

## О БРИОКОМПОНЕНТЕ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2014 Э.З. Баишева, П.С. Широких

Институт биологии Уфимского научного центра РАН

Поступила 11.05.2014

Охарактеризованы бриоценофлоры 5 ассоциаций темнохвойных зеленомошных и зеленомошно-высокотравных лесов союза *Piceion excelsae* на Южном Урале. Выявлено 138 видов мохообразных (115 мхов и 23 печеночника), среди которых редкие для Европейской части России виды: *Dicranum viride*, *Frullania bolanderi*, *Entodon concinnus*, *E. schleicheri*, *Iwatsukiella leucotricha*. По сравнению с ельниками зеленомошниками Русской равнины, бриоценофлора южно-уральских горных темнохвойных лесов отличается низким постоянством сфагновых мхов и печеночников, наличием в составе эпилитов и видов, характерных для широколиственных, хвойно-широколиственных и гемибореальных лесов.

**Ключевые слова:** мохообразные, темнохвойные леса, Южный Урал, *Vaccinio-Piceetea*, *Piceion excelsae*

Бореальные темнохвойные леса являются зональным типом растительности, покрывающим огромные пространства умеренных широт в Европе, Азии и Северной Америке. На территории бывшего СССР ареал темнохвойных лесов представлен в северной части Русской равнины, на Урале, в Западной Сибири, а также на изолированных участках в горных системах Карпат, Кавказа, Средней Азии и Южной Сибири [1]. Сообщества бореальных лесов формируются на бедных кислых почвах, основными ценозообразователями являются виды родов *Abies* и *Picea*, в напочвенном покрове развиты зеленые мхи, флора травяно-кустарничкового яруса небогата и чаще всего представлена группой бореальных кустарничков из родов *Vaccinium*, *Pyrola*, *Empetrum*, *Lycopodium*, таежного мелкотравья – *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense* и реже – группой крупных папоротников и высокотравья [2].

На Урале темнохвойные леса протягиваются сплошной полосой от 66° до 54° с.ш. и покрывают преимущественно западные склоны хребтов. Специфические черты горных лесов Урала обусловлены более высокой, по сравнению с равнинным Предуральем, влажностью, большей дренированностью склонов, меньшей сомкнутостью крон и высоты древостоев, а также степени покрытия и мощности мохового покрова. Отличительной чертой этих лесов, по сравнению с северо-европейскими ельниками, является господство сибирских видов в древесном ярусе наряду с широким распространением европейских видов в травяном покрове и подлеске. В целом, для таежных лесов всего Урала характерна повышенная роль трав по сравнению с кустарничками и широкое распространение сообществ со значительным участием папоротников [1].

В системе эколого-флористической классификации растительности южно-уральские сообщества темнохвойных лесов относятся к союзу *Piceion excelsae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928 порядка *Piceetalia excelsae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928 класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939. Порядок *Piceetalia excelsae* объединяет европейские темнохвойные и светлохвойные таежные леса на бедных, кислых подзолистых почвах. Его ареал простирается от Западной Европы до Сибири. В Республике Башкортостан (РБ) сообщества порядка находятся на южной границе ареала. Они занимают значительные площади центрально-возвышенной части Южного Урала, по тенистым крутым склонам берегов рек проникают в зону широколиственных лесов западного макросклона и в зону светлохвойных травяных лесов восточного макросклона, небольшими массивами встречаются на песчаных почвах северо-запада Башкирии и на Уфимском плато [3].

Союз *Piceion excelsae* объединяет европейские мезофитные и гигромезофитные темнохвойные зеленомошные леса с доминированием в древесном ярусе *Picea abies*, иногда с содоминированием *Betula pubescens*. На Урале *Picea abies* сменяется на *Picea obovata*, в качестве содоминанта может выступать *Abies sibirica*. Южно-уральские сообщества союза *Piceion excelsae* подразделяются на два подсоюза: *Eu-Piceenion* K.-Lund 1981 (мезофитные темнохвойные и светлохвойно-темнохвойные зеленомошные леса на бедных кислых почвах, распространенные от Западной Европы до Сибири) и *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae* Zaigolnova et al. 2009 (темнохвойные высокотравные бореальные леса на более богатых хорошо увлажненных почвах, распространенные в таежной зоне северо-восточного и восточного секторов Европейской России до Урала) [3].

В основу работы положены данные полевых исследований 1997-2013 гг., проведенных на территории РБ. На 184 пробных площадях размером 400-1000 м<sup>2</sup> выявлялся состав бриофитов на всех типах субстрата: стволах и комлях деревьев, гни-

Баишева Эльвира Закирьяновна, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, elvbai@mail.ru; Широких Павел Сергеевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, shirpa@mail.ru

лой древесине, почве, скальных выходах и пр. Для напочвенных видов определялось проективное покрытие. Авторы выражают искреннюю признательность коллекторам – В.Б. Мартыненко, С.Н. Жигуновой, А.И. Соломещу и А.А. Мулдашеву.

К подсоюзу *Eu-Piceenion* относится 1 ассоциация – *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* (Сай.) К.-Лунд 1962, которая объединяет еловые и сосново-еловые кустарничково-зеленомошные леса на дерново-подзолистых, сырых, кислых и бедных азотом почвах. Ассоциация имеет обширный ареал (от Скандинавии до восточной части европейского севера России). В Белорецком районе РБ на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника был описан горный аналог данной ассоциации [4]. Сообщества представляют низкопродуктивные елово-пихтовые и сосново-еловые леса с мощным покровом мхов и доминированием в травяно-кустарничковом ярусе таежных кустарничков и бореального мелкотравья. Они встречаются в средних и верхних частях хребтов, часто граничат с каменными россыпями и курумами. В древесном ярусе обычно доминирует *Picea obovata* (изредка *Pinus sylvestris*), содоминирует *Abies sibirica*, с небольшим покрытием встречаются *Betula pubescens*, *Larix sukaczewii*, *Sorbus aucuparia*. Проективное покрытие древесного яруса высокое (60-80%), на каменистых участках снижается до 50%. Деревья невысокие, со сбежистыми стволами. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса сильно варьирует (от 15 до 70%) и зависит от развитости яруса напочвенных мхов. Доминирует *Vaccinium myrtillus*, содоминируют *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*. Высокое постоянство имеют виды таежного мелкотравья и некоторые виды травяных гемибореальных лесов [3].

В сообществах ассоциации выявлено 70 видов мохообразных (в том числе 13 печеночников). Эпифитный комплекс практически отсутствует. На основаниях стволов и гнилой древесине выявлено около 30 видов, т.е. более 40% выявленной бриоценофлоры. Наиболее часто встречающимися видами эпиризно-эпиксильной группы являются *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Plagiothecium laetum*, *Stereodon pallescens*, *Lophozia longidens*, также на сильно разложившейся гнилой древесине хорошо представлены печеночники (*Blepharostoma trichophyllum*, *Chiloscyphus profundus*, *C. minor*, *Lepidozia reptans* и др.). В местообитаниях сообществ имеются многочисленные выходы камней, но, несмотря на это, облигатных эпилитных видов немного. Это связано с тем, что камни обычно покрыты слоем опада, на котором развиваются бореальные эпигейные виды. Среди эпилитов относительно высокое постоянство отмечено только у *Paraleucobryum longifolium*, дернинки которого

часто растут также и на основаниях стволов и гнилой древесине. Ярус напочвенных мхов хорошо развит (среднее ОПП 75%), на сильно закамененных участках покрытие мхов снижается до 30–40%, в местах сильного разрастания черники – до 10%. Доминируют типичные бореальные напочвенные мхи – *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Ptilium crista-castrensis*. Горный характер сообществ подчеркивает присутствие *Hylocomiastrum umbratum* и *H. pyrenaicum*.

Остальные 4 ассоциации относятся к подсоюзу *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae*. По сравнению с зеленомошно-кустарничковыми типами, сообщества высокотравных темнохвойных лесов характеризуются наиболее сложной структурой древесного и травяного ярусов, разновозрастными популяциями, максимальным видовым и эколого-ценотическим разнообразием. Нередко в этих сообществах деревья имеют максимальные размеры, а их отмирание сопровождается педотурбациями; в результате вывала старых деревьев развивается мозаика окон возобновления, определяющая мозаичность светового режима в напочвенном покрове; достаточно часто присутствует валеж на разных стадиях разложения [5]. Разнообразие субстратов и микроместообитаний благоприятно отражаются на видовом богатстве бриокомпонента сообществ.

Ассоциация *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov. объединяет пихтово-еловые зеленомошно-высокотравные леса, которые распространены в центрально-возвышенной части Южного Урала (от 600 до 900 м н.у.м.). Они формируются на хорошо увлажненных, слаборазвитых горно-лесных почвах преимущественно в нижних и средних частях склонов хребтов. Для местообитаний сообществ характерны выходы крупных валунов, вблизи часто расположены горные ручьи и заболоченные участки. Кроме того, сообщества встречаются в верхней части хребтов на границе леса и подгольцового редколесья на участках с близким залеганием грунтовых вод. Описания выполнены на территории Белорецкого и Учалинского районов РБ (на хребтах Нары, Машак, Кумардак, Зигальга, Нургуш, горном массиве Ирмель).

В древостое доминирует *Picea obovata*, содоминирует *Abies sibirica*, меньшее покрытие имеет *Betula pubescens*, единично встречаются *Pinus sylvestris* и *Larix sukaczewii*. В подлеске хорошо представлен *Sorbus aucuparia*, изредка встречаются *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Alnus incana*, *Padus avium* и *Populus tremula*. Проективное покрытие древесного яруса сильно варьирует (от 35 до 85%), в зависимости от площади выходов камней. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса также очень изменчиво (от 30 до 90%). Для травяного яруса характерно совместное произрастание видов высокотравья

(*Dryopteris assimilis*, *Athyrium filix-femina*, *Bistorta major*, *Aconogonon alpinum*, *Calamagrostis obtusata*, *C. arundinacea*, *Aconitum lycoctonum* и др.), таежных кустарничков, мелкотравья и видов неморального комплекса (*Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria bungeana*, *S. nemorum* и др.) [3].

В сообществах ассоциации выявлено 95 видов мохообразных (в том числе 17 печеночников). Эпифитные виды имеют низкое постоянство, т.к. деревья широколиственных пород в древостое представлены единично. По сравнению с сообществами предыдущей ассоциации, группа видов, растущих на основаниях стволов и гнилой древесине, несколько расширена за счет *Platygyrium repens*, *Dicranum flagellare*, *D. fragilifolium* и др. С небольшим постоянством представлена многочисленная группа эпилитов, сформированная преимущественно за счет видов, характерных для известняков (*Hypnum cupressiforme*, *Tortella tortuosa*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Isopterygiopsis pulchella*, *Myurella sibirica*, *Distichium capillaceum* и др.).

Ярус напочвенных мхов хорошо развит, проективное покрытие мхов обычно составляет 60–70%, реже 80–90%. При большой площади выходов камней, а также на границе с субальпийским редколесьем его покрытие может снижаться до 20%, изредка – до 1%. Доминируют типичные таежные зеленые мхи – *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Ptilium crista-castrensis*. Кроме того, среди напочвенных мохообразных отмечены виды, являющиеся спутниками ели (*Rhytidiadelphus subpinnatus*), горные виды (*Hylocomiastrum umbratum*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, представители рода *Polytrichum*), виды, характерные для хвойно-широколиственных (*Sciuro-hypnum oedipodium*, *Rhodobryum roseum*, *Plagiomnium cuspidatum*) лесов, а также виды переувлажненных местообитаний, часто растущие по берегам ручьев или в микропонижениях с застойным увлажнением (*Plagiochila porelloides*, *Aulacomnium palustre*, *Brachythecium rivulare*, *Brachythecium mildeanum*, *Calliergon cordifolium*, виды рода *Sphagnum* и др.).

Высокое разнообразие бриоценофлоры ассоциации можно объяснить тем, что местообитания сообществ находятся в горах, в условиях благоприятного стабильного увлажнения в течение вегетационного периода, имеют сложный микро-рельеф и характеризуются широким спектром субстратов, наличием старовозрастных деревьев, большого количества валежа, а также слабой степенью антропогенной нарушенности.

Ассоциация *Asaro europaei-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov. представляет старовозрастные разнотравно-зеленомошные ельники, которые встречаются по берегам рек и ручьев горно-лесной зоны РБ среди массивов широколиствен-

ных или широколиственно-светлохвойных лесов. Они приурочены к крутым и обрывистым склонам (от 20° до 50°) северной, северо-западной и северо-восточной экспозиций. Почвы хорошо увлажненные, слаборазвитые горно-лесные суглинистые с выходами камней, валунов и скал. Сообщества ассоциации описаны на территории Бурзянского, Мелеузовского, Ишимбайского и Гафурийского районов РБ (по берегам горных рек Белая, Нугуш, Кужа, Урюк и Зилим) [6].

В древостое сообществ доминирует *Picea obovata*, небольшую долю в составе имеют *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*. В третьем подъярусе наряду с подростом ели встречаются широколиственные виды (*Tilia cordata*, *Quercus robur*, реже *Acer platanoides*). Подлесок представлен *Sorbus aucuparia* и *Padus avium*. В зависимости от площади выходов камней, проективное покрытие древостоя варьирует от 40 до 80%. В травяном ярусе доминирует *Calamagrostis arundinacea*, содоминируют *Rubus saxatilis*, *Carex rhizina*, *Carex macroura*. Остальной флористический состав представляет собой сочетание видов таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Orthilia secunda* и др.), видов неморального комплекса (*Asarum europaeum*, *Actaea spicata*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura* и др.) и травяных гемибореальных лесов (*Adenophora lilifolia*, *Carex digitata*, *Hieracium umbellatum*). На скальных выходах обычны *Cystopteris fragilis*, *Campanula rotundifolia*, *Asplenium trichomanes* [3].

В сообществах выявлено 95 видов мохообразных (в том числе 11 печеночников). Рассеянно встречаются эпифитные виды, характерные для лиственных деревьев (*Pylaisia polyantha*, *Pseudoleskeella nervosa*), в том числе и виды-индикаторы старовозрастных лесов: *Dicranum viride*, *Anomodon attenuatus*, *A. longifolius*, *Homalia trichomanoides*. В группе видов, растущих на основаниях стволов и гнилой древесине одинаково хорошо представлены таксоны, характерные как для лиственных, так и для хвойных лесов (*Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*, *Stereodon pallescens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Chiloscyphus profundus*, *C. minor*, *Amblystegium serpens* и др.). Массово встречаются эпилиты, характерные для известь-содержащих пород (*Eurhynchiastrum pulchellum*, *Tortella tortuosa*, *Pohlia cruda*, *Mnium stellare*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Schistidium apocarpum* s.l.).

Проективное покрытие напочвенных мхов сильно варьирует (от 30 до 95%) в зависимости от площади выходов камней и развитости травяного яруса. Основными доминантами являются *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Rhytidiadelphus triquetrus*, высокое постоянство имеют другие бореальные виды (*Dicranum scoparium*, *D. polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*), также рассеянно встречаются виды, характерные для широ-

колиственных (*Oxyrrhynchium hians*, *Fissidens taxifolius*), хвойно-широколиственных (*Sciurohynnum oedipodium*, *Rhodobryum roseum*) лесов и редколесий (*Abietinella abietina*).

Ассоциация *Equiseto scirpoidis-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunova 2004 объединяет травяно-зеленомошные ельники на бедных, каменистых, кислых, иногда мерзлотных почвах, приуроченные к средним и нижним частям теневых крутых склонов северной, северо-западной и северо-восточной экспозиций. Описания выполнены на Уфимском плато на территории Караидельского и Нуримановского районов РБ. Сообщества встречаются небольшими участками по берегам реки Уфы и Павловского водохранилища. В верхних частях склонов сообщества ассоциации обычно граничат с темнохвойно-широколиственными лесами [7].

Проективное покрытие древесного яруса невысокое, древостой низкопродуктивный. В типичных сообществах ассоциации доминирует *Picea obovata* (в некоторых случаях замещается *Larix sukaczewii* и *Pinus sylvestris*), присутствуют *Betula pubescens*, подрост *Abies sibirica*, *Tilia cordata*, *Sorbus aucuparia*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса невысокое – от 15 до 60%. В нем обычны виды бореальной флоры (*Equisetum scirpoides*, *Goodyera repens*, *Gymnocarpium dryopteris*, *G. robertianum*, *Linnaea borealis* и др.), ряд мезоксерофильных (*Carex alba*, *Campanula rotundifolia*) и редких (*Cypripedium guttatum*, *Cephalanthera rubra*, *Zigadenus sibiricus*, *Calypso bulbosa*) видов [3].

Бриоценофлора ассоциации насчитывает 62 вида (в том числе 13 печеночников). Эпифитные виды имеют низкое постоянство. Комплекс мохообразных, растущих на основаниях стволов и гнилой древесине, сходен с предыдущей ассоциацией. Эпилитный комплекс представлен видами, характерными для известняков (*Distichium capillaceum*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Pohlia cruda*, *Campyliadelphus chrysophyllus* и др.). Для напочвенного мохового яруса характерно высокое проективное покрытие (80–95%), доминируют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, относительно высокое постоянство имеют *Ptilium crista-castrensis* и *Barbilophozia barbata*. Остальные эпигейные виды встречены редко и единично.

Ассоциация *Adenophoro lilifoliae-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov. объединяет приручьевые пихтово-еловые папоротниково-зеленомошные леса на слабозрелых каменистых влажных почвах, распространенные на крутых (30°–45°) склонах северной экспозиции по берегам рек центрально-возвышенной части Южного Урала. Описания выполнены на территории Белорецкого района РБ по берегам рек Малый Инзер и Нарка в юго-западной части Южно-

Уральского государственного природного заповедника.

В древесном ярусе доминируют *Picea obovata* и *Abies sibirica*, небольшую долю в составе имеют *Betula pubescens*, *Larix sukaczewii* и *Pinus sylvestris*. Ярусность хорошо выражена. Встречаются отдельные старовозрастные деревья, наблюдается много валежа на разной стадии разложения. Кустарниковый ярус слабо развит. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 50 до 70%, в зависимости от площади выходов камней. Ярус полидоминантный, для него характерны виды субальпийско-лесного высокоотравья (*Aconitum lycoctonum*, *Cacalia hastata*), во втором подъярусе доминирует *Diplazium sibiricum*, высокое постоянство имеют виды широкоотравья (*Athyrium filix-femina*, *Aegopodium podagraria*), злаки (*Calamagrostis arundinacea*, *C. obtusata*), в третьем подъярусе обильны мелкие папоротники, таежное мелкоотравье, а также суббореальные виды (*Cerastium pauciflorum*, *Carex rhizina* и др.) [3].

В сообществах ассоциации выявлено 62 вида мохообразных (в том числе 10 печеночников). В средних частях стволов мохообразные практически отсутствуют. К группе видов, растущих на основаниях стволов и гнилой древесине относится около 40% бриоценофлоры ассоциации. Эпиризо-эпиксильный комплекс такой же, как и в охарактеризованных выше ассоциациях союза. Разнообразие эпилитов высокое, но с относительно большим постоянством встречаются только *Paraleucobryum longifolium* и *Pohlia cruda* (последний вида часто растет на слое мелкозема, покрывающим известняк).

Проективное покрытие яруса напочвенных мхов варьирует от 30 до 80%, в зависимости от выходов камней и развитости травяно-кустарничкового яруса. Основными доминантами являются *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. С небольшим обилием, но высоким постоянством встречаются другие бореальные виды (*Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), *Thuidium assimile*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, виды, характерные для хвойно-широколиственных лесов (*Sciurohynnum oedipodium*, *Atrichum undulatum*, *Rhodobryum roseum*, *Cirriphyllum piliferum*), а также типичный обитатель приручьевых лесов *Plagiochila porelloides*. В связи с тем, что изучение сообществ ассоциации на настоящий момент было проведено всего лишь на 6 пробных площадях, очевидно, что бриофлора лесов данного типа намного богаче, и для ее выявления необходимы дополнительные исследования.

Основными особенностями условий существования темнохвойных таежных сообществ являются умеренность летнего тепла (средняя температура июля +13° - +20°C; температуры, близкие к +30°C нередки, но продолжительная жара отсут-

ству); достаточность увлажнения и положительный баланс влаги (особенно обеспеченность летними осадками); значительная, устойчиво держащаяся на высоком уровне влажность воздуха в летние месяцы; термическая дифференциация времен года; устойчивый снежный покров, защищающий от чрезмерного охлаждения почвы и припочвенный слой воздуха. Собственный микроклиматический режим таежного леса характеризуется уменьшением перепадов температур в дневные и ночные часы, а также выровненностью влажности воздуха и условий освещения под пологом древостоя [8]. Экологический режим темнохвойных лесов является благоприятным для существования мохообразных, особенно теневыносливых видов, требовательных к стабильности режима увлажнения местообитаний.

В южно-уральских сообществах союза *Piceion excelsae* выявлено 138 видов мохообразных, в том числе 115 видов листостебельных мхов, относящихся к 72 родам и 35 семействам и 23 печеночника, относящихся к 15 родам и 10 семействам. Ведущие семейства бриоценофлоры союза: *Dicranaceae* (14 видов), *Brachytheciaceae* (12), *Mniaceae* (11), *Polytrichaceae* (9), *Plagiotheciaceae* (7), *Amblystegiaceae* (7), *Hylocomiaceae* (6), *Pylaisiaceae* (6), *Sphagnaceae* (6), *Bryaceae* (4), ведущие роды: *Dicranum* (12 видов), *Sphagnum* (6), *Barbilophozia*, *Brachythecium*, *Mnium*, *Plagiomnium*, *Polytrichum*, *Sciuro-hypnum* (по 4 вида), *Bryum*, *Lophozia*, *Plagiothecium*, *Polytrichastrum* (по 3 вида). Это самый богатый в бриологическом отношении союз лесной растительности РБ, характеризующийся самыми высокими показателями доли печеночников в бриоценофлоре (17%), соотношения двудомных видов к однодомным (1,85), а также

среднего числа видов в ассоциации. К редким и нуждающимся в охране видам, встречающимся в сообществах, можно отнести индикаторы старовозрастных лесов *Dicranum viride* и *Frullania bolanderi*, виды с дизъюнктивным ареалом *Entodon concinnus* и *E. schleicheri*, *Iwatsukiella leucotricha* [9, 10].

От бриоценофлор равнинных ельников северо-запада и северо-востока Европейской части СССР [11, 12, 13], южно-уральские сообщества темнохвойных лесов отличаются слабой представленностью сфагновых мхов и печеночников (особенно из родов *Scapania*, *Calypogeia*, *Cephalozia*), а также тем, что имеют в своем составе виды, более характерные для широколиственных, хвойно-широколиственных и гемибореальных лесов. Это эпифиты (*Anomodon longifolius*, *Frullania bolanderi*, *Dicranum viride*), эпиризно-эпиксилльные виды (*Callicladium haldanianum*, *Bryum moravicum*, *Dicranum fragilifolium*, *Platygyrium repens*, *Stereodon pallescens*), эпигейные виды *Fissidens taxifolius*, *Oxyrrhynchium hians*, *Abietinella abietina*, *Atrichum flavisetum*, *Brachythecium albicans*, *Hylocomistrum pyrenaicum*, *Plagiomnium confertidens*, *P. rostratum*, *Thuidium assimile* и др. Кроме того, в южно-уральских сообществах широко представлены эпилиты (*Tortella tortuosa*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Distichium capillaceum*, *Drepanium recurvatum*, *Ditrichum flexicaule*, *Encalypta procera*, *Homomallium incurvatum*, *Myurella sibirica* и др.). Эти особенности определяют региональную специфику южно-уральских сообществ.

Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ 13-04-01410-а.

**Таблица.** Характеристика бриоценофлор лесов союза *Piceion excelsae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928 в РБ

Порядковый номер синтаксона	1	2	3	4	5
Число описаний	52	77	21	28	6
Количество видов мхов	70	95	69	62	62
Ср. ОПП древесного яруса (%)	60	65	60	60	70
Ср.ОПП травяного яруса (%)	40	60	25	30	60
Ср.ОПП напочвенных мхов (%)	75	56	60	80	60

**Эпифиты лиственных пород:**

<i>Pylaisia polyantha</i>	+	г	II	I	.
<i>Dicranum viride</i>	.	г	+	+	.
<i>Serpoleskea subtilis</i>	I	.	.	+	.
<i>Frullania bolanderi</i>	г	г	.	+	.
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	.	г	I	I	.
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	.	I	.	.	.
<i>Iwatsukiella leucotricha</i>	.	I	.	.	.
<i>Anomodon attenuatus</i>	.	.	I	.	.
<i>Anomodon longifolius</i>	.	.	I	.	.
<i>Homalia trichomanoides</i>	.	.	I	.	.

**Виды, встречающиеся на основаниях стволов и гнилой древесине:**

<i>Dicranum montanum</i>	IV	V	IV	V	V
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	IV	IV	IV	V	IV
<i>Sanionia uncinata</i>	III	IV	IV	V	V
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	II	IV	I	I	IV
<i>Plagiothecium laetum</i>	II	II	I	II	I
<i>Stereodon pallescens</i>	III	II	III	III	I
<i>Callicladium haldanianum</i>	+	r	I	III	II
<i>Brachythecium salebrosum</i>	r	+	I	I	II
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	II	II	+	II	III
<i>Lepidozia reptans</i>	r	I	+	II	IV
<i>Tetraphis pellucida</i>	I	II	I	IV	II
<i>Pohlia nutans</i>	I	I	I	III	I
<i>Chiloscyphus profundus</i>	II	II	II	III	.
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	I	III	.	+	II
<i>Platygyrium repens</i>	.	I	I	II	III
<i>Dicranum fragilifolium</i>	.	I	.	III	III
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	+	II	.	.	II
<i>Chiloscyphus minor</i>	+	I	II	.	I
<i>Lophozia longidens</i>	II	I	+	I	II
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	I	+	+	r	I
<i>Radula complanata</i>	r	r	II	r	.
<i>Amblystegium serpens</i>	r	r	II	I	.
<i>Lophozia ventricosa</i>	I	I	I	I	.
<i>Drepanium recurvatum</i>	r	r	I	r	.
<i>Cynodontium strumiferum</i>	I	+	.	.	I
<i>Tritomaria exsectiformis</i>	r	I	.	+	.
<i>Bryum moravicum</i>	I	I	.	.	I
<i>Orthocaulis attenuatus</i>	I	r	.	.	I
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	.	r	I	r	I
<i>Dicranum flagellare</i>	.	r	I	I	I
<b>Эпилиты:</b>					
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	III	II	I	.	IV
<i>Hypnum cupressiforme</i>	r	r	+	.	I
<i>Pohlia cruda</i>	.	I	II	III	IV
<i>Distichium capillaceum</i>	.	I	I	II	I
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	.	r	II	II	I
<i>Tortella tortuosa</i>	.	r	III	+	I
<i>Hedwigia ciliata</i>	.	r	.	.	I
<i>Dicranum spadiceum</i>	.	r	.	.	I
<i>Myurella sibirica</i>	.	I	.	.	I
<i>Anastrophyllum minutum</i>	.	r	.	.	I
<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i>	.	.	II	II	.
<i>Schistidium apocarpum</i>	.	.	II	.	.
<i>Homomallium incurvatum</i>	.	.	+	+	.
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i>	.	.	r	r	.
<i>Ditrichum flexicaule</i>	.	.	r	r	.

Эпигейные виды, иногда встречающиеся на камнях и валеже:

<i>Dicranum scoparium</i>	V	V	V	IV	III
<i>Pleurozium schreberi</i>	V	V	V	V	V
<i>Hylocomium splendens</i>	V	IV	V	V	V
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	V	IV	III	II	V
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	r	II	V	IV	IV
<i>Dicranum polysetum</i>	II	r	III	V	.
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	I	III	I	+	II
<i>Barbilophozia barbata</i>	I	+	I	II	II
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	+	II	III	II	V
<i>Dicranum fuscescens</i>	I	I	.	I	II
<i>Hylocomiastrum umbratum</i>	II	III	.	.	.
<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i>	I	I	.	.	I
<i>Barbilophozia hatcheri</i>	II	I	.	.	.
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	II	I	.	.	.
<i>Polytrichastrum longisetum</i>	I	I	.	.	.
<i>Polytrichum juniperinum</i>	I	I	.	I	I
<i>Dicranum majus</i>	I	r	.	r	I
<i>Polytrichum commune</i>	+	+	r	.	.
<i>Atrichum undulatum</i>	+	r	.	.	II
<i>Rhodobryum roseum</i>	.	II	II	I	II
<i>Thuidium assimile</i>	.	I	I	I	V
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	.	I	+	r	II
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>	.	II	.	.	II
<i>Mnium stellare</i>	.	r	II	I	I
<i>Abietinella abietina</i>	.	r	II	.	I
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	.	r	I	.	.
<i>Plagiomnium medium</i>	.	I	+	.	I
<i>Plagiomnium confertidens</i>	.	r	.	.	I
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	r	+	.	r	.
<i>Sphagnum capillifolium</i>	r	r	.	.	I
<i>Plagiochila porelloides</i>	.	II	+	.	V
<i>Sphagnum russowii</i>	.	r	.	.	I
<i>Rhizomnium punctatum</i>	.	+	.	.	I

Кроме того, редко встречены: *Atrichum flavisetum* 2(I), *Aulacomnium palustre* 2(r), *Bartramia pomiformis* 1, 5 (r), *Brachythecium mildeanum* 2(r), *Brachythecium rivulare* 2(r), *Brachythecium rutabulum* 2(r), *Bryum creberrimum* 3(+), *Bryum pseudotriquetrum* 3(r), *Bucklandiella microcarpa* 1(r), *Calliergon cordifolium* 2(r), *Calliergonella lindbergii* 3(+), *Campylium stellatum* 3(r), *Cephaloziella hampeana* 1(I), *Climacium dendroides* 2(r), *Cratoneuron filicinum* 3(r), *Cynodontium tenellum* 1(r), *Dichelyma falcatum* 1(r), *Dicranella heteromalla* 1(r), *Dicranum drummondii* 1(r), *Dicranum flexicaule* 1, 3(r), *Dicranum undulatum* 1(r), *Encalypta procera* 3(I), *Entodon concinnus* 3(r), *Entodon schleicheri* 3(r), *Fissidens taxifolius* 3 (r), *Isopterygiopsis pulchella* 2(I), *Jamesoniella autumnalis* 2(I), *Leptobryum pyriforme* 1, 4(r), *Lophozia incisa* 1(r), *Marchantia polymorpha* 3(r), *Mnium lycopodioides* 2(r), *Mnium marginatum* 4(r), *Mnium spinosum* 1(I), *Oncophorus wahlenbergii* 4(r), *Orthothecium intricatum* 4(r), *Plagiomnium ellipticum* 2(r), *Plagiothecium cavifolium* 1(r), *Polytrichastrum alpinum* 1,5(r), *Polytrichastrum formosum* 1(I), *Polytrichum piliferum* 1(r), *Polytrichum strictum* 1(r), *Pseudobryum cinclidioides* 2(r), *Preissia quadrata* 4(r), *Ptilidium ciliare* 4(r), *Sciuro-hypnum populeum* 1(I), *Sphagnum fallax* 2(r), *Sphagnum girgensohnii* 2(r), *Sphagnum magellanicum* 2(r), *Sphagnum squarrosum* 2(r), *Tritomaria quinqueidentata* 4,5 (r).

**Примечание.**

I. Номера синтаксонов: 1 – *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* (Caj. 1921) K.-Lund 1962; 2 – *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov.; 3 – *Asaro europaei-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov.; 4 – *Equiseto scirpoidis-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunova 2004; 5 – *Adenophoro lilifoliae-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov.

II. Использована следующая шкала постоянства: r – вид встречен менее, чем в 5% описаний, + – в 6-10% описаний, I –

в 11-20%, II – в 21-40%, III – в 41-60%; IV – в 61-80%, V – в 81-100%.

III. Названия видов даны в соответствии с последними сводками для территории России [14, 15, 16].

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Растительность Европейской части СССР / под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. 429 с.
2. Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Распространение и классификация бореальных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2. / Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов; [Отв. ред. О.В. Смирнова]. М.: Наука, 2004. С. 295-329.
3. Мартыненко В.Б. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны: дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2009. 495 с.
4. Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника / Кол. авторов; [под ред. Б.М. Миркина]. Уфа: Гилем, 2008. 516 с.
5. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Браславская Т.Ю., Дегтева С.В., Проказина Т.С., Луговая Д.Л. Высокогорные таежные леса восточной части Европейской России // Растительность России. 2009. № 15. С. 3-26.
6. Флора и растительность Национального парка «Башкирия» (синтаксономия, антропогенная динамика, экологическое зонирование) / Кол. авторов; [под ред. Б.М. Миркина]. Уфа: Гилем, 2010. 512 с.
7. Водоохранный-защитные леса Уфимского плато: экология, синтаксономия и природоохранная значимость / Кол. авторов; [под ред. А.Ю. Кулагина]. Уфа: Гилем, 2007. 440 с.
8. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.
9. Red Data Book of European Bryophytes. Trondheim: European Committee for Conservation of Bryophytes (ECCB), 1995. 291 p.
10. Красная книга Республики Башкортостан. Т.1. Растения и грибы. 2-изд. / Кол. авторов; [под ред. Б.М. Миркина]. Уфа: Медиа-принт, 2011. 384 с.
11. Дегтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П. Ценолитическая и флористическая структура лиственных лесов Европейского Севера. Спб.: Наука, 2001. 269 с.
12. Курбатова Л.Е. Листостебельные мхи Ленинградской области: дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 2002. 21 с.
13. Maksimov A.I., Potemkin A.D., Hokkanen T.J., Maksimova T.A. Bryophytes of fragmented old-growth spruce forest stands of the North Karelian Biosphere Reserve and adjacent areas of Finland // *Arctoa*. 2003. V. 12. P. 9-23.
14. Ignatov, M.S., O.M. Afonina, E.A. Ignatova et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. V. 15. P. 1-130.
15. Константинова Н.А., Бакалин В.А., Андреева Е.Н., Безгодов А.Г., Боровичев Е.А., Дулин М.В., Мамонтов Ю.С. Список печеночников (Marchantiophyta) России // *Arctoa*. 2009. Т. 18. С. 1-64.
16. Потемкин А.Д., Софронова Е.В. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб-Якутск: Бостон-Спектр, 2009. 368 с.

## ON THE BRYOPHYTE FLORA OF THE DARK CONIFEROUS FORESTS IN THE SOUTHERN URAL

© 2014 E.Z. Baisheva, P.S. Shirokikh

Institute of Biology, Ufa Research Centre of RAS

Bryophyte flora of 5 associations of South-Ural boreal dark coniferous forests (alliance *Piceion excelsae*) has been characterized. 138 bryophytes (115 mosses and 23 liverwort) including the rare for the European part of Russia species (*Dicranum viride*, *Frullania bolanderi*, *Entodon concinnus*, *E. schleicheri*, *Iwatsukiella leucotricha*) have been revealed. In comparison with green moss spruce forests of Russian plains the bryophyte flora of South-Ural boreal mountain forests is characterized by lower constancy of sphagnum mosses and liverworts and more high presence of epylitic species and bryophytes which are typical for broad-leaved, broad-leaved-dark coniferous and hemiboreal forests.

**Key words:** bryophytes, dark coniferous forests, Southern Urals Mts., *Vaccinio-Piceetea*, *Piceion excelsae*