

Р. Н. Шляков

ТИХООКЕАНСКИЙ МОХ *HABRODON LEUCOTRICHUS* (MITT.)
H. PERSS. НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

С 2 рисунками

(Получено 10 VI 1948 г.)

В сборах Л. А. Соколовой с Южного Урала (1940 г.) мною в 1941 г. был определен тихоокеанский вид олиготипного рода *Habrodon* Schimp. — *Habrodon piliferus* Card., или, как правильное его называть, согласно разъяснению Г. Персона (H. Persson, 1946), *H. leucotrichus* (Mitt.) H. Perss. Он найден в двух местах в Саткинском районе Челябинской обл. (западные склоны Уральского хребта): на восточном склоне хребта Б. Сука и на хребте Зюрат-куль (в двух местообитаниях), — во всех случаях на гольцах, в качестве примеси к другим мхам (на хребте Б. Сука — к *Dicranum congestum*, *Cynodontium strumiferum* и *Ptilidium pulcherrimum*, на хребте Зюрат-куль — в одном случае — к *Hypnum cupressiforme*, в другом — к *Cynodontium strumiferum*, *Lophozia barbata*, *Paraleucobryum longifolium* и *Platygyrium repens*). Этот мох из сем. *Fabroniaceae* резко отличается в строении гаметофита от остальных представителей этого семейства, в том числе и от другого, атлантического вида этого рода — *Habrodon perpusillus* (De Not.) Lindb., формой листьев, из широко-яйцевидного основания быстро суженных в длинное, наверху волосовидное окончание. От *Habrodon perpusillus* он отличается, кроме того, отвернутыми, цельными (не городчатыми, как у *H. perpusillus*) краями листьев и более длинными парафиллиями. До 30-х гг. настоящего столетия *Habrodon leucotrichus* под наименованием *Habrodon piliferus* Card. был известен лишь из Японии, откуда он был описан под этим именем Кардо в 1911 г. (Catdot, 1911). Экземпляры, описанные Кардо, были собраны в четырех местах (Япония): Тогакуши, Изого-таке — на выс. 2000 м. (3 герб. №), Онтаке (2 герб. №), — все перечисленные из сборов аббата Фори (Faurie), — и гора Яцуга-таке (сборы Угематсу — Ugematsu, герб. Бротеруса), всюду на коре (породы не указаны). В 30-х гг. этот мох был неоднократно найден на советском Дальнем Востоке, в пределах среднего и южного Сихотэ-алиня, сначала А. С. Лазаренко, а затем Б. П. Колесниковым (определения Лазаренко). Эти местонахождения приводятся Лазаренко в его работе (1941). Приводим перечень этих местонахождений.

Верховья р. Такемы (средний Сихотэ-алинь), вершина г. Круглой, в верховьях ключа Староверовского — на ветвях *Alnus fruticosa* (Колесников); Тернейский р-н, бассейн р. Санхобе, окрестности бухты Терней, верховья р. Сысягоу — горный моховой елово-пихтовый лес, на коре пихты и березы; ключ Захаровский — горный моховой кедровник, стволы кедра и пихты; склоны г. Снежной — на стволах каменной березы и на основаниях стволов, на валежнике ели и пихты (Колесников); Южный

Сихотэ-алинь, хребет Тачинчаган, гора Брусничная I, высокогорный ельник, на коре хвойных деревьев (Колесников); гора Хуалаза (около ст. Кангауз), склон, на выс. 1000 м. — на стволах ели и пихты (Лазаренко).

В дальнейшем *H. leucotrichus* был собран Л. А. Соколовой на Урале. Опубликованию сведений об этой находке помешала война. В 1945 г. этот мох опять был собран Колесниковым на советском Дальнем Востоке, но на этот раз в пределах северного Сихотэ-алиня (Советский р-н, басс. р. Тутто, по речке М. Гатка — мшистый ельник на вершине плато, на валеже белой березы, 15 VIII 1945, определение Л. И. Савич-Любичкой).

Наконец в 1945 и 1946 гг. он был собран уже на американском континенте Стейром (Stair) и его дочерью Стейр-Мэзеика (Stair-Mazaika) у Якутата, на побережье в северной части Восточно-Тихоокеанского прибрежного округа (самый южный из ботанико-географических округов Аляски—Юкона). Здесь мох был собран на сучьях ивы. Эти сборы были определены Г. Персоном, который опубликовал их в своей вышеупомянутой сводке. В ней он подытожил материал по роду *Habrodon*, за исключением такового по Советскому Союзу, оказавшегося ему неизвестным. Персон обратил внимание на *Heterocladium leucotrichum*, описанный Миттеном (Mitten, 1891) по стерильным стеблям, собранным Биссе (Bisset, sent. 1886 г.) из Никко (Япония). Действительно, весьма краткий диагноз этого вида не позволяет отличить его от *Habrodon piliferus* Card. Не имея в этих сборах растения со спорогонами, Миттен не мог точно определить его систематическое положение. Но, уже давая описание, он сравнивает его с *Pterogonium perpusillum* De Not. [= *Habrodon perpusillus* (De Not.) Schimp.]. А в Schedae Миттен называет описанный им вид *Pterogonium leucotrichum*, — следовательно относит его к одному роду с *Habrodon perpusillus*. Однако Кардо, зная об этом миттеновском виде, все же не счел возможным отождествить описанный им мох с миттеновским, основываясь на значительно отличающемся габитусе последнего и, в особенности, на необычных для его *Habrodon piliferus* условиях местообитания, в которых был собран *Heterocladium leucotrichum* (как выше указано, все описанные Кардо экземпляры были собраны на коре, тогда как в сборах Биссе он был найден в дерновинке *Tetraplodon mnioides* Hedw. с болотистого места; а, как известно, последний вид встречается исключительно на животных остатках, но не на коре). Персон же, получив аутентичный экземпляр *Heterocladium leucotrichum* и сравнив его со стерильным *Habrodon piliferus* с Изо-го-таке (одно из мест, приведенных Кардо), установил идентичность обоих образцов. Поэтому, применяя правило приоритета, Персон предложил, как более правильное, наименование для интересующего нас вида *Habrodon leucotrichus* (Mitt.) N. Perss. с синонимами: *Heterocladium leucotrichum* Mitt. 1891, *Pterogonium leucotrichum* Mitt. in Schedae, *Habrodon piliferus* Card. 1911. В своей работе Персон дает карточку общего ареала рода *Habrodon*, в основном по Ирмшеру (Irmscher, 1929, рис. 29), введя лишь небольшие коррективы в европейскую часть ареала *Habrodon perpusillus* и исключив его американскую часть, поскольку здесь, как разъяснил Граут (Grout, 1934, стр. 231—232), с *Habrodon perpusillus* были смешаны флагеллы *Leucodon julaceus* (Hedw.) Sull. f. *flagelliferus* Grout. Что касается данных Лазаренко, то они, как указано выше, остались неизвестными Персону и в его карточку не вошли. Далее Персон приводит ряд видов или более высоких таксономических единиц из различных классов высших споровых и цветковых растений, имеющих ареалы с дизъюнкциями тех же типов, что и ареал рода *Habrodon* и ареал *Habrodon leucotrichus*, как он представлял их по имевшимся в его рас-

поряжении данным. Это будут печеночники — *Douinia ovata* (Dicks.) Buch. и *Scapaniae* секции *Gracilidae* Buch., род *Claopodium* (Lesq. et James) Ren. et Card. из листовенных мхов и папоротник *Blechnum spicant* (L.) Sm., имеющие ареалы, сходные с ареалом рода *Habrodon* (Западная Европа, Восточная Азия — тихоокеанская Северная Америка). В качестве аналогов *Habrodon leucotrichus*, с точки зрения их ареалов, Персон приводит, прежде всего, данные Аза-Грэя о наличии ряда сосу-дистых растений, имеющих ареалы вида или рода с разрывом Японии — тихоокеанская Северная Америка [более точно эти данные приводит Вульф (1944): из 580 видов японской флоры 216 видов представлены тождественными или викарными видами в западной, тихоокеанской части Америки]. Из мхов им приводятся тихоокеанские монотипные роды *Girgensohnia* (Lindb.) Kindb. (= *Pleuroziopsis* Kindb. — листовенные мхи) и *Macrodiplrophyllum* Buch. (печеночники). Виды с подобной дизъюнкцией будут, по Персону: печеночник *Scapania Bolanderi* Aust. и листовенные мхи *Hypopterygium japonicum* Mitt. (включая *H. canadense* Kindb. как синоним), *Isopterygium Müllermanum* (Schimp.) Lindb. (его ареал соответствует, приблизительно, ареалу рода *Habrodon*), *Climacium americanum* Brid. (включая *C. japonicum* Lindb.). Виды мхов с дизъюнкцией Восточная Азия — тихоокеанская Северная Америка приводит и Л. И. Савич-Любичкая (1936): *Bartramioopsis Lescurii* (James) Kindb., *Pleuroziopsis ruthenica* (Weinm.) Kindb., *Georgia geniculata* (Girg.) Lindb. (= *Tetraphis geniculata* Girg.), *Pogonatum contortum* (Menz.) Lesq., *Mnium flagellare* Sull. et Lesq. Лазаренко, кроме того, причисляет к этой группе *Claopodium crispifolium* (Hook.) Ren. et Card. По вполне понятным причинам в эту группу Лазаренко не отнес *Habrodon piliferus* (= *H. leucotrichus*), считая его видом с исключительно восточноазиатским распространением. В качестве родовой дизъюнкции подобного типа Ирмшер приводит род *Tripterocloidium* (C. Müll.) Kindb., из семи видов которого пять ограничены западом Северной Америки, от Британской Колумбии до Калифорнии, а два — Японией (Irmsher, 1929).

Как можно видеть из приведенных материалов, все отмеченные в литературе находки *Habrodon leucotrichus* если и вносят коррективы в его ареал, то все же не меняют представления о нем как о виде, приуроченном к приморским, не континентальным областям. С другой стороны, видно, что дизъюнктивный ареал *Habrodon leucotrichus*, как он представляется по этим материалам, не является большой редкостью, в особенности если принять во внимание выдвинутое Герцогом (Herzog, 1926, стр. 215—216) положение, что дизъюнктивному виду у мхов за одинаковый промежуток времени и при одинаковых условиях «...соответствуют среди покрытосеменных многочисленные, между собою близко родственные, но, все же, уже специфически разобщенные виды».

Совершенно иначе вырисовывается распространение этого вида на основании находки его на Урале. Сравнить уральские образцы *Habrodon leucotrichus* с оригинальными экземплярами, описанными Миттенем или Кардо, не представлялось возможным, поскольку они отсутствуют в гербарии Отдела споровых растений Ботанического института им. акад. В. Л. Комарова АН СССР. От экземпляров же с Сихотэ-алия (с горы Хуалаза, сборы и определение Лазаренко, и из Советского р-на, сборы Колесникова, определение Л. И. Савич-Любичкой), имеющих в гербарии, наш мох отличается лишь несколькими большими размерами листьев (ширина их 0.38—0.75 мм против 0.30—0.50 мм у дальневосточных экземпляров, длина листовой пластинки — 0.35—0.75 мм против 0.35—0.50 мм, длина шиловидного окончания —

0.35—0.68 мм против 0.35—0.55 мм) (рис. 1) и менее толстостенными клетками, в связи с чем стоит их несколько более правильная форма. Эти различия легко объясняются различиями в условиях местообитания, поскольку на Урале *Habrodon leucotrichus* приурочен не к коре деревьев, а к почве, встречаясь в смеси с другими мхами, следовательно получая более обильное увлажнение. При этом и на Урале не все экземпляры имеют одинаковые размеры: сборы с Б. Сука почти не отличаются от сихотэ-алиньских образцов и по размерам своих частей.

Итак, в настоящее время ареал *Habrodon leucotrichus* представляется в таком виде: центр распространения — Восточная Азия (Советский Дальний Восток, Япония) с дизъюнкцией до Южного Урала на запад и до южного побережья Аляски на северо-восток (рис. 2). Подобного рода дизъюнктивный ареал представляет, повидимому, большую редкость. Видовой дизъюнкции такого типа мне в литературе не удалось найти.

Приводимые в литературе примеры родовой или межвидовой дизъюнкции Урал — Восточная Азия — Северная Америка [*Anemone narcissiflora* L. s. ampl., осоки ряда *Atratae* A. Krecz., *Alopecurus* ряда *Alpina* Ovcz. (Крашенинников, 1937) и др.] имеют американскую часть ареала преимущественно в атлантической Северной Америке и, кроме того, хорошо развитые части ареалов в Восточной Сибири, на Алтае, а иногда и в Европе.

Каким же образом возник такой дизъюнктивный ареал *Habrodon leucotrichus*? Наиболее вероятно, как это отмечает Лазаренко (1935, 1939, 1944), что этот мох является реликтом третичного времени, связанным с тургайской флорой А. Н. Криштофовича. В пользу третичного происхождения его говорит центр его распространения в Восточной Азии, где, как известно, широко развиты остатки не только флоры, но и растительности третичного времени, затем характер дизъюнкции: громадное протяжение ее на запад и встречаемость вида на американском континенте. Последний факт легко объясняется, как об этом говорит и Персон (1946), наличием материковой связи между Восточной Азией и Северной Америкой, существовавшей, как считается, с конца мезозоя примерно до середины плейстоцена (Вульф, 1944).

Что касается направления путей миграции, то на этот счет могут быть две точки зрения. Лазаренко (1939) считает, что неморальные виды мхов с дизъюнкцией Восточная Азия — тихоокеанская Северная Америка, как *Trachycystis flagellaris* (= *Mnium flagellare*), *Claopodium crispifolium* (а также, следовательно, и *Habrodon leucotrichus*), являются горно-третичными видами, и что этот «... тип дизъюнкции следует, вероятно, считать остатком горных ареалов третичного времени». В таком случае *Habrodon leucotrichus* мог распространяться по горным областям Восточной и Средней Сибири на запад до Алтая, а может

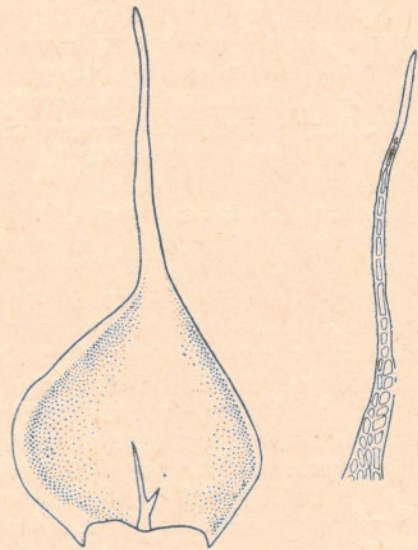


Рис. 1. *Habrodon leucotrichus* (Mitt.) H. Perss. с Южного Урала.

Справа — стеблевой лист (37 : 1); слева — окончание листа (70 : 1).

быть и далее до гор Средней Азии. При этом, принимая во внимание его экологию, следует думать, что подниматься высоко в горы он не мог.

Труднее объяснить с этой точки зрения проникновение его в область Урала. Связь его с «плейстоценовым флористическим комплексом» бореально-ксерофитных элементов, о котором говорит Крашенинников (1937, 1939), мало вероятно, принимая во внимание экологию этого вида (вряд ли можно считать его за ксерофитный вид). Более приемлемым является, что он в составе горно-третичных лесов мог спуститься из горных областей в равнину при похолодании климата в конце неогена или в начале плейстоцена. Но здесь, опять-таки, возникает вопрос, была ли возможность проникновения этих лесов до Урала, не был ли прегражден их путь бореальными лесами, двигавшимися с востока и с севера? (А предполагать, что *Habrodon leucotrichus* был в составе бореальных лесов, нет никаких оснований).

Более вероятным мне кажется иное происхождение ареала *Habrodon leucotrichus*, а именно, — более тесная связь с тургайскими широколиственными лесами (что, собственно говоря, соответствует представлению Лазаренко о нем как о неморальном виде).¹ С этой точки зрения приуроченность его к тихоокеанскому побережью Северной Америки можно было бы объяснить тем, что миграция происходила в конце неогена, когда горы уже являлись препятствием для проникновения его в восточную часть Северной Америки благодаря их большей высоте к этому времени и более холодному климату. Уральскую часть ареала этого вида легко объяснить с этой точки зрения. Общепризнанным является продвижение тургайской флоры и растительности на запад — до Урала и далее, в Европу, после осушения моря, покрывавшего Западную Сибирь в течение палеогена, чему способствовало вымирание в Европе субтропической, полтавской флоры, вследствие наступившего охлаждения климата Европы (Криштофович, 1936, 1939; Вуль, 1944 и др.). В составе тургайской флоры, понятно, мог продвигаться на запад и *Habrodon*.

Имевшее место в конце третичного и в четвертичное время поднятие гор Восточной, а также Центральной Азии (Архангельский и Шатский, 1937), при резкой континентальности климата, а затем наступившее оледенение уничтожили всю третичную флору в Восточной и Средней Сибири. При этом, как указывает Григорьев (цитирую по Крашенинникову, 1939), «... в эпохи оледенения в зимнее время года климат во внутренних областях Восточной Сибири если и становился мягче и влажнее, то лишь в районе горных поднятий, которые и одевались глетчерами. Во впадинах же климат был не менее, а, может быть, даже и более сухим и континентальным, чем сейчас». Ясно, что в этих условиях вряд ли была возможность сохранения даже самых неприхотливых представителей тургайской флоры широколиственных лесов (а в отношении к влажности вряд ли можно считать *Habrodon leucotrichus* за неприхотливый вид). Из Западной Сибири широколиственные леса также были вытеснены в результате надвигания ледника и отступления к югу хвойных лесов. Что касается Южного Урала, то здесь, в особенности в пределах западных склонов с их более влажным и мягким климатом, а может быть, и в южном Приуралье, как указывает Крашенинников, оказалась возможность переживания элементов широколиственных лесов.

¹ Этому представлению, казалось бы, противоречит современная приуроченность *Habrodon leucotrichus* к хвойным лесам; однако, как указывает Сочава (1945), распространенные на Дальнем Востоке виды ели и пихты сами, по существу, являются неморальными элементами (за исключением, повидимому, *Picea ajanensis*).

Таким неприхотливым, приспособившимся к ухудшавшимся климатическим (термическим) условиям видом и мог явиться *Habrodon leucotrichus*. В результате он уже перестал здесь быть спутником широколиственных лесов (так же, как и в северной Америке), перейдя сначала,

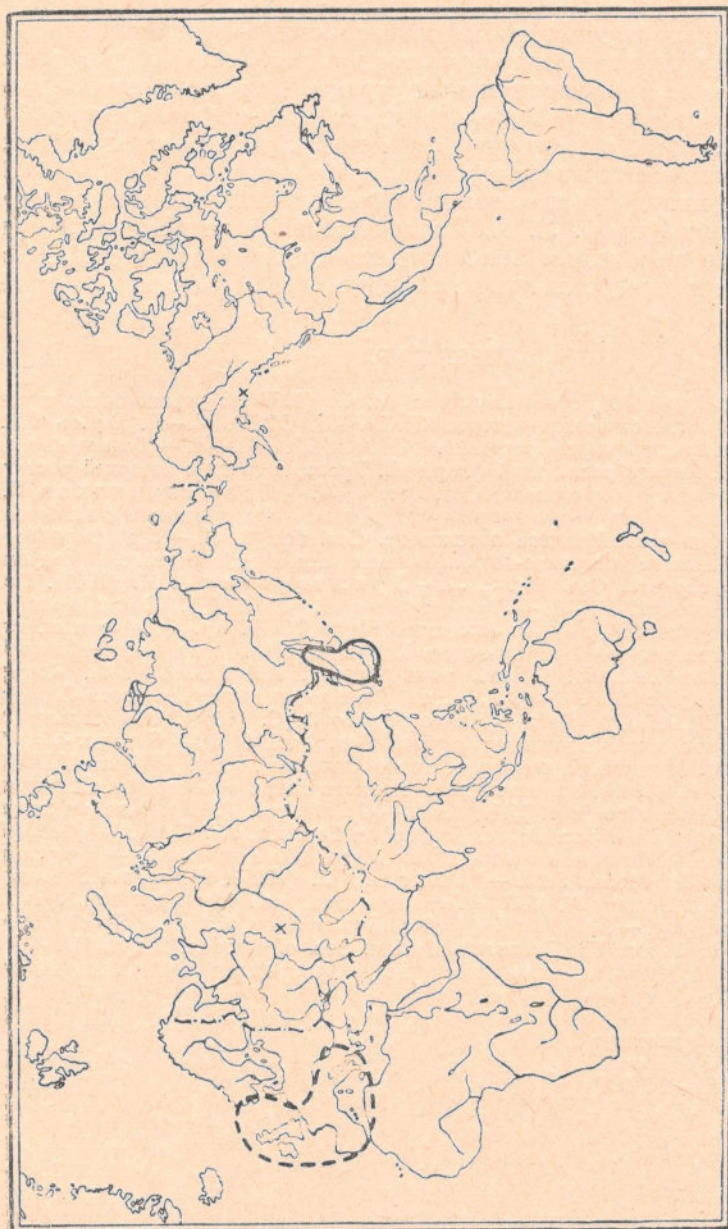


Рис. 2. Карта ареала рода *Habrodon*.

1 — *H. leucotrichus*; 2 — *H. perpusillus*; 3 — изолированные местонахождения *H. leucotrichus*.

может быть, на кору других деревьев или кустарников, а затем и на скалы, покрытые тонким слоем почвы. Принимая первую точку зрения, т. е. горно-третичного происхождения *Habrodon leucotrichus*, следует предполагать нахождение его в более благоприятных условиях в горных областях Сибири, как, например, на Алтае или в Кузнецком Алатау.

Конечно, ясна совершенно недостаточная изученность ареала, а следовательно и экологии вида,¹ это не позволяет делать сколько-нибудь определенных заключений об истории ареала. Вполне возможно, что он будет встречен и в других местах, в особенности там, где отмечаются реликтовые местонахождения элементов третичной флоры, тем более, что вследствие малых размеров и малой фитоценотической роли этот мох вполне может быть просмотрен не специалистами-бриологами.

В заключение хочется подчеркнуть тот интерес, который представляет детальное изучение бриофлоры нашей страны для выяснения вопроса происхождения флоры и растительности, вследствие значительно большей консервативности организации мхов и их лучшей приспособляемости к изменяющимся географическим условиям.

Наконец, не могу не воспользоваться возможностью выразить искреннюю благодарность проф. Л. И. Савич-Любичкой за помощь и содействие, оказанное ею в подготовке настоящей статьи, а также Л. А. Соколовой за любезно предоставленные материалы и сообщенные данные.

ЛИТЕРАТУРА

- Архангельский А. Д. и Шатский Н. Е. (1937). Краткий очерк геологической структуры и геологической истории СССР. АН СССР. М.—Л. Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. АН СССР. М.—Л.—Крашенинников И. М. (1937). Анализ реликтовой флоры Ю. Урала, в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. бот. 4, Л.—Крашенинников И. М. (1939). Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией севера Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот. 6, Л.—Криштофович А. Н. (1936). Развитие ботанико-географических провинций северного полушария в конце мелового периода. Сов. бот. 3, Л.—Криштофович А. Н. (1941). Палеоботаника. Госгеолитиздат, М.—Л.—Лазаренко А. С. (1936). Очерк бриофлоры заповедника Горно-таежной станции Академии Наук СССР. Тр. Горно-таежн. станц. АН СССР, Владивосток.—Лазаренко А. С. (1939). Реликты в бриофлоре советского Дальнего Востока. Сборн., посв. Презид. АН СССР В. Л. Комарову, М.—Л.—Лазаренко А. С. (1941). Листья мохи радянского Далекого Сходу, ч. II. Бот. журн. АН УРСР, II, 1, Київ.—Лазаренко А. С. (1944). Неморальный элемент бриофлоры советского Дальнего Востока. Сов. Бот., 6, Л.—Савич-Любичкая Л. И. (1936). Материалы к флоре острова Сахалина. Вест. ДВ фил. АН СССР, 19.—Сочава В. Б. (1945). Элементы растительного покрова Северного Сихотэ-алия и их взаимоотношения. Сов. Бот. XIII, 1, Л.—Cardot J. (1911). Mousses nouvelles du Japon et de Corée. Bull. Soc. Bot. de Genève, 2-m sér., III. Genève.—Grout H. J. (1934). Moss Flora of North America north of Mexico, III, Newfane Vt.—Herzog Th. (1926). Geographie der Moose. Jena.—Irmischer E. (1929). Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente, II. Teil Mitteil. aus dem Inst. für. allg. Botan. in Hamburg, 8, 1. H. Hamburg.—Mitten W. (1891). Enumeration of all the Species of Musci and Hepaticae from Japon. The Transact. of Linn. Soc. of London, 2 ser., III.—Persson H. (1946). The genus *Habrodon* discovered in North America. Отд. отт. из Svensk. Botan. Tidskr. 40, 4. Uppsala.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии Наук СССР

¹ Это относится и вообще к бриофлоре Азиатской части Советского Союза да и других частей возможного ареала растения.