

УДК 582.32 (470.51)

*А.В. Рубцова***БРИОФЛОРА ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ**

Исследованы бриофлоры различных типов лесных сообществ на территории Удмуртской Республики с применением метода парциальных флор. Всего в парциальных бриофлорах (ПБФ) лесных сообществ зарегистрировано 190 видов мохообразных из 102 родов и 49 семейств, что составляет 80,1 % всего видового состава бриофитов исследуемого региона. Наибольшим разнообразием обладают семейства Brachytheciaceae и Dicranaceae. Самыми многовидовыми родами являются Sphagnum, Brachythecium, Sciuro-hypnum. Своеобразие ПБФ лесов Удмуртской Республики проявляется, прежде всего, в более активной роли семейств Dicranaceae, Amblystegiaceae, Brachytheciaceae и Mniaceae и таких родов, как Brachythecium, Sciuro-hypnum и Plagiomnium. На территории Удмуртии изучены парциальные бриофлоры елово-пихтовых, сосновых, мелколиственных и широколиственных лесных сообществ. Для каждой ПБФ выявлен видовой состав мохообразных, отмечены особенности субстратного предпочтения бриофитов. Проведен кластерный анализ сходства и различия изученных ПБФ. Сравнение видового богатства ПБФ различных лесных сообществ с помощью коэффициента сходства Жаккара показало наибольшую связь видового состава ПБФ еловых и смешанных лесов.

Ключевые слова: парциальная бриофлора, моховидные, лесные сообщества, Удмуртская Республика.

Леса являются широко распространенным типом естественной растительности на территории Удмуртской Республики и занимают около 46,5 % площади [1]. Древесная растительность республики представлена елово-пихтовыми и пихтово-еловыми, сосновыми, березовыми, осиновыми, липовыми, дубовыми, ивовыми, сероольховыми и черноольховыми лесами. С севера на юг происходит постепенное обогащение хвойных лесов широколиственными древесными породами и неморальными травянистыми растениями [2]. Мохообразные встречаются во всех типах лесных сообществ, нередко выступая в роли доминантов и эдификаторов напочвенного покрова. В зависимости от типа лесного сообщества изменяется не только видовой состав бриофитов, но и приуроченность видов мохообразных к субстрату.

Цель работы – изучение парциальных бриофлор основных типов лесных фитоценозов, выявление особенностей видового состава бриофитов по приуроченности к разным типам субстратов.

Материалы и методы исследований

Основным материалом для настоящей работы послужили сборы и наблюдения, проведенные в течение нескольких лет (2000–2003, 2006–2007, 2011–2014 гг.) во всех административных районах республики. Сбор материала проводился во всех основных типах лесных сообществ с применением методов сравнительной флористики. Гербарный материал (свыше 2500 образцов) собран по традиционным методикам и хранится в Гербарии Удмуртского университета (UDU).

Идентификация видов проводилась по общепринятым в бриологии методам (сравнительно-морфологический, анатомо-морфологический), с использованием оптического оборудования. В ходе определения образцов моховидных применялся ряд отечественных [3–7] и зарубежных [8; 9] определителей.

Номенклатура видов мохообразных, приводимых в тексте, соответствует принятой в бриологической литературе [10; 11].

Статистическую обработку данных вели с использованием пакета программ STATISTICA 6.0 ® for Windows, предварительную обработку данных и описательную статистику – в табличном процессоре Microsoft ® EXCEL 2003. При статистической обработке материала был использован один из наиболее простых и в тоже время показательных методов. Видовое разнообразие бриофитов в пространственных выборках, с использованием данных по видовому богатству и относительному обилию видов, оценивалось с помощью коэффициента Жаккара [12]. Картина связей между парциальными бриофлорами определялась с помощью кластерного анализа. Дендрограммы кластеризации строили с применением формулы евклидова расстояния (меры различия). Объединение в кластеры осуществлялось по методу Варда.

Результаты и их обсуждение

В парциальных бриофлор (ПБФ) лесных сообществ Удмуртской Республики зарегистрировано 190 видов мохообразных из 102 родов и 49 семейств, что составляет 80,1 % от всего видового состава бриофитов. Это достаточно высокий показатель видового разнообразия моховидных. Так, в лесах Республики Коми в целом выявлено 227 видов мхов [13; 14], Среднего Тиммана – 171 [15], Южного Тиммана – 159 [16]. Таксономическое разнообразие бриофитов в ПБФ различных лесных сообществ представлено на рис. 1.

Из 49 семейств, отмеченных в ПБФ лесных сообществ республики, наибольшим разнообразием обладают семейства Brachytheciaceae (17 видов) и Dicranaceae (15) (табл. 1). Высокое положение в спектре ведущих по числу видов семейств имеют семейства Amblystegiaceae (14 видов), Mniaceae (13), Bryaceae (12), Scapaniaceae, Sphagnaceae (по 11), Polytrichaceae (10), Pylaisiaceae (7), Geocalycaceae (6). Большое участие семейств Sphagnaceae и Amblystegiaceae в сложении рассматриваемой бриофлоры отражает значительное увлажнение и заболоченность лесных сообществ республики. Самыми многовидовыми родами являются *Sphagnum* (11 видов), *Brachythecium*, *Plagiomnium* (по 7), *Sciurohypnum* (6) (табл. 2).

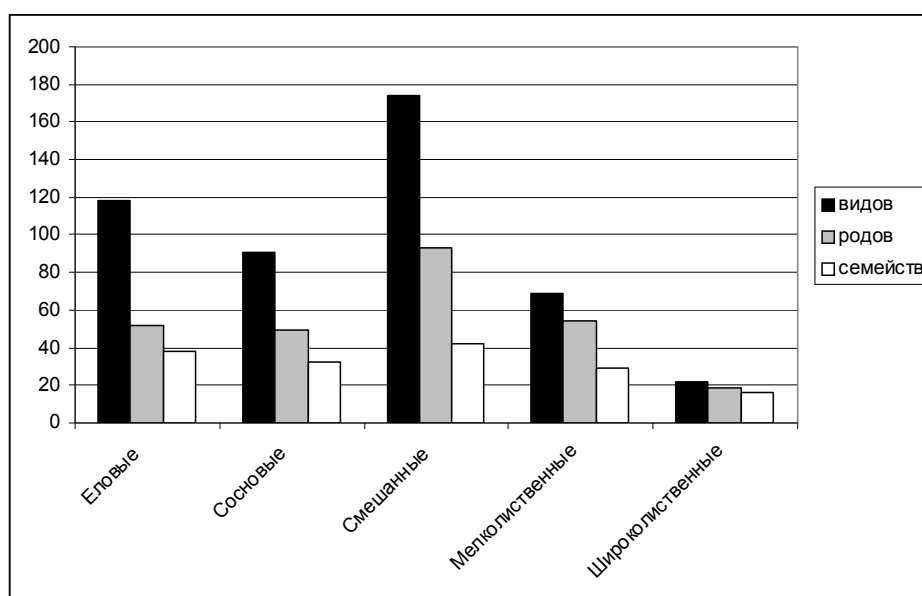


Рис. 1. Таксономическое разнообразие бриофитов в парциальных флорах различных лесных сообществ

Указанные таксономические группы мхов являются характерными для многих растительных зон Северного полушария: тундровой, таежной, зоны смешанных и широколиственных лесов, лесостепной [17; 18]. Своеобразие ПБФ лесов Удмуртской Республики проявляется прежде всего в более активной роли семейств Dicranaceae, Amblystegiaceae, Brachytheciaceae и Mniaceae и таких родов, как *Brachythecium*, *Sciurohypnum* и *Plagiomnium*. Большинство представителей семейств Amblystegiaceae, Brachytheciaceae и Mniaceae на исследованной территории являются мезофитами. В составе перечисленных ведущих семейств и родов преобладают виды, обычные для таежной зоны, к числу которых относятся такие известные доминанты напочвенного покрова таежных лесов, как *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Polytrichum commune* Hedw., *Dicranum polysetum* Sw., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Sphagnum girgensohnii* Russow. В исследованных лесных насаждениях бриофиты заселяют следующие субстраты: почву, стволы деревьев, гниющую древесину, нарушенные участки (обочины лесных троп, мелкозем на корнях вывороченных деревьев, незадернованные участки почвы у вывороченных деревьев). Ниже приведена характеристика парциальных бриофлор основных лесных сообществ Удмуртской Республики.

Парциальная бриофлора елово-пихтовых лесов. Елово-пихтовые леса (ЕПЛ) на территории Удмуртской Республики являются зональным типом растительности [19]. Они распространены на самых разных почвах, отличающихся по характеру увлажнения и питания. Значительные площади

елово-пихтовых лесов сосредоточены в северной части Удмуртии. Во всех типах елово-пихтовых фитоценозов отмечено 118 видов, 52 рода и 38 семейства мохообразных, что превышает аналогичный показатель в сосновых и мелколиственных лесах республики.

В ПБФ ЕПЛ ведущими являются следующие семейства (табл. 1): Brachytheciaceae (14 видов), Mniaceae (12), Amblystegiaceae (9), Dicranaceae, Scapaniaceae (по 8) и роды: Dicranum (8), Sphagnum, Brachythecium, Plagiomnium (по 6), Sciuro-hypnum (4). Специфической чертой ПБФ ЕПЛ республики является относительно высокое разнообразие семейств Sphagnaceae и Amblystegiaceae, что указывает на избыточное увлажнение почв в данных фитоценозах. В них наибольшее число видов мохообразных было отмечено на почве – 89 видов; гниющей древесине – 53; на стволах деревьев – 14. Напочвенные мохообразные играют большую роль также в еловых и елово-пихтовых лесах других регионов – Карелии [20; 21], европейского северо-запада России [22; 23], юго-западной Якутии [24]. В различных еловых сообществах республики видовой состав бриофитов, произрастающих на перечисленных субстратах, не был постоянным.

Таблица 1

**Ведущие семейства моховидных в различных парциальных флорах лесных сообществ
Удмуртской Республики**

Название семейства	Сосновые		Елово-пихтовые		Смешанные		Мелколист- венные	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Brachytheciaceae	1	10	1	14	1	17	1	10
Mniaceae	2	9	2	12	4–5	12	2	7
Dicranaceae	3–5	7	4–5	8	3	14	3	6
Bryaceae	3–5	7	8–9	5	4–5	12	–	–
Polytrichaceae	3–5	7	10	4	6–7	10	5	4
Amblystegiaceae	6–8	5	3	9	2	15	6–9	3
Pylaisiaceae	6–8	5	6–7	6	9	7	4	5
Scapaniaceae	6–8	5	4–5	8	8	8	–	–
Sphagnaceae	9	4	6–7	6	6–7	10	–	–
Hylocomiaceae	10–11	3	–	–	10–11	5	6–9	3
Lophocoleaceae	10–11	3	8–9	5	10–11	5	6–9	3
Thuidiaceae	–	–	–	–	–	–	6–9	3

Примечание. А – ранг семейства, Б – число видов в семействе, (–) – семейство не входит в состав ведущих или отсутствует в составе бриофлоры.

Елово-пихтовые зеленомошные леса характеризуются хорошо развитым моховым покровом и невысоким видовым разнообразием моховидных (в ассоциациях данного типа леса было зафиксировано от 14 до 16 видов). Общее проективное покрытие мхов составляет 55–85 %. Снижение флористического разнообразия здесь, как правило, компенсируется возрастанием доли и численности активных видов. Это характерно и для других регионов [25]. В бруснично-, чернично- и кислично-зеленомошных елово-пихтовых лесах на умеренно увлажненной почве эпигейные мохообразные образуют сплошной напочвенный покров из немногих видов: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. Во влажных местах растут *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr, *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., *Polytrichum commune*, *Dicranum bonjeanii* De Not., *Sphagnum girgensohnii*, *Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Schimp.

Более разнообразен видовой состав бриофитов на гниющей древесине. Здесь, кроме эпиксильных бриофитов (*Tetraphis pellucida* Hedw., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., *Dicranum fuscescens* Turner, *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Sciuro-hypnum reflexum* (Starke) Ignatov & Huttunen, *Riccardia latifrons* (Lindb.) Lindb.), собранных только на этом субстрате, были также зарегистрированы и ранее указанные напочвенные мохообразные. На основаниях стволов елей в елово-пихтовых зеленомошных лесах поселяются эпигейные и эпиксильные виды: *Dicranum majus* Turner, *Pohlia nutans*, *Lophocolea minor* Nees, *L. heterophylla* (Schrad.) Dumort., *Cephalozia lunulifolia* (Dumort.) Dumort.

Значительно большее число видов мохообразных встречается в травянистых ПБФ ЕПЛ. Для древостоя таких лесов характерна примесь березы. Разнообразие бриофитов в них оценивается в 25–

36 видов. Несмотря на богатый видовой состав мхов, напочвенный покров чаще всего не бывает сплошным, бриофиты растут отдельными большими пятнами (общее проективное покрытие мхов в еловых лесах составляет около 30–40 %). Кроме видов мохообразных, отмеченных в рассмотренных еловых сообществах, здесь на почве произрастают также *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T.J. Kop., *P. medium* (Bruch et al.) T.J. Kop., *Mnium spinosum* (Voit) Schwägr., *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Timmia megapolitana* Hedw. На переувлажненных участках почвы в елово-пихтовых разнотравных фитоценозах флористический состав эпигейных бриофитов увеличивается за счет влаголюбивых видов мохообразных: *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., *C. giganteum* (Schimp.) Kindb., *Sphagnum squarrosum* Crome, *S. centrale* C.E.O. Jensen, *S. warnstorffii* Russow, *S. wulfianum* Girg., *Calliergonella lindbergii* (Mitt.) Hedenäs, *Mnium stellare* Hedw., *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey & Scherb., *Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dumort., *Blazia pusilla* L.

Эпиксильные бриофиты представлены в основном тем же набором видов, что и в ельниках зеленомошных, но к ним добавляются еще *Brachythecium velutinum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen, *Drepanocladus polygamus* (Bruch et al.) Hedenäs, *Oncophorus wahlenbergii* Brid., *Serpoleskea subtilis* (Hedw.) Loeske, *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb. На коре заиленных поваленных деревьев встречаются *Fissidens bryoides* Hedw., *F. osmundoides* Hedw., *Myrinia pulvinata* (Wahlenb.) Schimp., *Amblystegium serpens* (Hedw.) Bruch et al., *Eurhynchiastrum pulchellum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen. Кроме того, в разнотравных елово-пихтовых сообществах были зарегистрированы моховидные, поселяющиеся в нижней части стволов елей и берез – *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort., *Anomodon longifolius* (Brid.) Hartm., *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T.J. Kop., *Plagiothecium laetum* Bruch et al., *Dicranum fuscescens*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*. Среди мхов, произрастающих в ПБФ ЕПЛ только на коре берез, следует отметить следующие виды: *Dicranum fragilifolium* Lindb., *D. scoparium* Hedw., *Orthotrichum obtusifolium* Brid., *O. speciosum* Nees, *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Bruch et al. Таким образом, видовой набор эпигейных, эпиксильных и эпифитных мхов в ельниках травяных фитоценозов более разнообразен, чем в ельниках зеленомошных. Несколько иной флористический состав листостебельных мхов характерен для елово-березовых травяно-сфагновых лесов. В таких лесных сообществах в образовании сплошного напочвенного покрова наряду с зелеными мхами (*Polytrichum commune*, *P. strictum* Brid., *Pleurozium schreberi*, *Calliergon cordifolium*, *Aulacomnium palustre*, *Calliergonella lindbergii*, *Climacium dendroides*), участвуют и сфагновые мхи (*Sphagnum girgensohnii*, *S. riparium* Angstr., *S. squarrosum*, *S. wulfianum*, *S. russowii* Warnst.). Общее проективное покрытие листостебельных мхов достигает 75–85 %.

Таблица 2

Ведущие по числу видов роды бриофитов в различных парциальных флорах лесных сообществ Удмуртской Республики

Название рода	Сосновые		Елово-пихтовые		Смешанные		Мелколиственные	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
<i>Dicranum</i>	1	6	1	8	1–3	10	1	6
<i>Bryum</i>	2	5	6–8	3	1–3	10	5–10	2
<i>Plagiomnium</i>	3–6	4	2–4	6	5–6	6	2–3	4
<i>Polytrichum</i>	3–6	4	9–13	2	8	4	5–10	2
<i>Sciuro-hypnum</i>	3–6	4	5	4	5–6	6	4	3
<i>Sphagnum</i>	3–6	4	2–4	6	1–3	10	5–10	2
<i>Brachythecium</i>	7	3	2–4	6	4	7	2–3	4
<i>Cephalozia</i>	8–10	2	6–8	3	7	5	–	–
<i>Chiloscyphus</i>	–	–	6–8	3	–	–	–	–
<i>Plagiothecium</i>	8–10	2	9–10	2	9–10	3	5–10	2
<i>Ptilidium</i>	8–10	2	9–10	2	–	–	–	–
<i>Lophocolea</i>	–	–	–	–	9–10	3	5–10	2
<i>Pohlia</i>	–	–	–	–	–	–	5–10	2

Примечание. А – ранг рода в спектре родов, Б – число видов в роде, (–) – род не входит в состав ведущих или отсутствует в составе бриофлоры.

На основаниях стволов елей и берез чаще всего растут *Climacium dendroides*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Sanionia uncinata*, *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Bruch et al., *Aulacomnium palustre*, *Campylidium sommerfeltii* (Myrin) Ochуга и некоторые другие виды. Пни и колоды заселяют *Tetraphis pellucida*, *Campylidium sommerfeltii*, *Lepidozia reptans* (L.) Dumort. Во всех изученных еловых сообществах были исследованы нарушенные участки: небольшие вырубki и просеки, обочины лесных троп, незадернованная почва ветровальных ям и мелкозем на корнях ветровальных деревьев. Бриофиты в числе первых растений заселяют эти своеобразные местообитания. Всего в таких местообитаниях собрано 19 видов листостебельных мхов (*Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv., *Dicranella varia* (Hedw.) Schimp., *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils., *Ditrichum heteromallum* (Hedw.) E. Britton, *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid.). Напочвенный покров на вырубках в ЕПЛ формируется в основном за счет растений коренных фитоценозов и пионерных видов. Оставшиеся группировки мохообразных обнаруживаются по опушкам вдоль просек, а также у оснований единичных деревьев, пней, валежин. На открытых, сухих, хорошо освещенных местах с нарушенным напочвенным покровом, мхи представлены широко распространенными и космополитными видами: *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum* Hedw., *P. juniperinum* Hedw., *Leptobryum pyriforme*.

Кроме того, на территории Удмуртии отмечены небольшие площади пихтовых лесов, которые возникли в результате хозяйственной деятельности человека [19]. Однако и небольшой массив описаний этих сообществ позволяет сделать заключение о невысоком видовом разнообразии в них мохообразных. Пихтарники не являются «чистыми»: в древостое постоянно отмечается примесь ели, березы и осины. На почве, гниющей древесине и стволах деревьев зарегистрирован 21 вид мхов из 15 родов и 9 семейств. Пихта очень требовательна к богатству почв питательными веществами и проточному увлажнению, поэтому под пологом лесов из этой породы встречается множество эутрофных видов мохообразных. Наибольшим видовым разнообразием отличаются семейства Brachytheciaceae (7 видов), Mniaceae (6), Bryaceae (5) и Hylocomiaceae (3). В спектре родов лидируют Brachythecium, Sciuro-hypnum, Pohlia и Plagiomnium (по 3 вида). В исследованных пихтовых сообществах эпигейные бриофиты (17 видов) не образуют сплошного напочвенного покрова, а располагаются крупными дерновинками пестрого состава из *Climacium dendroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi*, *Thuidium recognitum*, *Mnium stellare*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Eurhynchiastrum pulchellum* и некоторых других видов. При этом общее проективное покрытие мхов в пихтарниках достигает 25–30 %.

На гниющей древесине в пихтовых лесах поселяются 10 видов мохообразных, среди которых чаще всего регистрировались *Sanionia uncinata*, *Brachythecium salebrosum*, *Hylocomium splendens*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Tetraphis pellucida*, *Plagiothecium laetum*, *P. denticulatum*. Корни и нижние части стволов деревьев в пихтарниках заселяют виды мхов, произрастающих на почве и гниющей древесине. На коре осины во влажных пихтовых лесах часто поселяются *Leskea polycarpa* Hedw., *Orthotrichum obtusifolium*. На основаниях стволов елей в таких сообществах можно встретить *Fissidens osmundoides* Hedw., *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T.J. Кор.

Парциальная бриофлора сосновых лесов. Сосновые леса на территории Удмуртии относятся к азональным типам растительности [19]. Здесь создаются свои характерные эдафические и фитоклиматические условия, которые приводят к резкому уменьшению разнообразия эутрофных видов растений. В сосновых лесах Удмуртской Республики насчитывается 91 вид мохообразных, относящийся к 49 родам и 32 семействам. Видовое разнообразие мохообразных в ПБФ сосновых сообществ в 1,3 раза меньше, чем в еловых. Такая же закономерность отмечена В.А. Мартыненко [25] для сосудистых растений в равнинных хвойных лесах. Наиболее крупными семействами в сосновых сообществах являются Brachytheciaceae (10 видов), Mniaceae (9), Dicranaceae, Bryaceae, Polytrichaceae (по 7), Amblystegiaceae, Scapaniaceae, Pylaisiaceae (по 5), Sphagnaceae (4), Lophocoleaceae (3). Лидирующие по количеству видов роды в ПБФ сосновых лесов иные, чем в ельниках (табл. 2). Преобладание таких родов, как Polytrichum и Bryum, объясняется более сухими и бедными почвами. Численность видов моховидных основных субстратов сосновых сообществ отображена на рис. 2. Значительная часть видов бриофитов в сосновых лесах, так же как и в еловых, произрастает на почве. Это одна из отличительных черт ПБФ лесных сообществ не только нашего, но и других регионов [26–29]. На почве в сосновых лесах республики зарегистрировано 53 вида мхов, на гниющей древесине – 18, на стволах деревьев – 28 (рис. 2).

Сосняки беломошные, формирующиеся на сухих бедных песчаных почвах, характеризуются наименьшим видовым разнообразием бриофитов (11 видов). Моховой покров включает около 10 видов бриофитов, а его проективное покрытие редко достигает 20–30 %. Сосняки чернично- и бруснич-

но-зеленомошные также обнаруживают невысокое видовое разнообразие бриофитов (15–20 видов). Проективное покрытие моховидных варьирует от 30 до 60 %. Характерно, что доминантами напочвенного покрова в беломошных и зеленомошных сосновых насаждениях являются одни и те же виды: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum juniperinum*. На обнаженном песчаном субстрате в борах и на более сухих местах в сосняках брусничных и черничных часто можно встретить *Polytrichum piliferum*, *Pogonatum urnigerum*. На гниющей древесине в рассматриваемых сосняках поселяются немногочисленные эпигейные и эпиксильные мхи – *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Dicranum fuscescens*, *Ptilium crista-castrensis*. Только в них на пне был обнаружен *Tetraplodon angustatus* (Hedw.) Bruch et al. – редкий эуτροφный ксеромезофит [30]. На стволах деревьев в сосняках эпифитов зарегистрировано не было, а в основании стволов сосен произрастали только *Pohlia nutans*, *Plagiothecium laetum*.

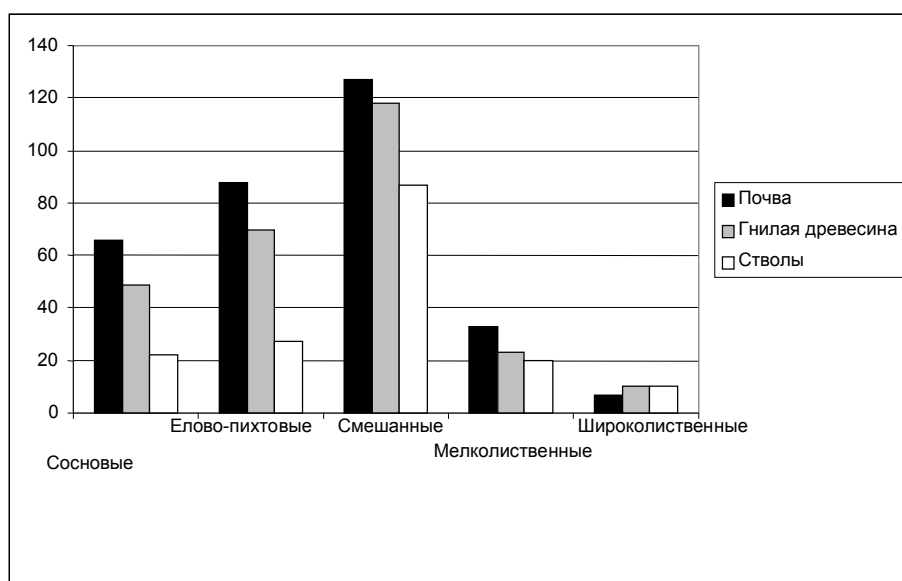


Рис. 2. Число видов бриофитов на различных субстратах в парциальных флорах лесных сообществ Удмуртской Республики

Более разнообразный флористический состав моховидных (26 видов) отмечен в заболоченных кустарничково-сфагновых сосняках, в травяно-кустарниковом ярусе которых господствуют голубика, багульник, подбел. Общее проективное покрытие бриофитов здесь увеличивается до 75–90 %. Эпигейные виды мохообразных представлены *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum polysetum*, *Sphagnum angustifolium* (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen, *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr., *S. magellanicum*, *S. russowii*, *S. warnstoifii*. В обводненных понижениях обычно растут *Warnstorfia exannulata* (Bruch et al.) Loeske, *W. fluitans* (Hedw.) Loeske, *Sphagnum fallax*, *Pellia endiviifolia*, *Marchantia polymorpha* L., на микроповышениях и возле оснований стволов сосен – *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palustre*, *Pohlia nutans*, *Sphagnum magellanicum*. Среди эпиксиллов чаще всего регистрировались *Pohlia nutans*, *Polytrichum strictum*, *Tetraphis pellucida*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. fuscescens*.

Самое большое число видов моховидных (32 вида) обнаружено в сосняках разнотравных, произрастающих на более богатых и увлажненных почвах, чаще в южных районах республики. В древостое постоянно отмечается примесь ели. В таких лесах бриофиты не образуют сплошного сомкнутого покрова. Общее проективное покрытие мхов составляет около 30–45 %. На почве и лесной подстилке в этих сосновых сообществах встречаются в основном мезофиты и гигромезофиты: *Climacium dendroides*, *Dicranum majus*, *Sciuro-hypnum oedipodium* (Mitt.) Ignatov & Huttunen, *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., *Plagiomnium cuspidatum*, *P. medium* (Bruch et al.) T.J. Kop., *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout, *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Bruch et al., *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. На поваленных стволах деревьев, пнях, колодах разрастаются *Sanionia uncinata*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Amblystegium serpens*, *Dicranum fuscescens*, *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Bruch et al., *B. salebrosum*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *S. starkei* (Brid.) Ignatov & Huttunen, *S. reflexum*, *Pohlia nutans*, *Pleurozium schreberi*,

Hylocomium splendens, *Lophocolea heterophylla*, *Chiloscyphus polyantos* (L.) Corda. Постоянными обитателями оснований стволов деревьев являются *Sanionia uncinata*, *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum fuscescens*, а на нижних ветвях елей поселяются *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Brachytheciastrum velutinum*.

На корнях ветровальных деревьев и на незадернованных участках почвы в ПБФ сосновых лесов произрастали виды, многие из которых были обнаружены в подобных местообитаниях в еловых лесах: *Pogonatum urnigerum*, *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp., *Polytrichum juniperinum*. В зарастании обочин тропинок и лесных дорог в сосновых сообществах принимают участие *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium ellipticum*, *Sphagnum girgensohnii* Russow и многие другие виды мохообразных.

Парциальная бриофлора хвойно-мелколиственных лесов. К смешанным насаждениям на территории Удмуртской Республики относятся те лесные сообщества, в древостое которых присутствуют как хвойные породы (ель, сосна, реже пихта), так и мелколиственные (береза, осина, липа), но при этом ни одна из перечисленных древесных пород не является господствующей. В ПБФ смешанных хвойно-мелколиственных лесов произрастает 174 вида мохообразных из 93 родов и 42 семейств. По количеству зарегистрированных таксонов бриофитов в ПБФ смешанных лесных сообществ занимают второе место. К ведущим семействам бриофитов в ПБФ хвойно-мелколиственных насаждениях относятся Brachytheciaceae (17 видов), Dicranaceae, Amblystegiaceae (по 14), Mniaceae, Bryaceae (по 12), Sphagnaceae, Polytrichaceae (по 10), Scapaniaceae (8), Pylaisiaceae (7), Lophocoleaceae (5). Характерной особенностью в рассматриваемых ПБФ является высокое положение таких семейств, как Mniaceae и Bryaceae. Наибольшим видовым разнообразием отличаются следующие роды: *Sphagnum* (10 видов), *Plagiomnium*, *Sciuro-hypnum* (по 6), *Cephalozia*, *Brachythecium* (по 5), *Polytrichum* (4).

Общее число бриофитов, отмеченных на почве в смешанных лесных сообществах, составляет 146 видов, на гниющей древесине – 80, на стволах деревьев – 31, на нарушенных субстратах – 54. Смешанные леса, расположенные в поймах рек и ручьев, являются более богатыми по видовому составу моховидных (120 видов) по сравнению с лесами, произрастающими на водораздельных пространствах (76 видов). Значительный удельный вес в пойменных смешанных лесах имеют эпигейные виды мхов. Однако здесь так же, как и в пихтарниках, напочвенные мохообразные не образуют сплошного покрова. Общее проективное покрытие мхов составляет до 40 %. Достаточно трудно выделить явные доминанты, можно лишь отметить наиболее часто встречающиеся виды мхов: *Climacium dendroides*, *Cirriphyllum piliferum*, *Dicranum polysetum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium cuspidatum*. В обводненных понижениях произрастают *Calliergonella cuspidata*, *C. lindbergii* (Mitt.) Hedenäs, *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Plagiomnium ellipticum*, *Polytrichum commune*, *Marchantia polymorpha*, *Pellia endiviifolia*. Во влажных смешанных лесных ценозах на гниющей древесине эпиксилы образуют обширные обрастания из *Sanionia uncinata*, *Brachythecium salebrosum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. starkei*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Amblystegium serpens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Riccardia latifrons*, *Chiloscyphus pallens* (Ehrh. ex Hoffm.) Dumort. Среди эпиксильных мхов неоднократно также отмечались *Oncophorus wahlenbergii* Brid., *Myrinia pulvinata*, *Campylidium sommerfeltii*, *Orthotrichum speciosum* Nees. Эпифитные виды мохообразных в смешанных лесных сообществах произрастают в основном на коре лиственных деревьев. Так, на стволах лип и осин поселяются *Orthotrichum obtusifolium*, *O. speciosum*, *Pylaisia polyantha*, *Leskea polycarpa*, *Sanionia uncinata*, *Radula complanata* Dumort., *Frullania dilatata* (L.) Dumort., *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort.

Для разнотравных и кисличных хвойно-мелколиственных смешанных лесов, формирующихся на водораздельных пространствах, характерен следующий видовой состав напочвенных листовых бриофитов: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *R. subpinnatum* (Lindb.) T.J.Kop., *Climacium dendroides*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. oedipodium*. Более влажные участки почвы заселяются такими гигрофитами и гигромезофитами, как *Rhizomnium punctatum*, *Pohlia wahlenbergii* (F. Weber & D. Mohr) A.L. Andrews, *Plagiomnium medium*, *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid., *Bryum weigelii* Spreng., *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum russowii*, *S. girgensohnii*. Общее проективное покрытие бриофитов на почве в смешанных лесах достигает 30–40 %.

На гниющей древесине встречаются самые обычные для нашего региона виды мохообразных – *Pohlia nutans*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum fuscescens*, *Pleurozium schreberi*, *B. salebrosum*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Campylidium sommerfeltii*, *Plagiothecium laetum*. В рассматриваемых растительных сообществах бриофитами активно заселяются также и стволы осин и лип. Обрастания на основаниях стволов

деревьев состоят из *Brachythecium salebrosum*, *Sanionia uncinata*, *Plagiothecium laetum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Campylidium sommerfeltii*. На высоту до двух и более метров поднимаются по стволам деревьев типичные эпифиты – *Pylaisia polyantha*, *Orthotrichum obtusifolium*, *O. speciosum*, *Radula complanata*, *Blepharostoma trichophyllum*. На мелкозем, оставшемся на корнях ветровальных деревьев, во всех изученных смешанных лесных ценозах поселяются те же виды бриофитов, что и в ранее рассмотренных лесных сообществах: *Dicranella varia*, *Leptobryum pyriforme*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus* и др. По сухим обочинам троп в смешанных лесных сообществах произрастают типичные лесные мохообразные *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, а на обводненных и переувлажненных участках – *Plagiomnium medium*, *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum girgensohnii*. Характерными видами нарушенных местообитаний в смешанных лесах являются *Dicranella heteromalla*, *Pogonatum urnigerum*.

Парциальная бриофлора мелколиственных лесов. Мелколиственные леса на территории Удмуртии представлены березовыми, осиновыми и ольховыми сообществами. В ПБФ перечисленных растительных сообществ отмечено 69 видов, 54 рода и 29 семейств моховидных. По таксономическому разнообразию мохообразных ПБФ мелколиственных сообществ находятся на последнем месте. Мелколиственные леса проявляют черты сходства с сосновыми ценозами по спектру ведущих семейств и родов. Так, в ПБФ мелколиственных лесов к числу ведущих семейств мхов относятся те же семейства, что и в ПБФ сосняков: Brachytheciaceae (10 видов), Mniaceae (7), Dicranaceae (6), Pylaisiaceae (5), Polytrichaceae (4), Amblystegiaceae, Lophocoleaceae (по 3), Bryaceae, Sphagnaceae (по 2). Однако в ПБФ мелколиственных сообществ отмечается уменьшение роли представителей семейства Sphagnaceae. Наибольшим видовым разнообразием в ПБФ мелколиственных лесов отличаются роды *Dicranum* (6 видов), *Brachythecium*, *Plagiomnium* (по 4), *Sciuro-hypnum* (3).

В мелколиственных сообществах мохообразные произрастают на следующих субстратах: почва (55 видов), гнилая древесина (24), стволы деревьев (30). По количеству видов, зарегистрированных на стволах деревьев, ПБФ мелколиственных лесов в Удмуртии занимают первое место среди ПБФ всех лесных сообществ.

В осинниках при высокой относительной влажности воздуха и достаточном минеральном питании напочвенный моховой покров не является сплошным, развит слабо, фрагментарно и имеет, как правило, низкое проективное покрытие (1–5 %). Угнетение мохообразных в таких фитоценозах происходит из-за мощного развития травянистого покрова и обильного ежегодного опада листьев деревьев и кустарников [31–33]. Вследствие перечисленных причин, неконкурентоспособные бриофиты заселяют такие субстраты, как гнилая древесина, основания и стволы живых деревьев, небольшие слабозадренованные участки почвы.

Гниющие поваленные стволы, пни и различные остатки древесины в осинниках сплошь покрываются мохообразными. Здесь, поэтапно сменяя друг друга, произрастают представители эпифитной, эпигейной и эпиксильной групп бриофитов. На слаборазложившейся древесине нередко встречаются такие типичные эпифиты, как *Pylaisia polyantha*, *Orthotrichum speciosum* и *O. obtusifolium*, *Radula complanata*. Позднее, по мере разложения древесины, они сменяются эпигейными и эпиксильными видами, среди которых чаще всего отмечаются *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Brachythecium salebrosum*, *Lophocolea minor*, *L. heterophylla*, *Chiloscyphus polyanthos*, *Dicranum fuscescens*. С течением времени на хорошо разложившейся древесине происходит поселение облигатных эпиксиллов: *Tetraphis pellucida* и *Pohlia nutans*, которые в конечном итоге вновь замещаются видами напочвенного покрова. Таким образом, специфика субстрата и произрастание на гниющей древесине бриофитов с различной экологической амплитудой объясняет достаточно широкий видовой спектр этой группы.

Состав наиболее часто встречающихся видов эпигейных бриофитов остается постоянным во всех исследованных осинниках. Среди них выделяется группа видов, требовательных к условиям минерального питания и увлажнения, поселяющихся в сырых местах на богатой гумусом лесной подстилке. Это, прежде всего, *Plagiomnium medium*, *Climacium dendroides*, *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. В осиновых лесах достаточно хорошо представлена группа эпифитных видов. В целом, в лесных сообществах Удмуртии осина занимает первое место по количеству эпифитных видов. Высокая водная емкость коры осины [34], а также наличие трещин и неровностей на ее поверхности являются важными условиями для развития эпифитных синузид. В других областях России также отмечается высокое видовое разнообразие мхов на стволах осин по сравнению с другими древесными породами [34–37]. Типичных эпифитов, произрастающих выше отметки 1 м, выявлено только шесть видов: *Pu-*

laisia polyantha, *Neckera pennata*, *Orthotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*, *Homalia trichomannoides* и *Sanionia uncinata*. При этом перечисленные виды являются неизменными спутниками осин [37–39]. Только *Orthotrichum speciosum* нередко поднимается по стволу на высоту до четырех и более метров. Слабое развитие эпифитных обрастаний выше двух метров объясняется влиянием климатических факторов. Низкая температура воздуха в зимний период отрицательно сказывается на развитии эпифитных видов, а снежный покров препятствует вымерзанию и гибели мохообразных, поселяющихся на основаниях стволов [40].

Большинство зарегистрированных эпифитов сосредоточено в нижних частях стволов осин. Здесь образуются сплошные обрастания не только из типичных эпифитов, но и из бриофитов напочвенного покрова и гниющей древесины. Среди них наиболее часто встречаются *Sanionia uncinata*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. drummondii* (Bruch et Schimp.) T.J. Кор., *Pleurozium schreberi*, *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium*, *Brachythecium salebrosum*.

Фрагментарное развитие напочвенного мохового покрова в целом является характерной чертой всех ПБФ мелколиственных лесов [20; 26; 41; 42]. Слабое развитие мохового покрова характерно и для ольшаников и ивняков Удмуртии. Они распространены на территории республики нешироко и представлены в основном небольшими узкими полосами вдоль дорог, низинных болот, берегов рек и ручьев, полей и лугов. В ольховых и ивовых сообществах, формирующихся по окраинам низинных болот, напочвенный покров образуют *Climacium dendroides*, *Calliergon giganteum*, *C. cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Sphagnum squarrosum*. Его общее проективное покрытие составляет около 25–30 %. Эпиксильные виды мохообразных представлены значительно разнообразнее. Гниющая древесина сплошь покрывается обрастаниями из *Sanionia uncinata*, *Amblystegium serpens*, *Brachythecium salebrosum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Pylaisia polyantha* и других видов мхов. В ольшаниках и ивняках травянисто-моховых, произрастающих в поймах рек и ручьев, в напочвенном покрове кроме типичных видов зеленых мхов часто встречаются и сфагновые: *Sphagnum squarrosum*, *S. girgensohnii*, *S. magellanicum*. Для ольховых и ивовых разнотравных сообществ, сформировавшихся на месте лугов, сельскохозяйственных угодий и дорог, характерно наличие таких видов мхов, как *Climacium dendroides*, *Calliergon giganteum*, *C. cordifolium*, *Plagiomnium ellipticum*, *Calliergonella lindbergii*, *Pohlia wahlenbergii*, *Ceratodon purpureus*, *Leptobryum pyriforme*, *Drepanocladus aduncus*. Эпифиты в ольшаниках и ивняках поселяются на стволах лиственных деревьев. Постоянными обитателями коры ольхи и ивы являются *Sanionia uncinata*, *Leskea polycarpa*, *Pylaisia polyantha*, *Orthotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*. Кроме перечисленных видов, на основаниях стволов ив и ольхи неоднократно регистрировались *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey & Scherb., *B. weigelia*, *Amblystegium serpens*, *Calliergonella lindbergii*, *Mnium stellare*, *Rhizomnium punctatum*, *Brachythecium mildeanum*, *Climadum dendroides*.

Роль мохообразных в сложении напочвенного покрова мелколиственных лесов Удмуртской Республики неодинакова. Она значительно выше в березовых лесах. Так, проективное покрытие бриофитов в березовых разнотравно-зеленомошных насаждениях варьирует от 20 % на участках со средним увлажнением до 50 % в экотопах с избыточным увлажнением. Здесь на почве произрастают типичные таежные мезо- и гигрофиты: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum girgensohnii*, *Climadum dendroides*, *Plagiomnium elatum* (Bruch et al.) T.J. Кор. и некоторые другие. В переувлажненных березняках разнотравно-сфагновых общее проективное покрытие мхов значительно выше и может достигать 60–70 %. Среди представителей рода *Sphagnum* господствующими являются *Sphagnum girgensohnii*, *S. squarrosum* и *S. warnstorffii*, реже встречаются *S. wulfianum*, *S. russowii*, *S. cuspidatum* Ehrh. ex. Hoffm., *S. angustifolium*, *S. magellanicum*. В образовании мощного напочвенного покрова участвуют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Aulacomnium palustre*, *Plagiomnium ellipticum*, *Calliergon cordifolium*, *Dicranum bonjeanii*, а в растительных сообществах с проточным увлажнением еще и *Helodium blandowii* (F. Weber & D. Mohr) Warnst. Закономерность в распределении мхов по основным типам субстратов в березовых сообществах подобна таковой в других ранее рассмотренных мелколиственных лесах.

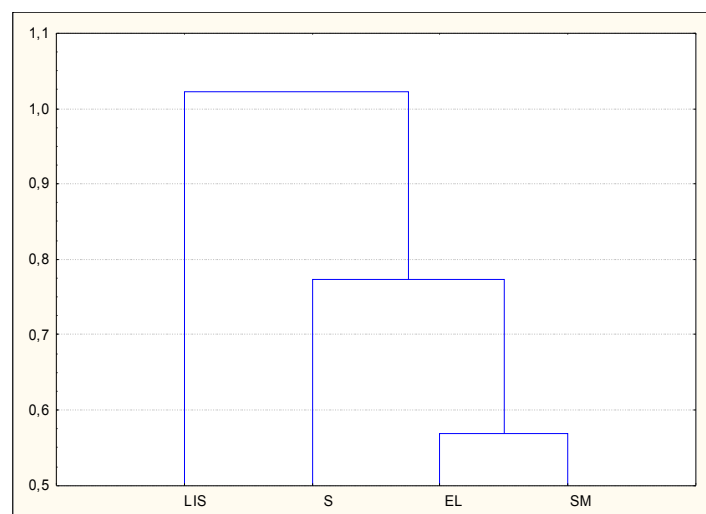
Парциальная бриофлора широколиственных лесов. Широколиственные леса на территории Удмуртии представлены первичными и вторичными лесами. К первичным широколиственным лесам относятся пойменные дубравы, тянущиеся узкими полосами вдоль долин Камы [19], Вятки и Кильмези (у границы с Кировской областью), а также плакорные дубравы. Вторичные леса представлены в основном липняками, кленовниками и ильмовниками.

Таксономическое разнообразие моховидных ПБФ широколиственных лесов на территории республики очень низкое: здесь отмечено только 22 вида мохообразных из 19 родов и 16 семейств. Во многом это обусловлено неблагоприятным для бриофитов сочетанием экологических факторов: низкой освещенностью, влажностью и часто отсутствием необходимых для поселения бриофитов субстратов.

По числу видов в ПБФ лидируют семейства Brachytheciaceae (5 видов), Pylaisiaceae (3), Orthotrichaceae (2). Остальные семейства представлены 1 видом (Mniaceae, Dicranaceae, Amblystegiaceae, Thuidiaceae, Ditrichaceae, Fissidentaceae, Plagiotheciaceae). Наиболее значительными по числу видов являются роды Brachythecium (2) и Orthotrichum (2).

Подавляющее большинство видов мохообразных в ПБФ широколиственных лесов поселяются на гнилой древесине и стволах деревьев (по 10 видов). Виды, встреченные нами на гнилой древесине в дубравах, не являются специфичными для данного субстрата и в условиях других типов лесных сообществ чаще поселяются на почве (*Plagiomnium cuspidatum*, *Thuidium recognitum* и др.).

Более разнообразной и интересной, на наш взгляд, является группа эпифитных мхов. Комлевые эпифиты в широколиственных лесах Удмуртии представлены небольшим количеством видов. В основном это виды из рода Brachythecium и Plagiothecium. Собственно эпифитные виды образуют значительные по размеру синузии, в формировании которых участвует от 4 до 10 видов. В затененных участках широколиственных лесов эпифитные синузии небольшие по площади и представлены 1–3 видами (*Pylaisia polyantha*, *Platygyrium repens*, *Orthotrichum obtusifolium*). Более разнообразен видовой состав синузии на освещенных участках, например на деревьях, стоящих на опушке. Эпифиты на таких деревьях образуют сплошные коврики на значительной площади коры дерева, часто поднимаясь до высоты 2–4 м. В основном это крупные неморальные виды: *Neckera pennata* Hedw., *Homalia trichomanoides*. Только к эпифитным сообществам приурочен редкий для республики вид *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr. Эпифитные печеночники представлены 1 видом – *Radula complanata*.



Евклидово расстояние. Метод Варда.

LIS – лиственные, S – сосновые, EL – елово-пихтовые, SM – хвойно-мелколиственные леса.

Рис. 3. Дендрограмма кластеризации парциальных бриофлор различных типов лесных сообществ Удмуртской Республики

Напочвенный покров в широколиственных лесах развит очень слабо. Общее проективное покрытие бриофитов редко достигает 8–10% из-за значительной затененности и малого увлажнения почвы. Благодаря этому в напочвенном покрове широколиственных лесов отсутствуют гелиофитные гигро- и мезогигрофиты. Эпигейные бриофиты в дубравах представлены видами, характерными для нарушенных мест: *Ditrichum heteromallum*, *Dicranella varia*, *Eurhynchiastrum pulchellum*.

Сравнение видового богатства парциальных флор бриофитов различных типов лесов с помощью коэффициента сходства Жаккара показало наибольшую связь видового состава ПБФ елово-пихтовых и смешанных сообществ (флористический состав моховидных широколиственных лесов из-за небольшого количества описаний при сравнении не учитывался) (рис. 3). Таким образом, ПБФ

хвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов по видовому разнообразию бриофитов близки к ПБФ тех лесных сообществ, на месте которых они возникли.

Заключение

Таким образом, в ПБФ елово-пихтовых, сосновых, хвойно-мелколиственных, мелколиственных и широколиственных лесов Удмуртской Республики доминируют семейства, характерные для бореальных бриофлор умеренных широт (*Dicranaceae*, *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae*, *Sphagnaceae* и др.). В сложении ПБФ смешанных хвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов, произрастающих на более богатых почвах, отмечается усиление роли семейства *Mniaceae*. По составу и расположению родов моховидных наибольшее сходство обнаруживают ПБФ сосновых, елово-пихтовых и мелколиственных лесов. В большинстве ПБФ лесных сообществ первые три места по количеству видов занимают роды, широко распространенные в таежной зоне: *Dicranum*, *Polytrichum* и *Sphagnum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. О состоянии и об охране окружающей среды в Удмуртской Республике в 2013 г.: государственный доклад. Ижевск: Удмуртия, 2014. 262с.
2. Удмуртская Республика: Энциклопедия. Ижевск: Удмуртия, 2008. 876 с.
3. Савич Л.И., Ладыженская К.И. Определитель печеночных мхов севера Европейской части СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 309 с.
4. Абрамова А.Л., Савич-Любичская Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Наука, 1961. 715 с.
5. Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР. Л.: Наука, 1976. Вып. 1. 92 с.; вып. 2. 1979. 190 с.; вып. 3. 1980. 190 с.; вып. 4. 1981. 225 с.; Вып. 5. 1982. 196 с.
6. Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Бриологический журн. 1998. Т. 7. Прил. 1. 390 с.
7. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. М.: КМК, 2003. Т. 1. 608 с.; 2004. Т. 2. 340 с.
8. Weymar H. Buch der Moose. 1962. 312 p.
9. Handke H., Pankov H., Schubert R. Exkursionsflora. Berlin, 1983. 812 p.
10. Konstantinova N.A., Bakalin V.A. et al. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // *Arctoa*. 2009. Vol. 18. P. 1-64.
11. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of east Europe and northe Asia // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 1-130.
12. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 160 с.
13. Железнова Г.В., Шубина Т.П. Эколого-ценотическое распределение листостебельных мхов на Северном Урале // Споры растений Крайнего Севера России. Сыктывкар, 1993. С. 42-50.
14. Железнова Г.В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб.: Наука, 1994. 149 с.
15. Железнова Г.В. Мохообразные лесов Среднего Тимана // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин, 1978. С. 121-124.
16. Железнова Г.В. Листостебельные мхи Южного Тимана // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 9. С. 1255-1267.
17. Абрамова А.Л., Абрамов И.И. Мхи южной тайги (окрестности г. Дно Псковской области) // Новости систематики низших растений. Л.: Наука, 1977. Т. 14. С. 200-212.
18. Бардунов Л.В. Основные аспекты применения мохообразных // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 3. С. 23-28.
19. Баранова О.Г. Растительный покров // География Удмуртии: природные ресурсы. Ижевск, 2009. С. 204-217.
20. Волкова Л.А. Листостебельные мхи Карелии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 16 с.
21. Абрамов И.И., Волкова Л.А. Обзор бриофлоры среднетаежной Карелии // Новости систематики низших растений. Л.: Наука, 1985. Т. 22. С. 197-201.
22. Абрамова А.Л., Абрамов И.И. Таксономическая структура бриофлоры СССР // Новости систематики низших растений. Л.: Наука, 1977. Т. 14. С. 191-199.
23. Вьюнова Г.В. Экологическая характеристика бриофлоры Ленинградской области // Проблемы бриологии в СССР. Л.: Наука, 1989. С. 66-75.
24. Кривошапкин К.К. Листостебельные мхи юго-западной Якутии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1998. 24 с.
25. Мартыненко В.А. Флористический состав хвойных лесов Коми АССР. Сыктывкар: Изд-во УрО РАН, 1990. 20 с.
26. Попова Н.Н. Мохообразные Среднего Дона: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1984. 24 с.

27. Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Бриофлора лесных и болотных экосистем бассейна Среднего Дона // Брио-лихенологические исследования в СССР. Апатиты: Изд.-во УрО РАН, 1986. С. 66-70.
28. Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1988. 168 с.
29. Бойко М.Ф. Бриофлора степной зоны Восточно-Европейской равнины и Предкавказья: автореф. дис.... д-ра биол. наук. Киев, 1992. 24 с.
30. Красная книга Удмуртской Республики. Чебоксары: Перфектум, 2014. 458 с.
31. Шубина Т.П., Железнова Г.В., Дегтева С.В., Кустышева А.А. Листостебельные мхи осинового леса подзоны средней тайги (Республика Коми) // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского Северо-Востока России: тр. Коми науч. центра УрО РАН. Сыктывкар, 1996. № 149. С. 102-108.
32. Дегтева С.В., Шубина Т.П., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н. Биологическое разнообразие растительного мира осинников бассейна р. Сысола (Республика Коми) // Материалы докл. I Междунар. конф. Баренц-Евразийского региона. Петрозаводск, 1997. С. 59-60.
33. Дегтева С.В. Флористический состав среднетаежных осинников Республики Коми. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО РАН, 1998. 28 с.
34. Шубина Т.П., Железнова Г.В. Листостебельные мхи равнинной части средней тайги европейского северо-востока. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2002. 160 с.
35. Арискина Н.П. Краткий определитель листостебельных мхов Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. 121 с.
36. Воробьев Ю.М. Бриофлора северо-западной части Приволжской возвышенности // Брио-лихенологические исследования в СССР. Апатиты, 1986. С. 24-28.
37. Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kurayeva E.N. Bryophyte flora of Zentralno-Lesnoj Biosphere Nature Reserve (European Russia, Tver Province) // *Arctoa*. 1998. Vol. 7. P. 45-58.
38. Слука З.А. Мхи-эпифиты Звенигородской биологической станции Московского университета // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1978. № 8. С. 8-12.
39. Слука З.А. Зеленые мхи. М.: Изд-во МГУ, 1980. 134с.
40. Бардунов Л.В. Флора листостебельных мхов Алтая и Саян. Новосибирск: Наука, 1974. 168 с.
41. Рыковский Г.Ф. Мохообразные Березинского заповедника. Минск: Наука и техника, 1980. 136 с.
42. Абрамова Л.И. Эколого-фитоценологический анализ напочвенных мохообразных в зеленых массивах г. Москвы // Бюл. МОИП. 1995. Т. 100. Вып. 6. С. 48-53.

Поступила в редакцию 28.01.15

A. V. Rubtsova

BRYOFLORE OF FOREST COMMUNITIES OF THE UDMURT REPUBLIC

Bryoflora of different types of forest communities in the territory of the Udmurt Republic is investigated. In forest communities we have registered 190 species of bryophytes which belong to 102 genera and 49 families, accounting for 80.1% of the species composition of bryophytes in this region. The greatest diversity is observed for families Brachytheciaceae and Dicranaceae. Genera with multiple species are *Sphagnum*, *Brachythecium*, *Sciuro-hypnum*. Originality of bryoflora of the Udmurt Republic forests is represented primarily by a more active role of families Dicranaceae, *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae* and *Mniaceae* and of such genera as *Brachythecium*, *Sciuro-hypnum* and *Plagiomnium*. As to Udmurtia, we have studied partial bryoflora of spruce, pine, fir, small-leaved and broad-leaved forest communities. For each partial bryoflora the species composition of bryophytes is determined, the substrate preferences of bryophytes are discussed. A cluster analysis of similarities and differences of mentioned bryofloras is carried out. Comparison of species richness of bryophytes in different forests using Jaccard similarity coefficient revealed a close connection between species composition of partial floras of spruce and mixed communities.

Keywords: bryoflora, forest communities, mosses, Udmurt Republic.

Рубцова Анна Викторовна,
кандидат биологических наук, доцент кафедры
ботаники и экологии растений
ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет»
426034, Россия, г. Ижевск, ул. Университетская 1 (корп. 1)
E-mail: atrichum@mail.ru

Rubtsova A.V.,
Candidate of Biology, Associate Professor
at Department of botany and ecology of plants
Udmurt State University
Universitetskaya st., 1/1, Izhevsk, Russia, 426034
E-mail: atrichum@mail.ru