ближнего» проникновения, достигающие прилегающих к Восточноазиатской области частей Хабаровского края и Амурской обл.: *Mylia verrucosa*, *Macvicaria ulophylla*, *Porella chinensis*, *Frullania muscicola*, *Trocholejeunea sandvicensis*, *Cololejeunea ornata* A. Evans и виды «дальнего» западного проникновения, достигающие Иркутской и Читинской областей, республики Якутия или даже Алтае-Саянского региона Южной Сибири: *Bazzania bidentula* (Steph.) W. E. Nicholson in Horik., *Solenostoma pyriformum* (кроме Восточноазиатской области также встречается в Северной Америке: Schuster, 1969), *Porella gracillima* Mitt., *Porella vernicosa*, *Frullania crispiplicata* Yuzava et S. Hatt., *Frullania inflata* Gottsche, Lindenb. et Nees, *Frullania koponenii* S. Hatt., *Frullania taradakensis*, *Cololejeunea subkodamae* Mizut., *Plagiochasma japonicum* (Steph.) C. Massal. (кроме Восточноазиатской области встречается в Бутане, Индии, Филиппинах и на Гавайях: Bischler, 1979).

Возможно, что ряд видов проникает из Манчжурии далеко на север, однако крайне слабая изученность севера Хабаровского края и Магаданской обл. не позволяют сделать никаких замечаний на этот счет.

Еще одним районом с большим количеством восточноазиатских таксонов являются Южные Курилы и южная часть о-ва Сахалин. Из Японского архипелага на южные Курильские острова, по-видимому, проникли *Mylia verrucosa*, *Neohattoria herzogii*, *Plectocolea rosulans*, *Scapania parvireta* Steph., *S. ciliata* Samde Lac., *S. diplophyloides* Amakawa et S. Hatt., *Schistochilopsis cornuta* (Steph.) Konstant., *Nipponolejeunea subalpina* S. Hatt.; на о-в Сахалин — *Blepharostoma minus* Horik., *Frullania appendiculata*, *F. muscicola*, *Lophozia lacerata* N. Kitag., *Mylia verrucosa*, *M. nuda* H. Inoue et Yang, *Nipponolejeunea subalpina*, *Porella fauriei* (Steph.) S. Hatt., *Radula brunnea* Steph. Некоторые таксоны найдены на Курильской гряде за пределами Восточноазиатской области и даже севернее, на Камчатке и Командорах, такие как *Bazzania ovifolia* Mitt., *Plectocolea infusca* Mitt., *Radula constricta* Steph., *Conocepalum japonicum* (Thunb.) Grolle, *Targionia hypophylla* L. (последний часто встречается в средиземноморской Европе, реже в Румынии, Швейцарии, дизъюнктивно распространен в Китае, Новой Зеландии, юго-восточной Австралии, в Южной Америке

<sup>1</sup> Этот вид имеет приатлантический ареал и указание его для Приморского края, скорее всего, ошибочно. Из переписки с составителями Красной Книги России (архив лаборатории низших растений БПИ ДВО РАН) С. К. Гамбарян, приводившая этот вид для Приморского края, материал по нему отправила на проверку R. Grolle, однако он был утерян. В связи с неуверенностью в правильности указания этого вида Гамбарян просила составителей списка исключить *Anomylia cuneifolia* из Красной Книги России. В настоящий момент в гербарии VLA имеется лишь 2 образца, определенные как *A. cuneifolia*, содержащих по несколько побегов и относящихся, вероятно, к слабо развитой *Crossogyna autumnalis* (DC) Schljakov.

известен из Чили, Боливии, Аргентины, в Северной из Мексики и южных штатов США: Schuster, 1992), *Plectocolea vulcanicola* Schiffn., *Solenostoma fusiforme* (Steph.) R. M. Schust., *Cryptocoleopsis imbricata* Amakawa, *Kurzia makinoana* (Steph.) Grolle, *Lophozia lacerata* и *Ptilidium californicum* (Austin) Pearson.

Некоторые виды оказываются общими для российских частей Сахалино-Хоккайдской и Маньчжурской провинций: *Schistochilopsis cornuta*, *Solenostoma pyriforme*, *Mylia verrucosa*, *Pedinophyllum truncatum*, *Radula obtusiloba* Steph., *Porella fauriei*, *Porella grandiloba*, *Porella gracillima*, *Frullania appendiculata*, *F. muscicola*.

Всего на Дальнем Востоке России в том понимании, как это принято в Списке печеночников территории бывшего СССР (Konstantinova et al., 1992), известно 292 вида (Константинова, 2005). Цифра эта не включает несколько последних находок и действительное число выявленных здесь видов в настоящее время приближается к 300. Согласно Константиновой (цит. соч.), число видов специфичных для Дальнего Востока очень велико — 55 (для сравнения следующим регионом по величине специфичных таксонов является Кавказ, где встречается лишь 15 видов). При этом следует учесть, что на севере Дальнего Востока России (п-ов Камчатка и Северные Курилы) пока выявлено лишь 6 специфичных таксонов: *Cryptocoleopsis imbricata*, *Marsupella adusta* (Nees) Spruce (кроме Камчатки, в России вид, возможно, встречается в Прибайкалье, см. Konstantinova et al., 1992), *Nardia compressa* (Hook.) S. Gray, *N. unispiralis* Amakawa, *Plectocolea obscura* A. Evans, *Schofieldia monticola* Godfrey). Таким образом, наибольшее своеобразие флоры печеночников российского Дальнего Востока наблюдается в южной его части, на территории, относящейся к Восточноазиатской флористической области и выражается в присутствии видов восточноазиатского распространения.

Известно, что многие виды встречаются в определенной зоне и связаны с определенным типом сообществ. Блестящий пример — распространение *Lophozia ascendens* (Warnst) R. M. Schust. — таксона, встречающегося лишь на гнилой древесине в хвойных лесах и не известного (за редчайшими исключениями) из других сообществ. То же самое может касаться и восточноазиатской фракции видов российской флоры. В этой связи можно предположить, что восточноазиатские виды печеночников должны быть привязаны к зональным сообществам, образованным такими доминантами, как *Juglans*, *Quercus* и др. Однако на поверку оказывается, что ценогическая приуроченность печеночников лишь в слабой степени связана с этими доминантами. Например, *Pedinophyllum truncatum*, *Frullania appendiculata* встречаются главным образом в хвойных лесах, образованных такими далеко идущими на север породами, как *Picea ajanensis* (Lindbl. et Gord.) Fisch. и *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. Также многие печеночники, которые долгое время были известны в Приморском крае лишь из широколиственных лесов, оказались наиболее частыми в хвойных. Это касается *Trichocoleopsis sacculata*, *Lejeunea japonica*, *Radula auriculata* и других. Там же, в пихтовых и еловых лесах, был обнаружен еще ряд новых для России восточноазиатских видов.

Попытаемся проверить эту точку зрения, начав с истории, но приняв во внимание не изучавшиеся районы, а поясню приуроченность исследований. Первые сборы печеночников в Приморском крае сделаны Максимовичем еще в середине XIX в. в окрестностях имевшихся тогда дорог, т.е. в нижних высотных поясах. Морские экспедиции вдоль Сахалина, в которых принимали участие Глен и Шмидт, исходя из специфики транспортного средства также ограничивали районы сборов в основном прибрежной полосой. Лазаренко подавляющее большинство сборов сделал в районе нынешнего Уссурийского заповедника, где высокие поднятия местности отсутствуют. Основные исследования, проведенные Гамбарян, были

направлены на изучение флоры доминирующих растительных сообществ, таких как широколиственные и кедрово-широколиственные леса, набор печеночников в которых ограничен *Porella* spp., *Lejeunea japonica*, *Frullania muscicola*, и еще небольшим рядом видов, так что в общей сложности их суммарное количество для хорошо исследованного выдела размером около 100 км<sup>2</sup> колеблется в пределах 20—30 таксонов.

Результатом такой направленности в исследованиях явилась неполнота выявления флоры юга российского Дальнего Востока и ошибочное представление о месте концентрации восточноазиатских видов. Актуальность и целесообразность изучения горных сообществ *a priori* обосновывается следующим фактором: печеночники в большинстве своем очень требовательны к постоянному увлажнению, а склоны гор, например Сихотэ-Алиня, увлажняются муссонными ветрами.

Более или менее детальное описание горной флоры дается в работе Гамбарян (2001), посвященной печеночникам Сихотэ-Алинского заповедника. В ней приводятся сведения о распространении 89 видов, что, по-видимому, составляет около 70 % действительного таксономического разнообразия. Во флоре отсутствуют виды таких восточноазиатских родов, как *Hattorianthus*, *Trichocoleopsis*, слабо представлены виды родов *Radula*, *Porella*, но относительно многочисленны *Scapania*, *Marsupella* и другие, что свидетельствует о пограничном положении этой территории. В другой работе, посвященной мохообразным верхних поясов гор Амуро-Удского междуречья (50—53° с. ш. и 134° в. д.), описана флора, типичная для Бореальной области, в которой присутствует лишь один восточноазиатский вид — *Mylia verrucosa* (Черданцева и др., 1997). Таким образом, при продвижении на север, несмотря на высокую влажность, термическая составляющая климата ограничивает возможности произрастания восточноазиатских видов в горах значительно раньше, чем на равнинах. Результатом является преобладание в горных флорах уже среднего Сихотэ-Алиня бореальных и арктогорных видов, в то время как наибольшее разнообразие неморальных и даже преимущественно субтропических печеночников сконцентрировано в горных системах южной части Приморского края.

Это предположение подтверждается некоторыми недавними находками, сделанными автором в ходе кратковременного исследования хребтов Ливадийского и Чандолаз, на юге Приморского края. По числу выявленных новинок четко выделяются темнохвойные сообщества Ливадийского хребта. Поясу влажных хвойных лесов (т.е. ельников и пихтарников) свойственны такие восточноазиатские таксоны, как *Trichocoleopsis sacculata*, *Bazzania japonica*, *Schistochilopsis cornuta*, *Radula auriculata* и другие. Здесь же впервые в России были обнаружены *Plectocolea rosulans* (Steph.) S. Hatt., *Scapania lingulata* Steph. и *Radula tokiensis* Steph. Это исследование, носящее рекогносцировочный характер, подтверждает слабую изученность юга российского Дальнего Востока, во-первых, и актуальность изучения печеночников горных сообществ, во-вторых.

Кратко рассмотрим закономерности распределения печеночников на южных Курильских островах. По результатам проведенных нами исследований в последние два года на островах Кунашир, Шикотан и Итуруп составлены списки, насчитывающие более 100 видов печеночников для каждого острова. Найден ряд редких восточноазиатских видов, но главным оказалось то, что большинство восточноазиатских печеночников, таких как *Nipponolejeunea subalpina*, *Neohattoria herzogii*, *Nardia subclavata* (Steph.) Amakawa, *Plectocolea infusca* Mitt., *Plectocolea rosulans*, *Scapania ampliata* Steph., *Scapania parvixeta* Steph., найдены именно в темнохвойных сообществах на высотах от 300 до 700 м над ур. м. Некоторые из восточноазиатских видов спускаются почти до уровня моря, но и там привязаны

к влажным ельникам из *Picea glehnii*. Широколиственные (кленовые, дубовые) леса, особенно при отсутствии кристаллических обнажений, оказались удивительно бедными. Там обнаруживаются лишь такие тривиальные голарктические виды, как *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort., и по обочинам дорог — *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort. и *Lepidozia reptans* (L.) Dumort. Таким образом, закономерности распределения видов печеночников, выраженные в Приморском крае, проявляются и на Курильских островах.

Во флоре южной части о-ва Сахалин давно было известно (Kitagawa, 1963; Yamada, 1979) нахождение ряда преимущественно восточноазиатских таксонов, таких как *Radula brunnea*, *Nipponolejeunea subalpina*, *Bazzania ovifolia*, *Frullania appendiculata*, *F. muscicola*, *Mylia verrucosa*, *Porella gracillima*, *P. grandiloba*, *P. vernicosa*. Определение небольших коллекций позволило пополнить этот список *Frullania koponenii*, *Mylia nuda*, *Nardia assamica* (Mitt.) Amakawa и *Radula constricta* (Bakalin et. al., 2005). Таким образом, фракция восточноазиатских видов на Сахалине ощутимо присутствует. Однако рассмотрение ареалов этих таксонов показало, что практически все они встречаются довольно далеко за пределами Восточноазиатской области (например, *Porella gracillima* и *P. grandiloba* в Южной Сибири; *Mylia verrucosa* в северной части Амурской области, *Nardia assamica* и *Radula constricta* на Камчатке и т. п.). Таким образом, флора Южного Сахалина, будучи обогащенной рядом восточноазиатских видов, тем не менее вряд ли является «восточноазиатской» по сути. Видимо, прав П. В. Крестов (2005, см. выше), вычлняя эту территорию из состава Восточноазиатской области.

Таким образом, своеобразие флоры печеночников российского Дальнего Востока объясняется присутствием восточноазиатских видов, большая часть которых концентрируется в темнохвойных горных лесах юга Приморского края и Южных Курил. Изученность печеночников юга российского Дальнего Востока в целом недостаточна. В свете вышеприведенных рассуждений представляется наиболее актуальным проведение исследований в горных системах южной части Приморского края и на южных островах Курильского архипелага.

### Благодарности

Автор признателен д-ру К. Yamada (Hattori Botanical Laboratory, Japan) за проверку определения *Radula tokiensis* и В. П. Ветровой (КФ ТИГ ДВО РАН) за прочтение рукописи и ценные замечания.

Исследование частично поддержано грантами Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-05-64137), ДВО РАН (№ 06-III-A-06-153, 06-III-B-06-190, 06-III-D-06-230) и Фондом содействия отечественной науке.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Тропические связи печеночников СССР // К. М. Сытник (отв. ред.). Флора, систематика и филогения растений. Киев, 1975а. С. 146—153.
- Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Некоторые особенности флоры печеночных мхов Дальнего Востока // К. М. Сытник (отв. ред.). Флора, систематика и филогения растений. Киев, 1975б. С. 153—160.
- Абрамова Л. И., Бакалин В. А. О флоре печеночников Зейского заповедника (Амурская область) // Бюл. Московск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2002. Т. 10. Вып. 2. С. 65—67.
- Бардунов Л. В., Черданцева В. Я. Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск, 1982. 208 с.
- Гамбарян С. К. История изучения печеночных мхов Дальнего Востока // Л. Н. Васильева (отв. ред.). Криптогамические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1990. С. 141—148.

- Гамбарян С. К. Антоцеротовые и печеночники Южного Приморья. Владивосток, 1992. 164 с.
- Гамбарян С. К. Состояние изученности печеночных мхов юга Дальнего Востока. Владивосток, 1993. 23 с.
- Гамбарян С. К. Печеночники Сихотэ-Алинского заповедника (Приморский край) // *Arctoa* 2001. Vol. 10. P. 31—42.
- Зеров Д. К. Три новіх для флори СРСР види печіночників з Приморського краю // Бот. журн. АН УРСР. 1953. Т. 10. № 1. С. 101—105.
- Зеров Д. К. *Porella ulophylla* (Steph.) D. Zerov comb. nova у флорі СРСР // Бот. журн. АН УРСР. 1954. Т. 11. № 1. С. 70—73.
- Зеров Д. К. Два новіх для флори СРСР роди печіночників *Metacalypogeia* (S. Hatt.) Inoue і *Brachiolejeunea* Spruce для Радянського Далекого Сходу // Бот. журн. АН УРСР. 1965. Т. 22. № 1. С. 78—82.
- Игнатов М. С., Игнатова Е. А., Петелин Д. Л., Хасанов Б. Ф. Материалы к бриофлоре Буреинского заповедника (Хабаровский край) // Бюл. Московск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 6. С. 86—98.
- Казановский С. Г., Потемкин А. Д. К флоре печеночных мхов хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Новости систематики низших растений. 1995. Т. 30. С. 98—110.
- Константинова Н. А. Изучение разнообразия печеночников в заповедниках России // Актуальные проблемы бриологии: сб. статей по материалам междунар. совещ., посвященного 90-летию А. Л. Абрамовой. СПб., 2005. С. 104—112.
- Крестов П. В. Предложения к флористическому районированию Северной Азии на основе сравнительного анализа флор на родовом уровне // В. Ю. Баркалов (ред.). Комаровские чтения. Владивосток, 2005. Вып. 51. С. 15—56.
- Нюшко Т. И., Потемкин А. Д. Печеночные мхи Сахалина и Курильских островов: современное состояние изученности / О. М. Афонина и др. (ред.). Актуальные проблемы бриологии: сб. статей по материалам междунар. совещ., посвящ. 90-летию А. Л. Абрамовой. СПб., 2005. С. 135—142.
- Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.
- Флора СССР. Алфавитные указатели к тт. I—XXX / Е. Г. Бобров, Н. Н. Цвелев (ред.). М.; Л., 1964. 264 с.
- Черданцева В. Я., Гамбарян С. К., Осипов С. Ю. Мохообразные верхних поясов гор Амуро-Удского междуречья (Дальний Восток) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 54—62.
- Черданцева В. Я., Егорова Л. Н. Памяти Стеллы Казаровны Гамбарян // *Arctoa*. 2001. Vol. 10. P. 237—242.
- Bakalin V. A. New data on distribution of liverworts on Kamchatka Peninsula (North-West Pacific, Russia) // *Arctoa*. 2005. Vol. 14. P. 49—56.
- Bakalin V. A., Cherdantseva V. Ya., Gorobets K. V., Harpel H. Contributions to the knowledge on liverworts of Sakhalin Island (West Pacific) // *Arctoa*. 2005. Vol. 14. P. 36—48.
- Bischler H. *Plagiochasma* Lehm. et Lindenb. III. Les taxa d'Asie et d'Océanie // *J. Hattori Bot. Lab.* 1979. N 45. P. 25—79.
- Herzog T. Die Geographie der Moose. Jena, 1926. 439 p.
- Ignatov M. S., Afonina O. M. (eds). Check-list of mosses of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. N 1—2. P. 1—85.
- Kitagawa N. Hepaticae of Sakhalin // *Acta Phytotax. Geobot.* 1963. Vol. 19. N 4—6. P. 146—152.
- Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. N. Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. N 1—2. P. 87—127.
- Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Potemkin A. D., Ignatov M. S. Hepatic flora of the Upper Bureya River (Russian Far East) // *Arctoa*. 2002. Vol. 11. P. 393—398.
- Koponen T., Jarvinen I., Isoviita P. Bryophytes from the Soviet Far East, mainly the Khabarovsk Territory // *Ann. Bot. Fenn.* 1978. Vol. 15. P. 107—121.
- Lindberg S. O. Contribution ad floram cryptogamam Asiae boreali-orientalis // *Acta Societatis Scientiarum pro Fauna et Flora Fennica* 1875. Vol. 10. P. 223—280.
- Regel E. Tentamen Florae Ussuriensis oder Versuch einer Flora des Ussuri-Gebietes // *Mem. Acad. Imp. Sci. St. Peterbourg*, Ser. 7. 1861. Vol. 4. N 4. P. 178—185.
- Schmidt F. B. Reisen im Amur-Lande und auf der Kaiserlich-Russischen Geographischen Gesellschaft ausgeführt // *Mem. Acad. Imp. Sci. St. Peterbourg*, Ser. 7. 1869. Vol. 12. N 2. P. 74—75.
- Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America. New York; London, 1969. Vol. 2. 1062 p.
- Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America. New York; London, 1992. Vol. 6. 937 p.
- Vana J., Ignatov M. S. Bryophytes of Altai Mountains. V. Preliminary list of the Altaian hepatics // *Arctoa*. 1995. Vol. 5. P. 1—13.
- Yamada K. A revision of Asian taxa of *Radula*, *Hepaticae* // *J. Hattori Bot. Lab.* 1979. N 45. P. 201—322.

## SUMMARY

More than 200 species of liverworts have been revealed in the southern Russian Far East. Peculiarities and taxonomic richness in the territory are determined by presence of East-Asian taxa concentrated in spruce and fir mountain forests of the southern Primorie Territory and the southern Kurils. The investigation of these areas seems to be relevant. This supposition is confirmed by studying of two mountain ranges in the southern Primorie Territory.

УДК 581.4 : 582.766

Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 10

© И. А. Савинов

### ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКА В ПОРЯДКЕ *CELASTRALES*

I. A. SAVINOV. FLORAL EVOLUTION IN THE *CELASTRALES* ORDER

Московский государственный университет прикладной биотехнологии  
109316 Москва, ул. Талалихина, 33  
Факс (495) 677-03-50  
E-mail: savinovia@mail.ru  
Поступила 31.05.2007  
Окончательный вариант получен 13.05.2008

Представлен новый фактический материал по развитию и структуре цветка ряда таксонов, сближаемых друг с другом согласно последним молекулярно-генетическим исследованиям — сем. *Celastraceae*, родов *Brexia* и *Parnassia*. Рассматривается проблема морфологической интерпретации нектарного диска цветка бересклетовых и нектарников-стаминодиев цветков *Brexia* и *Parnassia*. Показано позднее формирование таких структур в ходе морфогенеза цветка, когда все основные его части (околоцветник, андроцей и гинецей) уже сформированы. Продемонстрирована возможность независимого формирования нектарного диска и нектарников-стаминодиев в ходе эволюции древних *Rosidae*. У разных представителей порядка *Celastrales* выявлены признаки, свидетельствующие об эволюционной тенденции к высшим сростнолепестным двудольным.

Ключевые слова: *Celastrales*, *Celastraceae*, *Stackhousiaceae*, *Brexia*, *Parnassia*, морфогенез цветка, спайнолепестность, нектарный диск, нектарники-стаминодии.

Бурное развитие методов молекулярной систематики за последние 15 лет сильно видоизменило системы практически всех порядков и семейств цветковых растений. Порядок *Celastrales*, включающий ранее (по Тахтаджяну, 1987) 12 семейств, у большинства современных авторов рассматривается в составе семейств *Celastraceae* (incl. *Brexia*), *Parnassiaceae* и *Lepidobotryaceae* (APG, 2003; Simmons, 2004a, b), что отражает главным образом результаты молекулярно-генетических исследований. В новых вариантах системы покрытосеменных, учитывающих и морфологические признаки, эти таксоны располагаются рядом (Takhtajan, 1997; Thorne, 2000).

Порядок бересклетовых занимает ключевое место в системе покрытосеменных. Еще Н. И. Кузнецов (1936), помещая его среди группы свободнолепестных двудольных — *Dialypetalae*, отмечал у отдельных его представителей выраженную тенденцию к высшим спайнолепестным двудольным. Особенно ярко это выразилось в цветке растений сем. *Stackhousiaceae*. Исследование ранних этапов морфогенеза цветка приобретает особую значимость в современной биологии, поскольку уже вскрыты молекулярно-генетические основы структурного разнообразия цветков (Тиходеев, 2001) и создана модель их развития ABC (Coen, Meyerowitz, 1991). Вместе с тем у представителей порядка *Celastrales* сравнительно хорошо была изучена только структура зрелых, сформированных цветков (Berkeley, 1953; Douglas, 1957; Карташова, 1965; Matthews, Endress, 2005) и практически не исследованы процессы закладки и развития отдельных цветковых элементов.