

УФИМСКИЙ ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАН
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Э.З. Баишева, В.Б. Мартыненко, П.С. Широких

**МОХООБРАЗНЫЕ
ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ
РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН**

Под редакцией заслуженного деятеля науки
Российской Федерации и Республики Башкортостан,
члена-корреспондента АН РБ, доктора биологических наук,
профессора Б.М. Миркина



Уфа-2015

УДК 582.32(470.57)
ББК 28.5(2Рос.Баш)
Б18

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ),
гранты № 13-04-01410-а и 13-04-01025-а*

Рецензенты:

*Л.М. Абрамова, доктор биологических наук, профессор, заслуженный
деятель науки РБ (Ботанический сад-институт УНЦ РАН)
Р.М. Хазиахметов, доктор биологических наук, профессор (БашГУ)*

**Б18 Баишева Э.З., Мартыненко В.Б., Широких П.С. Мохообразные лесных экосистем Республики Башкортостан / под ред. Б.М. Миркина. – Уфа: Гилем, Башк. энцикл, 2015. – 352 с. + 16 с. цв. вкл.
ISBN 978-5-88185-297-9**

Монография обобщает результаты многолетних исследований разнообразия мохообразных в лесных сообществах Республики Башкортостан. Проведена инвентаризация бриофлоры, составлен аннотированный список видов, содержащий сведения о 289 видах мхов и 60 печеночниках, выявлены бриоценофлоры сообществ 42 ассоциаций условно-коренных и вторичных лесов региона, показаны особенности динамики бриокомпонента вторичных сукцессионных сообществ, возникающих на месте рубки лесов разных типов, построена классификация лесных бриосинузий. Обсуждаются вопросы охраны лесных мохообразных, выявлены сообщества с повышенной концентрацией редких и нуждающихся в охране видов.

Для ботаников, экологов, лесоведов и студентов вузов биологических специальностей, а также для сотрудников особо охраняемых природных территорий.

Табл. 25. Ил. 41. Библиограф.: 432 назв.

**УДК 582.32(470.57)
ББК 28.5(2Рос.Баш)**

© Баишева Э.З., Мартыненко В.Б.,
Широких П.С., 2015
© Уфимский Институт биологии
РАН, 2015

© Издательство «Гилем» НИК
«Башкирская энциклопедия», 2015

ISBN 978-5-88185-297-9

От редактора

Сообщества лесов Республики Башкортостан (РБ) за последние 15 лет были объектом интенсивных геоботанических исследований сотрудников лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского Института биологии РАН. Была создана база геоботанических описаний (свыше 2000), репрезентативно отражающая разнообразие лесных сообществ РБ. На этой основе разработана синтаксономия лесной растительности с использованием подхода Ж. Браун-Бланке и опубликован уникальный «сериал» из пяти монографий о растительности охраняемых природных территорий республики – Башкирского государственного природного заповедника [Мартыненко и др., 2003], Государственного природного заповедника «Шульган-Таш» [Мартыненко и др., 2005], Водоохранно-защитных лесов Уфимского плато [Водоохранно-защитные..., 2007], Южно-Уральского государственного природного заповедника [Флора и растительность..., 2008], Национального парка «Башкирия» [Флора и растительность..., 2010]. В этих исследованиях принимала участие бриолог Э.З. Баишева, что обеспечило полноту и корректность характеристики бриокомпонента всех установленных синтаксонов. В настоящей монографии поставлена цель сделать бриокомпонент лесов РБ предметом специального рассмотрения. В распоряжении авторов была база геоботанических описаний с полными списками бриофитов, данные по 20 тыс. образцов мхов, собранных в 400 пунктах на территории РБ.

Поставленная цель потребовала решить следующие задачи:

1) изучить экологические закономерности распространения бриофитов в синтаксономическом пространстве и в пространстве микроместообитаний, позволяющих устанавливать субстратные группы мхов (эпифиты, эпиксилы, эпилиты);

2) составить полный аннотированный список мохообразных лесных экосистем РБ. В этом списке 289 мхов и 60 печеночников;

3) создать бриосинтаксономию моховых сообществ. В качестве теоретической основы создания этой синтаксономии был использован принцип независимости синузий, сформулированный классиком эстонской геоботаники Т. Липпмаа;

4) разработать рекомендации по охране мохообразных как наиболее уязвимого к влиянию человека компонента лесных экосистем.

Кроме характеристики бриокомпонента синтаксонов условно коренных лесов, в монографии приведены данные о бриокомпоненте вторичных лесов, которые формируются после сплошных рубок. Сама по себе синтаксономия вторичных лесов, отражающая связь с условно коренными типами леса и стадиями сукцессии, является новым подходом в фитоценологии. Абсолютной новизной отличаются данные о динамике состава бриокомпонента в ходе вторичных восстановительных сукцессий в трех типах лесной растительности РБ (травяно-зеленомошных сосняках, высокотравно-зеленомошных пихтово-еловых лесах, неморальнотравных темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесах).

При построении бриосинтаксономии авторы опирались на закономерности отражения составом бриосообществ экотопических условий макро- и микроместообитаний – русел и берегов малых рек, эпифитных, эпиксильных и эпилитных местообитаний. Следует отметить, что примеры работ по бриосинтаксономии в России единичны, хотя такие исследования достаточно широко распространены в зарубежной науке.

На территории республики выявлены бриосообщества 7 классов, 10 порядков, 13 союзов и 20 ассоциаций моховой растительности. Преобладают единицы, выделенные европейскими бриологами. Э.З. Баишевой установлено 5 новых ассоциаций и 3 субассоциации. Как подчеркивают авторы, бриосинтаксономия, приведенная в настоящей монографии, позволяет оценить своеобразие бриосообществ РБ и выявить закономерности эколого-фитоценотической приуроченности видов мохообразных.

Особую ценность представляет глава 7 «Охрана разнообразия мохообразных лесных экосистем РБ», так как эта группа растений в республике ранее не была объектом природоохранных исследований. Авторы подчеркивают, что мохообразные особо уязвимы к влиянию человека, приводят список гемерофобных видов с характеристикой особенностей их размножения, а также причин уязвимости. Авторы оптимистически выражают надежду, что их рекомендации будут учтены при планировании природоохранных мероприятий в лесах РБ и помогут сохранить уникальную природу республики.

Оценку достоинств монографии, надеюсь, дадут читатели. Как ее редактор подчеркну лишь, что она уникальна для бриологической и фитоценологической литературы не только в России, но и в мире.

Б.М. Миркин

ВВЕДЕНИЕ

Урал входит в число 200 экорегионов мира, охрана природы которых имеет жизненно важное значение для сохранения биологического разнообразия планеты [Olson, Dinerstein, 2002]. Основы растительности Южного Урала составляют леса, уникальный флористический состав которых связан с положением региона на стыке Европы и Азии, лесной и степной зон, наличием вертикальной поясности в горах. Мохообразные входят в состав всех типов лесных сообществ, поэтому их изучение является необходимым условием для выявления фиторазнообразия и организации охраны лесных экосистем Южно-Уральского региона.

Сохранение и рациональное использование природных ресурсов невозможны без детального изучения структуры и функциональных взаимосвязей всех компонентов экосистем. Особую актуальность эти исследования приобретают в условиях возрастающей антропогенной нагрузки на растительность в связи с необходимостью устранять и прогнозировать последствия нарушений [Малышева, 1989, 1998].

Для сохранения биоразнообразия необходим мониторинг за его состоянием, т.е. периодическая инвентаризация [Юрцев, 1998 а, б], причем эффективность таких исследований во многом зависит от уровня стандартизации кадастровых оценок. Важную роль в мониторинге растительности играют фитоценологические исследования, в частности, использование классификации растительности на основе флористического подхода Браун-Бланке [Миркин, Наумова, 1998], который, с одной стороны, обеспечивает высокий уровень сопоставимости результатов исследований за счет единой методики сбора и обработки данных, с другой – позволяет оценить региональную специфику того или иного типа растительности путем встраивания классификационных единиц в единое синтаксономическое пространство, охватывающем в настоящее время значительную часть растительности Евразии [Миркин, Наумова, 2012].

Основным направлением исследований авторов является фито-социологический анализ мохообразных как компонента растительного покрова – в пределах растительных сообществ разных типов.

При таком подходе на этапе сбора материала используются геоботанические методы: полное обследование всех экотопов в пределах однородных контуров растительности; учет не только присутствия, но и обилия видов; многократное обследование растительных сообществ одного типа, причем не только с высоким, но и с низким или малоспецифичным составом мохообразных.

Предлагаемая вниманию читателей книга – первое крупное научное издание, обобщающее сведения о роли мохообразных в формировании лесных экосистем Республики Башкортостан. В ней приведены результаты изучения видового состава и распространения мохообразных в условно-коренных и вторичных лесных сообществах, выполнен комплексный анализ флоры, изучена динамика бриокомпонента в сукцессионных сообществах, формирующихся на месте сплошных рубок в процессе естественного лесовозобновления.

Отдельный раздел посвящен классификации бриосообществ, распространенных в лесах Башкортостана, обсуждаются подходы к их классификации, проведено сравнение с аналогичными типами растительности мохообразных Центральной Европы.

Впервые для Башкортостана приводится конспект флоры листостебельных мхов и печеночников, встречающихся в лесах региона. В конспект включены данные о частоте встречаемости и распространении видов в природных районах, особенностях экологии и фитоценотической приуроченности бриофитов в Южно-Уральском регионе. Ранее аннотированные списки видов имелись только для небольших территорий, входящих в состав республики [Подрёга, 1921; Бачурина, 1946; Золотов, Баишева, 2002; Флора и растительность..., 2008, 2010; Баишева и др., 2009; Baisheva et al., 2015b и др.].

В заключении обсуждаются вопросы охраны разнообразия бриофитов на территории РБ, указаны сообщества с высоким разнообразием мохообразных и территории, нуждающиеся в охране.

Авторы выражают искреннюю признательность Е.А. Игнатовой, М.С. Игнатову, А.Д. Потемкину за обучение Э.З. Баишевой и помощь в определении видов, своему наставнику – Б.М. Миркину, настоящим и бывшим сотрудникам и аспирантам лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского института биологии РАН С.М. Азнабаевой, А.А. Мулдашеву, А.И. Соломещу,

И.Н. Григорьеву, Л.М. Алимбековой, А.Х. Галеевой, Р.М. Хазиахметову, А.М. Кунафину, И.Г. Бикбаеву, С.Н. Жигуновой, О.Ю. Жигунову и другим коллегам за большую помощь в сборе гербарного материала и всестороннюю поддержку. За помощь в определении видов лишайников авторы искренне признательны Л.И. Бредкиной и С.Е. Журавлевой. Особую благодарность авторы выражают В.И. Золотову, Н.Б. Ермакову, С.В. Гапон, О.Ю. Писаренко, А.В. Рубцовой, А.И. Максимову, А.Г. Безгодову, Л.Е. Курбатовой, Е.И. Ивановой, Е.В. Софроновой, К.К. Кривошапкину за предоставленные материалы и обсуждение отдельных частей работы.

Авторы надеются, что это издание будет полезно для специалистов – бриологов, геоботаников, экологов, а также для всех, кто интересуется природой Башкортостана.

Глава 1. КРАТКИЙ ОЧЕРК ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Территория Республики Башкортостан (РБ) расположена между $51^{\circ}34' - 56^{\circ}31'$ с.ш. и $53^{\circ}08' - 60^{\circ}00'$ в.д., ее протяженность с севера на юг по меридиану $57^{\circ}20'$ в.д. составляет 524 км, с запада на восток по параллели $54^{\circ}15'$ с.ш. – 414 км. Подразделяется на 54 административных района и занимает площадь 143,6 тыс. км². Протяженность границ республики – около 3500 км. На севере РБ граничит с Пермской и Свердловской областями, на востоке – с Челябинской областью, на юго-востоке, юге и юго-западе – с Оренбургской областью, на западе – с Республикой Татарстан, на северо-западе – с Удмуртской Республикой [Атлас..., 2005].

1.1. Геология и рельеф

Размещение территории РБ в зоне сочленения двух планетарных тектонических единиц Восточно-Европейской (Русской) платформы и Уральской складчатой области предопределило разнообразие и богатство ее геологических структур, горных пород и полезных ископаемых. По характеру рельефа, истории геологического и структурного развития территории в РБ выделяются три крупные геоморфологические области: равнины Южного Приуралья, горы Южного Урала и равнины Южного Зауралья. По всей территории в строении верхних горизонтов земной коры принимают участие геологические образования широкого возрастного диапазона: от архея до кайнозоя, формировавшиеся на протяжении более 2,6 млрд лет. Они представлены различными осадочными, магматическими и метаморфическими породами [Атлас..., 2005; Реестр..., 2010] .

Западная часть (две трети территории республики) представлена геологическими образованиями платформенного типа. Доступная для изучения верхняя часть земной коры имеет двухэтажное

строение: внизу – архей-протерозойский кристаллический фундамент, представленный комплексом полностью перекристаллизованных древнейших горных пород, вверху – толщи осадочных пород рифей-вендского и палеозойского возрастов (известняки, песчаники, доломиты, ангидриты, аргиллиты, глинистые сланцы, гипсы, конгломераты и пр.). Глубина залегания кристаллического фундамента понижается от 2 км на западе до 16–18 км в центральной части республики. На крайней восточной части платформы выделяется Предуральский краевой прогиб шириной до 30–40 км. В его пределах осадочные породы достигают большой мощности и нарушены различными складками и сбросами сравнительно небольших амплитуд. На поверхности западной платформенной части почти всюду обнажаются верхнепермские осадочные породы, появляются широкие поля неогена (пески, глины, галечники, известняки и пр.). Для северо-востока республики характерен эрозионный срез с нижнепермскими горными породами – известняками, ангидритами, песчаниками, гипсами, доломитами и пр. [Атлас..., 2005].

В рельефе на платформенной части республики отчетливо выделяются Прибельская равнина с пологоволнистой в центральной части и холмисто-увалистой по окраинам формами рельефа (60–250 м над ур. м.), Бугульминско-Белебеевская возвышенность, сильно расчлененная с останцами конусовидной формы (200–450 м над ур. м.), Общий Сырт с невысокими увалами (300–500 м над ур. м.), Уфимское плато с каньонообразными долинами (300–520 м над ур. м.) и Приайская равнина (200–350 м над ур. м.) [Атлас..., 2005, Мукатанов..., 1992].

Восточная часть республики расположена в пределах Уральской складчато-глыбовой области. Горные породы собраны здесь в линейные складки, осложнены надвигами и разбиты разломами. В этой части выделяется четыре морфоструктурных элемента: горы Южного Урала, Южно-Уральское (Зилаирское) плоскогорье, Зауральский мелкосопочник и Зауральская равнина.

Горная часть республики с хребтами Зильмердак, Юрматы, Нары, Баштау, Машак и Иремель в геологическом (тектоническом) отношении является частью Центрально-Уральского поднятия общеплатформенной структуры с обнажающимися древними горными породами протерозоя. Несмотря на очень большой возраст (1650–650 млн лет), слагающие их осадочные песчано-глинистые отложения очень

слабо метаморфизированы и сохранили многие свои первичные черты. Горные породы рифейско-нижнепалеозойских комплексов хребта Уралтау сильно метаморфизированы. В горной части Южного Урала хорошо выражены северная (до широтного колена течения р. Белой), состоящая из меридиональных и субмеридиональных хребтов, и южная, имеющая форму плоских высоких равнин (Южно-Уральское плоскогорье), части. Рельеф горной части представлен системой низких и средневысотных хребтов, широких межгорных понижений и окраинных плоскогорий, среди которых протекают реки в глубоких долинах. Хребты образованы устойчивыми к разрушению породами: кварцитами, конгломератами, базальтами, гипербазитами, а также песчаниками, известняками, сланцами и доломитами. Магматическими породами (порфириды, дуниты, перидотиты, змеевикиты, туфы) сложены хребты Ирландия, Крыкты, Крака [Атлас..., 2005].

Зауральская часть республики сложена вулканическими и слабометаморфизированными породами (граниты, гнейсы, порфириды), претерпевшими в позднем палеозое горизонтальные и вертикальные подвижки осадочными породами почти всего палеозоя. На юге Зауралья распространены юрские и меловые отложения мезозоя и третичные отложения: глины, мергели и др. Равнинную часть Зауралья слагают осадочные породы палеозоя (кремнистоглинистые сланцы, яшмы, известняки). Здесь имеются проявления интрузивных и протрузивных процессов (выходы гранитов, габбро, ультрабазитов). Рельеф Зауралья представлен низкогорьями восточного склона Южного Урала и высокими Сакмаро-Таналыкской и Кизило-Уртазымской равнинами.

В местах развития воднорастворимых пород (известняков, доломитов и пр.) широко развит карст, образующий разнообразные формы рельефа. Карст существенно изменяет гидрологический режим на больших протяжениях и местами способствует образованию обширных понижений с засоленными грунтами (озера Асылкуль и Кандрыкуль).

Амплитуда абсолютных высот в Башкирском Предуралье республики колеблется от 60 до 500 м, на Южном Урале от 550 до 1640 м, в Зауралье – от 350 до 600 м [Крашенинников, Кучеровская-Рожанец, 1941; Физико-географическое..., 1964; Атлас..., 2005; Реестр, 2010].

1.2. Климат

Для РБ характерен континентальный тип климата с умеренно теплым, иногда жарким летом и продолжительной умеренно холодной зимой, резко выраженной разницей среднемесячных температур самого холодного месяца января и самого теплого – июля. Большое значение в формировании климатических условий имеют Уральские горы, континентальность климата возрастает в Зауралье [Атлас..., 2005]. Климатические особенности Южного Урала и равнинных районов значительно различаются (табл. 1). Климат горно-лесной зоны отличает высотная климатическая поясность и микроклиматическое разнообразие. В целом для северной и центральной частей РБ характерен умеренно холодный влажный климат и полусухой – для южной части.

Важнейшей особенностью климата РБ является наличие двух резко отличающихся периодов: теплого с положительными и холодного с отрицательными температурами и образованием устойчивого снежного покрова. Летом максимальные температуры воздуха могут достигать $+36,5^{\circ}\text{C}$ – $+42^{\circ}\text{C}$, зимой зафиксирован абсолютный минимум температуры воздуха -41 – -53°C . Наиболее важной характеристикой континентальности климата является годовая амплитуда

Таблица 1

Основные климатические показатели РБ

Климатические показатели	Башкирское Предуралье	Южный Урал	Башкирское Зауралье
Среднегодовая t воздуха, $^{\circ}\text{C}$	+2,5 – +3,5	+0,5 – +2,0	+1,5 – +2,0
Средняя t воздуха. Январь, $^{\circ}\text{C}$	-14,5 – -15,5	-15,5 – -17	-15,5 – -16
Средняя t воздуха. Июль, $^{\circ}\text{C}$	+18,5 – +19,5	+16,5 – +17,5	+18,0 – +19,5
Продолжительность безморозного периода, дни	55–100	50–80	65–120
Среднегодовое количество осадков, мм	450–500	600–700	350–400
Средняя высота снежного покрова, мм	45–60	60–75	30–45

температуры воздуха. На территории РБ она равна 33,5–36,5°C. Устойчивый переход суточной температуры через 0° осуществляется 3–9 апреля весной, 20–26 октября осенью. Пятнадцатиградусный мороз длится в среднем 55–65 дней. Гидротермический коэффициент составляет 1,4–1,8, но местами в южной части значительно меньше – до 1,0–1,2 [Атлас..., 2005].

Основным источником влаги в РБ являются атмосферные осадки. При преобладании западно-восточного переноса из-за барьерного эффекта Уральских гор повышается активность атмосферных фронтов и замедляется их движение. На таких фронтах часто возникают циклонические возмущения, приводящие к длительному выпадению большого количества осадков. Поэтому разница в количестве осадков, выпадающих в западной и восточной части республики довольно существенна (табл. 1). 60–70% годовой суммы осадков выпадает в теплое время года.

Самая ранняя дата образования устойчивого снежного покрова 16–24 октября, средняя дата 8–15 ноября, в горных районах 3–5 ноября. Сход снежного покрова наблюдается в среднем 10–14 апреля, на востоке 15–18 апреля. Число дней со снежным покровом в большинстве районов 150–165, в горных районах – 170–177. Высота снежного покрова достигает максимума во второй или третьей декаде марта. Средняя наибольшая за зиму высота снежного покрова на западе 30–60 см, в предгорьях – более 60 см, максимальная наибольшая высота может достигать 106–126 см [Физико-географическое..., 1964; Агроклиматические ресурсы..., 1976; Атлас..., 2005].

Режим ветра определяется сезонными особенностями атмосферной циркуляции и влиянием Уральских гор. В холодное время года при усилении циклонической деятельности наибольшую повторяемость имеют южные и юго-западные ветры. Летом циклоническая деятельность ослабевает и увеличивается повторяемость северного и северо-восточного направлений ветра. Средняя годовая скорость ветра составляет 2,5–4,3 м/с. Но на территории РБ могут возникать и сильные ветры, максимальная скорость которых изменяется в широких пределах и может достигать 35–40 м/с, они имеют высокую повторяемость в декабре, январе и марте [Агроклиматические ресурсы..., 1976, Атлас..., 2005].

1.3. Гидрография и гидрология

Благодаря расчлененности рельефа и значительному количеству осадков речная система республики очень богата. Почти все реки относятся к бассейну Каспийского моря, только в северо-восточной части республики на территории Учалинского района берут начало реки, относящиеся к Обскому бассейну. Всего в республике насчитывается около 13000 рек общей протяженностью свыше 57000 км. Эта густая речная сеть составляет бассейны пяти основных водотоков: Белой, Урала, Тобола, Ика и Буя. Густота речной сети убывает от гор к равнинам, а также по направлению с севера на юг. Имея преимущественно снеговое питание, реки Башкортостана отличаются хорошо выраженным весенним половодьем, более слабым осенним подъемом от дождей и относительно устойчивыми зимними уровнями. Для рек горных районов характерны частые подъемы уровня от дождевых паводков в летнее и осеннее время. В целом в горно-лесной зоне республики густота речной сети достаточно высока и составляет 0,5–1 км/км².

В южных районах Башкирского Зауралья речная сеть развита слабо. Постоянные водотоки имеют реки Таналык и Бузавлык. Остальные реки имеют кратковременный сток и действуют в период таяния снегов и в дождливые годы. В засушливые годы ручьи пересыхают. Для улучшения водоснабжения на реках созданы многочисленные водохранилища и пруды [Атлас..., 2005; Реестр..., 2010].

Башкирия богата также озерами, болотами и прудами. Наибольшее количество озер находится в Зауралье: Курманкуль, Шерамбай, Банное, Карагайкуль, Белое, Учалы, Узункуль, Талкас, Култубан и др. Почти все перечисленные озера имеют продолговатую форму и вытянуты в меридиональном направлении параллельно горным хребтам, что связано с их тектоническим происхождением. Среди озер западной части Башкирии наиболее крупными являются Асылыкуль и Кандрыкуль. Значительное распространение в республике имеют болота, пруды и минеральные источники [Научно обоснованные..., 1990].

1.4. Почвы и почвообразующие породы

Для почв региона характерны высокое содержание гумуса при слабой подвижности питательных элементов, укороченность генетического профиля, низкая биологическая активность, тяжелый механический состав и высокая карбонатность.

Почвообразующими породами являются в основном четвертичные отложения делювия тяжелого механического состава, алювио-делювия и маломощные элювиальные отложения, разнообразие по механическому и литологическому составу. Плотные коренные породы в качестве почвообразующих имеют место лишь в горных и предгорных районах. На территории республики встречается множество типов и подтипов почв. Преобладающими являются черноземы – около 4560 тыс. га (32%), серые лесные почвы – около 3960 тыс. га (28%), горные – около 3550 тыс. га (25%), пойменные (аллювиальные) – около 850 тыс. га (6%) и др. [Атлас..., 2005]. По совокупности природных условий для ведения сельского хозяйства и особенностям почвенного покрова территория РБ подразделяется на 3 зоны: лесостепную, степную и горно-лесную. Зоны делятся на подзоны и 16 агропочвенных районов [Почвы..., 1995; Мукатанов, 1994, 2002].

На севере и западе территории в условиях достаточного увлажнения под хвойными и хвойно-широколиственными лесами (Буйско-Таныпское междуречье, Уфимское плато, Бугульминско-Белебеевская возвышенность) распространены дерново-подзолистые и дерново-карбонатные почвы. Дерново-подзолистые почвы характеризуются тяжелым механическим составом (на северо-западе имеются песчаные и супесчаные разновидности), низким содержанием гумуса (2–3%), кислой реакцией (рН 4,2–5,6), низкой обеспеченностью подвижным фосфором и калием и мощностью гумусового горизонта 15–30 см. Основная часть находится под лесами (94%), распаханность низкая (2,8%). Дерново-карбонатные почвы сформировались на известняках, доломитах и мергелях и содержат известковый щебень. Отличаются мощностью 20–40 см, содержанием гумуса 5–9%, нейтральной реакцией и низкой обеспеченностью подвижными фосфором и калием. Под лесами находятся 73% площади дерново-карбонатных почв РБ, распаханность составляет 11,5 % [Атлас..., 2005].

Для северной половины лесостепей характерно распространение серых лесных почв с тремя подтипами. Распределение подтипов приурочено к формам рельефа: в северо-лесостепной подзоне и северо-востоке республики верхние части склонов и возвышенные равнины заняты светло-серыми лесными почвами с тяжелым механическим составом, содержанием гумуса 3–4% и кислой реакцией рН 4,0–5,0. Значительная часть почв находится под лесами (72,5%), распаханность составляет 19%, общая эродированность – 10–25%. Серые лесные почвы занимают средние части склонов и равнины северной лесостепи на западе Уфимского амфитеатра и западной половины Уфимского плато. Для них характерны тяжелый механический состав, содержание гумуса 5–6%, слабокислая реакция (рН 5,0–6,0). Высокая степень распаханности (39,5%) при сильной пересеченности форм рельефа обусловили сильную эродированность этого типа почв (25–50%), хотя около половины (47,1%) массивов заняты лесами. Темно-серые лесные почвы характерны для нижних частей склонов и равнин всех подзон лесостепей. Отличаются тяжелосуглинистым механическим составом, слабокислой реакцией (рН 5,2–6,0) и низкой степенью обеспеченности подвижными фосфором, азотом и калием. Под лесами находится 33% темно-серых лесных почв, распаханность составляет 49% [Почвы..., 1995; Мукатанов, 2002, Атлас..., 2005].

Самыми распространенными почвами являются черноземы, сформированные на карбонатных тяжелосуглинистых почвообразующих породах. Характерной чертой черноземов являются высокое содержание гумуса (7–11%), относительно мощный профиль (35–60 см), слабощелочная, нейтральная и слабокислая реакция. В зависимости от распространения по природным зонам и формам рельефа содержание подвижных форм питательных элементов варьирует от низкого до достаточного уровня. Природные условия республики стали основой для формирования 6 подтипов черноземов с множеством видов и разновидностей: оподзоленные, выщелоченные, типичные, типичные остаточно-карбонатные, обыкновенные и южные.

Лугово-черноземные почвы формируются при близком залегании грунтовых вод на пониженных равнинах лесостепной зоны. Занимают 1,4% территории и используются как кормовые угодья. По речным долинам, которые занимают 6% территории, сформировались высокоплодородные пойменные (аллювиальные) почвы.

В зависимости от элементов поймы выделяются более 5 типов почв. Все они характеризуются сложным почвенным покровом и широко варьируют по содержанию гумуса [Физико-географическое..., 1964; Мукатанов, 1994, 2002; Атлас..., 2005].

Более четверти территории республики занято горными почвами, характеризующиеся укороченным профилем, зависимостью от высотной поясности и резким уменьшением содержания и запасов гумуса. В горно-лесной зоне преобладают серые и светло-серые лесные почвы (36,3%). Наиболее высокие вершины (Иремель, Ямантау) покрыты горно-тундровыми почвами (0,5%), горнолуговые почвы (2,5%) занимают восточные склоны на уровне 1100–900 м, горно-подзолистые почвы (5,7%) приурочены к поясу темнохвойных лесов, дерново-подзолистые (2,4%) – к осветленным хвойным лесам. Большой удельный вес (35%) имеют грубоскелетные неразвитые примитивные почвы [Тайчинов, 1973; Почвы..., 1995].

1.5. Характеристика природных районов

В соответствии с системой ботанико-географического районирования европейской части СССР [Растительность ..., 1980] территория РБ относится к следующим подразделениям: 1. Евразийская таежная (хвойно-лесная) область (Урало-Западносибирская таежная провинция, Камско-Печорско-Западноуральская и Восточноуральско-Западносибирская подпровинции) и 2. Евразийская степная область (Восточноевропейская лесостепная провинция, Заволжско-Приуральская подпровинция и Западносибирская лесостепная провинция).

Согласно флористическому районированию России Р.В. Камелина [2004], большая часть Южного Урала выделяется в Южноуральскую подпровинцию Восточно-Европейской провинции Евросибирской подобласти, лесостепь Зауральского пенеппена относится к Подтаежно-Лесостепной Западносибирской подпровинции Североευропейско-Уралосибирской провинции той же подобласти, а степная зона Южного Урала и Зауралья – к Казахской провинции Степной подобласти Циркумбореальной области.

Существует несколько систем ботанико-географического и геоботанического районирования территории республики [Крашенин-

ников, Кучеровская-Рожанец, 1941; Жудова, 1966; Горчаковский, 1988; Реестр..., 2010]. В данных работах отмечается, что на территории РБ представлены бореально-лесная, широколиственно-лесная, лесостепная и степная зоны, характеризующиеся определенным типом растительности, который выступает эдификатором в плакорных условиях, а также сопутствующей экстразональной и интразональной растительностью. В хребтовой полосе выражены пояса растительности: горно-степной, горно-лесостепной, горно-лесной (с полосами широколиственных и хвойных лесов), подгольцовый и горно-тундровый (гольцовый).

В представленном в главе 6 конспекте бриофлоры лесов РБ географическое распространение видов указано в соответствии с природным районированием РБ, разработанным А.А. Мулдашевым [Реестр, 2010], с некоторыми дополнениями по работе П.Л. Горчаковского [1988]. Ниже приведена краткая характеристика данных районов.

БАШКИРСКОЕ ПРЕДУРАЛЬЕ

1. *Камско-Таныпский район широколиственных, широколиственно-темнохвойных и сосновых лесов.* Волнисто-увалистая денудационная равнина междуречья рек Камы, Белой и Быстрого Таныпа. Преобладают серые и светло-серые лесные, дерново-подзолистые и пойменные почвы. Климат теплый, умеренно теплый, среднеувлажненный. В прошлом доминировали широколиственно-темнохвойные, широколиственные и широколиственно-сосновые леса, которые в настоящее время большей частью заменились вторичными лесами, лугами, искусственными посадками и сельхозугодьями. Болотные массивы сильно трансформированы мелиорацией. Сохранились фрагменты эталонных и редких типов лесов (широколиственно-темнохвойные и широколиственно-сосновые, южнотаежные зеленомошные и лишайниковые сосняки, сосново-лиственнично-липовые леса на песках, сфагновые ельники), а также долинные природные комплексы. Район хорошо освоен и густо заселен.

2. *Забельский район широколиственных лесов.* Рельеф – пологоволнистые и холмистые равнины Прибелья. Широко представлены карстовые формы рельефа. Преобладают серые лесные почвы в разной степени оподзоленности. Климат теплый, средне

и хорошо увлажненный. В пределах района преобладают смешанные кленово-ильмово-липовые леса, реже встречаются липняки и дубравы. На севере района сохранились незначительные фрагменты широколиственно-темнохвойных лесов, по берегам рек Белая и Сим – фрагменты сосновых лесов. В карстовых депрессиях встречаются сфагновые болота. По склонам на небольших площадях встречаются остепненные луга и луговые степи. Леса сильно пострадали от вырубki и раскорчевки под пашни. Район хорошо освоен и густо заселен.

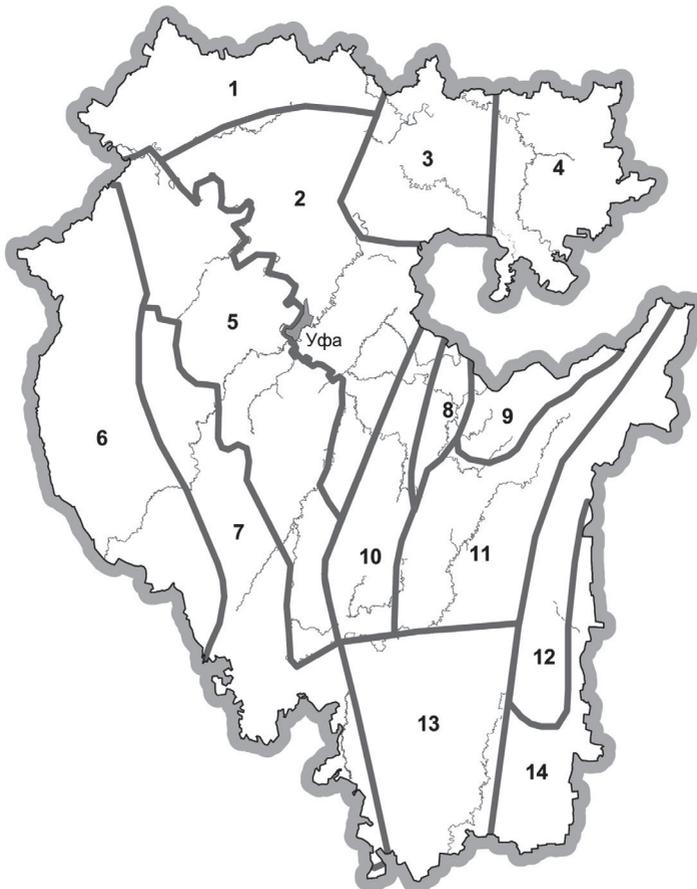


Рис. 1. Карта-схема природного районирования РБ по А. А. Мулдашеву [Реестр..., 2010]

3. *Район широколиственно-темнохвойных лесов Уфимского плато.* Плоская возвышенность, глубоко расчлененная речными долинами. Широко представлены карстовые формы рельефа. Преобладают серые лесные и дерново-карбонатные почвы, встречаются мерзлотные почвы. Климат умеренно теплый, хорошо увлажненный. В прошлом преобладали липово-темнохвойные и елово-пихтовые леса. В западной части были широко распространены дубовые леса, в северной и восточной частях – сосновые и широколиственно-сосновые леса. В настоящее время представлены вторичные послерубочные березовые, осиновые и липовые леса. Коренные леса сохранились по запретным полосам вдоль рек Уфа, Юрюзань, Ай. Изредка встречаются участки остепненных лугов и сфагновых болот. Район хорошо освоен (многолетние рубки) и слабо заселен.

4. *Северо-восточный лесостепной и лесной район.* Включает восточную окраину Юрюзанско-Айской холмисто-рядовой равнины вместе с прилегающей полосой предгорий Южного Урала. Преобладают серые и темно-серые лесные почвы и обыкновенные черноземы. Климат умеренно теплый, средне- и хорошо увлажненный. Существовавшие здесь прежде пихтово-еловые леса с липой, кленом остролистным и ильмом на большей площади вырублены и сменились вторичными березняками и осинниками, а иногда и липняками. Сосновые леса сохранились преимущественно по запретным полосам вдоль рек и вблизи населенных пунктов. В долинах рек и карстовых депрессиях довольно широко распространены болота. Район хорошо освоен и относительно густозаселен.

5. *Предбельский лесостепной район.* Низменные террасовые и полого-увалистые равнины, переходящие в южной части в низкогорные гряды. Основу почвенного покрова составляют черноземы. Климат теплый, средне- и хорошо увлажненный. Коренные лесостепные ландшафты сильно трансформированы. Старовозрастных коренных дубрав практически не осталось. Современная лесная растительность представлена вторичными порослевыми дубовыми, липовыми, березовыми и осиновыми лесами. Район хорошо освоен и густо заселен.

6. *Лесной и лесостепной район Белебеевской возвышенности.* Рельеф – возвышенная плоская равнина, глубоко рассеченная речными долинами. Междуречные плато ровные, или образуют

невысокие уступы и холмы. Преобладают выщелоченные, карбонатные и типичные черноземы, а также темно-серые лесные почвы. Климат теплый, умеренно увлажненный. Прежде здесь значительную площадь занимали дубовые, липово-дубовые, липовые и ильмово-кленово-липовые, а также широколиственно-сосновые леса. Под влиянием рубок их массивы значительно сократились, заменились березово-широколиственными лесами, однако и в настоящее время эти леса сохранили значение ведущего компонента естественного растительного покрова. В долинах рек развиты луга, в разной степени остепненные. Район относительно хорошо освоен и густо заселен.

7. *Предуральский степной район.* Рельеф – увалистая и грядово-холмистая равнина. Преобладают типичные, карбонатные и выщелоченные черноземы. Климат теплый, умеренно увлажненный. В прошлом коренная растительность была представлена различными вариантами степей, в настоящее время распаханых и деградированных выпасом. Леса – островные дубняки и березняки. В поймах рек нередки солончаковые луга. Район хорошо освоен и густо заселен.

ЮЖНЫЙ УРАЛ

8. *Зильмердакский район широколиственно-темнохвойных лесов среднегорной части Южного Урала.* Включает хребет Зильмердак и смежные с ним горы. Эрозионно-денудационные хребтово-грядовые низкогорья и среднегорья. Преобладают горно-лесные светло-серые почвы. Климат умеренно теплый, хорошо и повышено влажный. До хозяйственного освоения преобладали пихтово-еловые леса с примесью липы, клена остролистного, ильма и реже дуба, а также сосново-широколиственные леса. После длительных рубок они сохранились на небольших площадях, на крутосклонах, в запретных полосах р. Инзер. На остальной территории в настоящее время распространены березняки, осинники и смешанные широколиственные леса. Имеются небольшие сфагновые болота. Остепненные сообщества встречаются по скалистым берегам р. Инзер. Район освоен (рубки) и слабозаселен.

9. *Ямантауский район темнохвойных лесов и высокогорной растительности.* Здесь находятся самые крупные вершины Южного Урала: Ямантау (1638 м над ур. м.) и Иремель (1586 м над ур. м.), хребты Нары, Машак, Белягуш и др. Рельеф грядово-хребтовый

с глубокими понижениями. Преобладают горные дерново-подзолистые, горно-серые лесные и горно-луговые почвы. Климат в зависимости от положения в вертикальной поясности гор холодный и умеренно теплый, хорошо и повышенно увлажненный. До хозяйственного освоения склоны гор до высоты (900) 1000–1100 м над ур. м. были заняты темнохвойными (елово-пихтовыми и пихтово-еловыми) лесами, иногда с примесью липы, произрастающей большей частью в виде кустарника. В меньшей степени на склонах гор были распространены сосновые (нижний лесной пояс) и лиственничные (верхний лесной пояс) леса. В настоящее время на большей своей площади леса вырублены и находятся на различных стадиях самовосстановления, обычно с большой долей березы в древостое. Выше, до уровня 1150–1250 м, располагается подгольцовый пояс, в котором парковые еловые и пихтово-еловые мелколесья, а иногда и березовые криволесья (из *Betula czerepanovii*) сочетаются с высокогорными мезофитными лугами. Вершины наиболее крупных гор относятся к горно-тундровому поясу. По долинам рек, на нагорных террасах и в области горных ручьев распространены болота и заболоченные березово-еловые леса. Флора типично бореальная, обогащенная арктическими и горными элементами. Район малонаселен и неравномерно освоен (хозяйственно ценные леса вырублены, отгонное животноводство прекращено несколько десятилетий назад).

10. Район горных широколиственных лесов западного макросклона Южного Урала. Включает вытянутые в меридиональном направлении хребты Башалатау, Такаты, Кыры-Бужан и Улугтау, Алатау, Колу, Канчак, Кибиз и др. Хребтово-увалистые низкогорья и среднегорья, сильно расчлененные речными долинами. Преобладают горно-лесные серые и темно-серые почвы. Климат умеренно теплый, повышенно увлажненный. Основу растительного покрова составляют широколиственные леса из дуба обыкновенного, клена остролистного, липы мелколистной и ильма. Они занимают плоские водоразделы и склоны увалов. На южных склонах преобладают дубняки, на северных – кленовики; липняки связаны с шлейфами склонов разной ориентации. По долинам рек тянутся полосы вязовых (доминант *Ulmus laevis*) и черемуховых урем. На вершинах более высоких увалов встречаются кривоствольные низкорослые дубняки, перемежаемые высокотравными полянами. Встречаются

фрагменты старовозрастных сосновых лесов, реликтовых ельников (по рекам Зилим, Нугуш). На значительной территории коренные леса замещены вторичными липовыми, березовыми и осиновыми лесами с примесью ильма и клена и вторичными лугами. Район хорошо освоен и слабо заселен.

11. *Район светлохвойных лесов центральной части Южного Урала.* Занимает центральную часть горной полосы Южного Урала. Сюда входят хребты Юрматау, Белятур, Шатак, Крака, достигающие высоты 800–1000 м над ур. м., а также большая часть хребта Уралтау. Хребтово-увалистый рельеф с межгорными понижениями. Преобладают горно-лесные серые почвы. Климат умеренно теплый, повышено увлажненный. В пределах округа преобладают сосновые леса, местами, например на хребтах Крака и Юрматау, встречаются участки лиственничного леса. Среди лиственничков разбросаны сообщества каменистых степей. Коренные леса сильно нарушены длительными рубками и раскорчевками, большей частью замещены вторичными березняками и осинниками, вторичными лугами. Выше уровня 850–900 м сомкнутые леса сменяются лиственничными и березовыми криволесьями, сочетающимися с полянами мезофильных лугов. Район хорошо освоен и неравномерно заселен.

12. *Лесостепной район восточного склона Южного Урала.* Охватывает хребты Крыкты, Куркак, Ирендык и прилегающую предгорную полосу. Рельеф хребтовый и грядово-мелкосопочный. В понижениях широко представлена сеть озерных котловин и болот. Преобладают горные серые лесные почвы, выщелоченные и обыкновенные черноземы. Климат теплый, слабоувлажненный. Ранее верхние части хребтов были заняты сосновыми, лиственничными и березовыми лесами, сейчас растительность представлена преимущественно березовой лесостепью. В нижних частях хребтов представлены березовые колки и овражные осиново-березовые лесные островки в сочетании с луговыми и каменистыми степями. Район хорошо освоен и относительно слабо заселен.

13. *Лесной и лесостепной район Зилаирского плато.* Рельеф меняется с запада на восток от сильно расчлененных низкогорных хребтов и гряд к нагорным равнинам. Реки имеют глубоко врезаемые долины. Преобладают разные типы черноземов, серые и темно-

серые лесные почвы. Климат умеренно теплый, хорошо и средне-увлажненный. На западном склоне плато представлена дубравная лесостепь (в верхних и средних частях сыртов), переходящая к востоку в широколиственные и сосново-широколиственные леса. Хвойные леса большей частью вырублены и заменены мелколиственными. Район неравномерно освоен и довольно слабо заселен.

БАШКИРСКОЕ ЗАУРАЛЬЕ

14. *Зауральский степной район.* Рельеф – пониженные увалисто-мелкосопочные равнины. Преобладают обыкновенные и южные черноземы. Климат теплый, засушливый. Раньше были широко распространены ковыльно-разнотравные степи, которые в настоящее время распаханы и деградированы в результате выпаса. Район освоен и относительно слабо заселен.

1.6. Краткая характеристика лесной растительности

Растительный покров РБ характеризуется высоким разнообразием, что связано с положением республики на границе Европы и Азии, протяженностью и обширностью территории, представленностью лесной и степной зон, наличием Уральских гор, а также историей растительности региона, отличительной чертой которой было отсутствие плейстоценового оледенения на значительной части современной территории республики, что позволило сохраниться древним элементам растительного покрова [Крашенинников, Кучеровская-Рожанец, 1941].

В 18 веке леса покрывали более 70% площади современного Башкортостана. В настоящее время лесистость территории республики составляет приблизительно 40%, однако распределены леса очень неравномерно: от долей процента в южной лесостепи до 80–90% в горах Южного Урала. На долю горных лесов приходится около 80% от всей лесопокрытой площади РБ [Государственный доклад..., 2011].

На территории РБ проходит восточная граница основных видов-лесообразователей неморальных широколиственных лесов европейской части России и находится зона контакта трех подзональных групп лесной растительности [Растительность..., 1980]:

- 1) восточноевропейских липово-дубовых, липово-кленово-вязовых, дубовых и липовых лесов;
- 2) южнотаежных елово-пихтовых, пихтово-еловых и широколиственно-пихтово-еловых подтаежных лесов;
- 3) южноуральских предлесостепных сосновых и лиственнично-сосновых лесов.

Этот стык породил экотонный эффект регионального масштаба, который проявляется во взаимопроникновении в растительные сообщества видов трех флороценотических комплексов – неморального, бореального и гемибореального, и повышении за счет этого видового богатства лесов [Горчаковский, 1988; Мартынов и др., 2002; Мартыненко, 2009; Martynenko et al., 2008 и др.].

Главными лесообразующими породами РБ являются: 4 хвойных породы – ель сибирская (*Picea obovata*), пихта сибирская (*Abies sibirica*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и лиственница Сукачева (*Larix sukaczewii*); 9 видов лиственных пород – липа мелколистная (*Tilia cordata*), клен остролистный (*Acer platanoides*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), вяз шершавый или ильм горный (*Ulmus glabra*), береза повислая (*Betula pendula*), береза пушистая (*Betula pubescens*), осина обыкновенная (*Populus tremula*), ольха серая (*Alnus incana*) и черемуха обыкновенная (*Padus avium*). Прирусловые насаждения образованы различными видами тополей (*Populus*) и ив (*Salix*), в заболоченных поймах изредка встречаются леса с доминированием ольхи черной (*Alnus glutinosa*).

На долю хвойных пород приходится 23%, твердолиственных пород (дуб, клен, ясень, вяз и другие ильмовые) – 10%, мягколиственных пород (береза, осина, липа, ольха серая, ольха черная, тополь, древовидные ивы) – 67%. Среди хвойных пород наибольший удельный вес занимают площади сосновых насаждений (67,8%), произрастающие в горно-лесной зоне республики. Еловые древостои занимают 24,5%, пихтовые – 3,7%, лиственничные – 4,0% от хвойного хозяйства [Государственный доклад..., 2011].

Основные массивы широколиственных лесов сосредоточены в Предуральском краевом прогибе, низкогорьях западного склона Южного Урала, на Уфимском плато и Бугульминско-Белебеевской возвышенности. В других районах Башкирского Предуралья они представлены преимущественно островными лесами. Для широколиственных лесов РБ характерны древостои смешанного состава.

Наиболее широко распространены леса с доминированием липы, которая принадлежит к породам, активно расселяющимся на территории РБ. За последние 60 лет площадь липняков республики возросла более чем на 220 тыс. га [Попов, 1980; Реестр..., 2010]. Дуб чаще всего образует смешанные древостои с липой мелколистной, кленом остролистным, березой повислой, вязом шершавым, реже – с сосной. Клен остролистный обычно встречается как примесь в широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, изредка древостои с его преобладанием формируются на хорошо увлажненных почвах в глубоких тенистых лощинах на северных и северо-западных склонах увалов. Вяз гладкий характерен для лесов речных долин [Горчаковский, 1972; Попов, 1980].

Условно-коренные хвойные леса по площади уступают широколиственным и на равнине встречаются только в северной части Башкирского Предуралья. Темнохвойные леса с елью и пихтой сибирской развиты на Уфимском плато и в центрально-возвышенной части Южного Урала. Для светлохвойных лесов РБ характерны сосна обыкновенная, лиственница Сукачева, в качестве примеси встречается береза повислая или береза пушистая. Можно выделить несколько областей с преобладанием или участием сосны. Это горные сосняки в пределах центральной части Южного Урала (включая западный и восточный макросклоны). Для этих лесов характерна целая группа реликтовых травянистых растений (горичвет сибирский, ясколка малоцветковая, сосюра спорная, осока белая, чина Гмелина и др.), которые подтверждают связи этих лесов с горными районами восточной Сибири. Островные сосновые леса характерны для Бугульминско-Белебеевской возвышенности. Значительные площади сосняков сосредоточены также на северо-западе республики (Дюртюлинский и Краснокамский районы), на Уфимском плато и в Месягутовской лесостепи. Лиственница преимущественно встречается в центральной части и на восточном макросклоне Южного Урала [Попов, 1980; Реестр, 2010].

В настоящее время большая часть коренных лесов РБ замещена производными вторичными лесами, которые сформированы березой, осинкой, тополем, ольхой, многочисленными видами ив и др. породами. По отношению ко всей лесопокрытой площади республики на долю березовых древостоев приходится приблизительно 25%, осиновых древостоев – 20% [Атлас..., 2005; Государственный

доклад..., 2011]. В РБ береза встречается практически повсеместно: от березовых колок в степи до пояса березового криволесья на верхней границе леса в горно-лесной зоне. Большинство березовых лесов РБ являются вторичными, однако в колючих лесах Башкирского Зауралья и некоторых участках Бугульминско-Белебеевской возвышенности представлены условно-коренные березняки.

Пойменные леса в прирусловой зоне образованы тополем черным (*Populus nigra*) и тополем белым (*Populus alba*), древовидными (*Salix alba*) и кустарниковыми ивами, черемухой обыкновенной. На высоких участках поймы обычна липа. Широкое распространение имеет ольха серая, которая встречается по всему Башкортостану на хорошо увлажненных почвах по берегам рек и ручьев. По влажным и сырым участкам поймы в равнинных и низкогорных районах изредка встречаются черноольшаники [Атлас..., 2005].

Высокое разнообразие лесорастительных условий, древесных пород и типов лесных сообществ республики нашло свое отражение в классификации лесной растительности [Мартыненко и др., 2003, 2005; Мартыненко, 2009; Водоохранно-защитные..., 2007; Флора и растительность..., 2008; Martynenko et al., 2008 и др.]. Коренные зональные леса Башкортостана можно отнести к четырем классам лесной растительности Евразии:

1. Широколиственные и хвойно-широколиственные неморально-отравные леса европейского типа класса *Quercus-Fagetum* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937.

2. Темнохвойные и светлохвойные бореальные леса таежного типа класса *Vaccinio-Piceetum* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939.

3. Темнохвойные и широколиственно-темнохвойные неморально-отравные леса класса *Milium effusum-Abietetum sibiricum* Zhitlukhina ex Lashchinskiy et Korolyuk 2015.

4. Светлохвойные и мелколиственные травяные гемибореальные леса сибирского типа класса *Brachypodium pinnatum-Betuletum pendulae* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991.

В книге обсуждаются результаты исследований состава мохообразных сообществ, относящихся к 4 классам, 4 порядкам, 9 союзам и 42 ассоциациям лесной растительности РБ. Более подробная характеристика изученных типов леса приведена в 3 и 4 главах.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основой для написания работы послужили оригинальные материалы – результаты обработки коллекций листостебельных мхов и печеночников, собранных во время полевых исследований 1991–2015 гг. Было собрано более 20000 образцов мохообразных. Флористическими сборами охвачено более 400 пунктов во всех природных зонах республики. Кроме собственных коллекций авторов, были обработаны сборы А.А. Мулдашева, А.И. Соломеща, И.Н. Григорьева, Р.М. Хазиахметова, А.Р. Ишбирдина, Г.В. Попова, И.Б. Гуфрановой и др. Были также изучены материалы гербария Уфимского Института биологии РАН (UFA), включающие сборы А.К. Носкова, Б.Н. Городкова, И.А. Верейтинова, Й. Подперы и некоторых других исследователей. Обработанные коллекции мохообразных хранятся в гербарии Института биологии УНЦ РАН (UFA), отдельные образцы переданы в гербарий Московского государственного университета (MW), бриологический гербарий БИН РАН (LE) и гербарий Главного ботанического сада РАН (MNA).

При определении материала использовался общепринятый анатомо-морфологический метод, при анализе бриофлоры – ботанико-географический и сравнительно-флористический методы. В сложных случаях проводились консультации с Е.А. Игнатовой (МГУ), М.С. Игнатовым (ГБС РАН), А.Д. Потемкиным (БИН РАН), А.М. Максимовым (ИБ КНЦ РАН), В.И. Золотовым (ГБС РАН).

В отечественной флористике в иерархии естественных флор на внутриландшафтном уровне в качестве наименьшей величины предложено выделять парциальную флору микроэкоотопа [Юрцев, 1982]. Под объединением парциальных флор подразумевают объединение полных территориальных совокупностей видов растений флористически однотипных естественных внутриландшафтных контуров (экоотопов, биотопов, сообществ). Как частный вариант объединения парциальных флор рассматривается ценофлора – объединение полных территориальных совокупностей видов растений флористически и экологически однотипных сообществ. Ранг

ценофлоры определяется рангом синтаксона [Гнатюк, Крышень, 2005].

Объединения списков бриофитов однотипных экологически и структурно сходных фитоценозов могут рассматриваться как объединения однотипных парциальных бриоценофлор или бриокомпоненты ценофлор [Седельников, 1987; Юрцев, 1994]. Соответственно к ним могут быть применены методы флористического анализа. Для оценки сходства бриоценофлор синтаксонов были использованы коэффициент Жаккара и меры взаимовключения [Шмидт, 1984; Семкин, Комарова, 1985].

Анализ бриоценофлор синтаксонов условно-коренных и вторичных лесов был проведен на основе 1700 геоботанических описаний сотрудников лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского Института биологии РАН, выполненных в 1989–2015 гг. При изучении вторичных сообществ, возникающих на месте рубок условно-коренных лесов, был использован подход, при котором выделяются хроносиквенсы – четкие, хорошо различимые стадии сукцессии, а вместо наблюдений на постоянных пробных площадях происходит пространственно-временное замещение сукцессионных сообществ [Foster, Tilman, 2000]. Были выбраны участки с сообществами разного возраста, выполнены геоботанические описания, после чего полученные данные использовались для построения динамических рядов сообществ [Александрова, 1964]. Возраст молодых вырубок определялся по материалам лесоустройства, более поздних – по возрасту фонового древостоя, в соответствии со стандартной дендрохронологической методикой [Корчагин, 1960].

В пределах пробных площадей размером 400–1000 м² проводилось выявление бриофлоры на всех типах субстрата: стволах и комлях деревьев, гнилой древесине, валеже, почве, скальных выходах и пр. Следует отметить, что на ландшафтном уровне распространение мохообразных в основном определяется наличием и качеством подходящих для них субстратов и местообитаний [van Zanten, Pocs, 1981; Miles, Longton, 1992; Pharo, Beattie, 2002 и др.]. Ландшафт для мохообразных представляет собой иерархическую мозаику микро- и мезоместообитаний. Микроместообитания (стволы деревьев, камни; гнилая древесина, почва берегов ручьев и пр.) входят в состав мезоместообитаний: ручьев, скальных выходов, выходов

ключей, пойменных участков и прочих не случайно организованных структур ландшафта. Эти обособленные мезоместообитания находятся в пределах доминирующего лесного сообщества или другого типа растительности [Vitt, Belland, 1997; Vitt et al., 1995; Vanderpoorten et al., 2001]. Некоторые микроместообитания тесно связаны с типом леса (стволы деревьев определенных пород, гнилая древесина, лесная подстилка и др.), а другие встречаются в широком спектре лесных сообществ (например, скальные выходы или ручьи). Тем не менее представленные в них мохообразные находятся в сходных условиях освещенности, температуры и влажности воздуха, определяемых типом лесной растительности, а их разнообразие тесно связано с историей формирования лесного сообщества. Поэтому авторы считают целесообразным проводить учет бриофитов всех субстратных групп.

Оценка обилия напочвенных видов мохообразных проводилась по шкале Браун-Бланке: г – единично встреченный вид, покрытие незначительное; + – вид редкий и имеет малое проективное покрытие до 1%; 1 – проективное покрытие вида составляет 1–5%; 2 – проективное покрытие вида – 6–25%; 3 – проективное покрытие вида – 26–50%; 4 – проективное покрытие вида – 51–75%; 5 – проективное покрытие вида более 75% [Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, van den Maarel, 1978; Миркин и др., 1989; Dierschke, 1994]. В синтетических таблицах, характеризующих бриокомпонент ассоциаций лесной растительности, была использована следующая шкала постоянства: г – 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%. Классификация лесной растительности и бриосообществ растительности проводилась в соответствии с принципами эколого-флористического подхода [Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, van den Maarel, 1978; Миркин и др., 1989; Dierschke, 1994; Миркин, Наумова, 2012].

Для описаний эпифитных и эпиксильных бриосообществ выбирались наиболее характерные, часто повторяющиеся участки мохового покрова на стволах деревьев и гнилой древесине. При этом особое внимание уделялось экологической гомогенности (увлажнению, освещению, экспозиции и пр. условиям) в пределах пробной площадки. Размер пробных площадей варьировал от 1 до 8 дм². При описании водных и прибрежно-водных бриосообществ выбирались

участки с однородным растительным покровом в русле и по берегам ручьев и малых рек. Размер пробных площадей варьировал от 2 дм² до 15 м², в зависимости от величины участков с однородными условиями (камни в русле, отмели, песчано-глинистые наносы, подтопленные участки по берегам и пр.). В сообществах с доминированием мохообразных пробные площади были небольшого размера, что связано с небольшими размерами, как самих сообществ, так и образующих их растений. В сообществах с преобладанием сосудистых растений, как правило, закладывались более крупные пробные площади.

В полевых условиях оценивалось предварительное обилие видов, окончательный список видов в описании устанавливался при камеральной обработке после определения видов с привлечением микроскопии. Постоянство видов в бriosинтаксонах оценивалось по пятибалльной шкале: I – 1–20%; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80%; V – 81–100%. Для построения синтаксономии сообществ мохообразных были привлечены классификационные системы, созданные в Центральной и Западной Европе [Barkman, 1958; Hübschmann, 1986; Marstaller, 1985, 1993, 2006 и др.].

Названия видов листостебельных мхов даны в соответствии с «Check-list of mosses of East Europe and North Asia» [Ignatov et al., 2006], названия печеночников – по «Аннотированному списку печеночников и антоцеротовых России» [Потемкин, Софронова, 2009] и «Списку печеночников (Marchantiophyta) России» [Константинова и др., 2009], названия сосудистых растений – по работе С.К. Черепанова [1995], названия лишайников – по работам Santesson [1993] и Wirth [1995]. Названия синтаксонов соответствуют требованиям «Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры» [Weber et al., 2000; Вебер и др., 2005]. Для определения мохообразных были использованы определители А.Л. Абрамовой и др. [1961], Л.И. Савич-Любицкой, З.Н. Смирновой [1970], В.М. Мельничука [1970], Л.В. Бардунова [1969], Д.К. Зерова [1964], Л.И. Савич, К.И. Ладыженской [1936], Р.Н. Шлякова [1976, 1979, 1980, 1981, 1982], М.С. Игнатова и Е.А. Игнатовой [2003, 2004].

Обработка данных осуществлена с помощью программ EXCEL 2003, TURBOVEG, MEGATAB [Hennekens, Schaminee, 2001], CANOCO 4.5 [ter Braak, Šmilauer, 2002], IBIS [Зверев, 2007].

Глава 3. ОБЗОР БРИОКОМПОНЕНТА УСЛОВНО-КОРЕННЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

В настоящее время происходит глобальная трансформация лесной растительности, вызванная как непосредственно вырубкой лесов, загрязнением окружающей среды, пожарами, вспышками численности насекомых-вредителей, рекреационной нагрузкой, так и опосредованно потеплением климата, темпы которого, по прогнозам ученых, будут возрастать в текущее столетие [Исаев, 2001; Выявление и обследование..., 2009 а]. На территории Башкортостана продолжают увеличиваться площади производных лесов, замещающих естественную лесную растительность в результате воздействия антропогенных факторов [Мартыненко и др., 2014].

Необходимым условием для определения лесорастительного потенциала нарушенных территорий и организации мониторинга за процессами изменения лесной растительности является изучение особенностей биоразнообразия, структуры и условий существования эталонных лесов разного состава, сформированных под длительным воздействием природных экологических факторов и находящихся с ними в динамическом равновесии. Существует множество категорий таких участков, которые могут различаться как по размерам, так и по принципам их обособления: леса высокой природоохранной ценности, малонарушенные лесные территории, биологически ценные леса и др. [Выявление и обследование..., 2009 а; Баишева и др., 2014]. Несмотря на различия в трактовках терминов «коренные», «старовозрастные», «малонарушенные естественные» леса, речь чаще всего идет о лесных сообществах, развивавшихся в течение длительного периода времени (сопоставимого с предельным биологическим возрастом древесных пород, или превышающего этот возраст) при минимальном воздействии человека, либо успевших восстановить свою естественную структуру после последнего антропогенного нарушения [Ярошенко, 1999]. В данной работе леса этого

типа называются условно-коренными, так как подразумевается, что, по меньшей мере, часть из них сформировались на трансформированных человеком местообитаниях [Нешатаев, 2007].

В представленной главе обобщены сведения о бриокомпоненте условно-коренных лесов республики. Следует отметить, что многие типы сообществ в регионе сохранились лишь небольшими фрагментами в труднодоступных для рубок и транспортировки леса районах или на особо охраняемых природных территориях [Мартыненко, 2009]. Именно с этим связан разный объем данных, положенных в основу анализа (часть ассоциаций представлена небольшим количеством описаний).

Ниже приведен перечень синтаксонов, в сообществах которых проводились исследования. Используются следующие сокращения и обозначения: асс. – ассоциация, субасс. – субассоциация, * – сообщества вторичных лесов.

3.1. Продромус обследованных лесных сообществ

Класс **QUERCO-FAGETEA** Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937
Порядок **FAGETALIA SYLVATICAE** Pawłowski, Sokołowski
et Wallisch 1928

Союз **Alnion incanae** Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928
Подсоюз **Alnenion incanae** Martynenko et Shirokikh in Martynenko
2009 prov.

асс. *Alnetum incanae* Lüdi 1921

Подсоюз **Cacalio hastatae-Alnenion incanae** Martynenko et Shirokikh
in Martynenko 2009 prov.

асс. *Crepido sibiricae-Alnetum incanae* Martynenko 2009 prov.

асс. *Ribeso nigri-Alnetum incanae* (Solomeshch in Martynenko
et al. 2003) Martynenko et Shirokikh in Martynenko 2009

асс. *Calamagrostio obtusatae-Alnetum incanae* Shirokikh
in Martynenko et al. 2008

Союз **Lathyro-Quercion roboris** Solomeshch et al. 1989

асс. *Lasero trilobi-Quercetum roboris* Solomeshch, Martynenko
et Shirokikh in Martynenko 2009 prov.

- acc. *Omphaloido scorpioidis-Quercetum roboris* Martynenko et Solomeshch in Martynenko 2009 prov.
- acc. *Brachypodio pinnati-Quercetum roboris* Grigorjev in Solomeshch et al. 1989
- acc. *Filipendulo vulgaris-Quercetum roboris* Martynenko et al. 2008
- acc. *Carici macrourae-Quercetum roboris* Gorczakovskij ex Solomeshch et al. 1989
- acc. *Bistorto majoris-Quercetum roboris* (Martynenko et Zhigunov 2005) Martynenko 2009 prov.
- acc. *Aconogono alpini-Quercetum roboris* Gorczakovskij ex Solomeshch et al. 1989 Martynenko 2009 prov.

Союз *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae* Solomeshch et al. 1993

Подсоюз *Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae* Martynenko 2009 prov.

acc. *Brachypodio pinnati-Tilietum cordatae* Grigorjev ex Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005

acc. *Stachyo sylvaticae-Tilietum cordatae* Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005

Подсоюз *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris* Martynenko et Shirokikh in Martynenko 2009 prov.

acc. *Euonymo verrucosae-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2007

acc. *Tilio cordatae-Pinetum sylvestris* Martynenko 2009 prov.

acc. *Carici arnellii-Pinetum sylvestris* Solomeshch et Martynenko in Martynenko 2009 prov.

acc. *Galio odorati-Pinetum sylvestris* Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005

Класс **MILIO EFFUSI-ABIETETEA SIBIRICAE** Zhitlukhina ex Lashchinkiy et Korolyuk 2015

Порядок **ABIETETALIA SIBIRICAE** (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006

Союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomeshch et al. ex Martynenko et al. 2008

Подсоюз *Tilio cordatae-Piceenion obovatae* Martynenko et al. 2008

- acc. *Carici rhizinae-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. 1993
acc. *Brachypodio sylvatici-Abietetum sibiricae* Martynenko
et Zhigunova 2007
acc. *Frangulo alni-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunova
2007
acc. *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae* Martynenko
et Zhigunova 2007
*субасс. *C. a. – P. o. populetosum tremulae* Martynenko et al. 2014
prov.
acc. *Violo collinae-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunov in
Martynenko et al. 2005

Подсоюз **Aconito septentrionalis-Piceenion obovatae** Martynenko
et al. 2008

- acc. *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae* Solomeshch et al.
ex Martynenko et al. 2008
*субасс. *C. p. – P. o. betuletosum pubescentis* Shirokikh et al. 2012
*субасс. *C. p. – P. o. populetosum tremulae* Shirokikh et al. 2012

Класс VACCINIO-PICEETEA Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939
Порядок PICEETALIA EXCELSAE Pawłowski, Sokołowski
et Wallisch 1928

Союз **Piceion excelsae** Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928

Подсоюз **Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae** Zaugolnova et al.
2009

- acc. *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov.
*субасс. *B. m. – P. o. betuletosum pubescentis* Shirokikh et al.
2012 prov.
*субасс. *B. m. – P. o. dianthetosum superbutis* Shirokikh et al.
2012 prov.
acc. *Adenophoro lilifoliae-Piceetum obovatae* Martynenko 2009
prov.
acc. *Equiseto scirpoidis-Piceetum obovatae* Martynenko et
Zhigunova 2004
acc. *Asaro europaei-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov.

Подсоюз **Eu-Piceenion abietis** K.-Lund 1981

- acc. *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* (Caj. 1921) K.-Lund 1962

Союз **Dicrano-Pinion** (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962

- Подсоюз ***Dicrano-Pinenion*** (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962
acc. ***Antennario dioicae-Pinetum sylvestris*** Solomeshch et al. 1992
acc. ***Cladonio arbusculae-Pinetum sylvestris*** (Caj. 1921) K.-Lund
1967
- Подсоюз ***Brachypodio pinnatae-Pinenion sylvestris*** Martynenko 2009
prov.
acc. ***Violo rupestris-Pinetum sylvestris*** Martynenko et al. 2003
acc. ***Pleuropermo uralensis-Pinetum sylvestris*** Martynenko et al.
2003
acc. ***Seseli krylovii-Pinetum sylvestris*** Martynenko et al. 2008
acc. ***Zigadeno sibirici-Pinetum sylvestris*** Martynenko et Zhigunova
2004

Класс **BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE**
Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991
Порядок **CHAMAECYTISO RUTHENICI-PINETALIA SYLVESTRIS**
Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al. 2000

- Союз ***Caragano fruticis-Pinion sylvestris*** Solomeshch et al. 2002
acc. ***Carici caryophylleae-Pinetum sylvestris*** Martynenko
in Ermakov et al. 2000
acc. ***Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris*** Solomeshch et al. 2002

- Союз ***Veronico teucrii-Pinion sylvestris*** Ermakov et al. 2000
acc. ***Pyrethro corymbosi-Pinetum sylvestris*** Solomeshch
in Ermakov et al. 2000
acc. ***Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae*** Solomeshch
in Ermakov et al. 2000

- Союз ***Trollio europaea-Pinion sylvestris*** Fedorov ex Ermakov et al. 2000
acc. ***Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris*** Fedorov ex Ermakov
et al. 2000
* cyбacc. **B. 1. – P. s. *betuletosum pendulae*** Kunafin 2014 prov.
acc. ***Geo rivali-Pinetum sylvestris*** Martynenko et al. 2003
acc. ***Seseli krylovii-Laricetum sukaczewii*** Martynenko et al. 2003
acc. ***Myosotido sylvaticae-Pinetum sylvestris*** Fedorov ex Ermakov
et al. 2000

3.2. Широколиственные и хвойно-широколиственные леса (класс *QUERCO-FAGETEA*)

На территории Европы широколиственные леса простираются сплошной полосой от Атлантического океана до Урала, являясь зональным типом растительности широколиственной и лесостепной областей. Лимитирующим фактором, определяющим южную границу широколиственных лесов на Русской равнине, являются высокие температуры и засухи в вегетационный период. Северную границу их распространения ограничивают низкие температуры, ослабляющие конкурентоспособность широколиственных пород по отношению к хвойным. Сообщества широколиственных лесов требовательны к почвенному плодородию и предпочитают хорошо гумусированные и азрированные суглинистые светло-серые, серые, темно-серые и бурые лесные почвы.

На Южном Урале широколиственные леса достигают наибольшего развития в холмисто-увалистой полосе западного макросклона – области более влажного и теплого климата, где преобладают палеозойские осадочные, обогащенные карбонатами, горные породы. Сообщества приурочены к плакорным местообитаниям, надпойменным террасам, а также склонам гор различной крутизны и экспозиции с относительно богатыми серыми лесными почвами нормального увлажнения. В условиях континентального климата Южного Урала верхняя граница широколиственных лесов проходит на высоте 750 м над ур.м. [Горчаковский, 1972; Растительность ..., 1980].

Многими исследователями отмечается древность широколиственных лесов Южного Урала, являющегося одним из рефугиумов флоры. В то же время по сравнению со своими центрально-европейскими аналогами южноуральские леса обеднены по составу лесообразующих пород, кустарников и неморальных травянистых видов [Клепов, 1990; Горчаковский, 1972; Растительность..., 1980]. Причиной этого является удаленность от основных юго-западных и южных рефугиумов древней неморальной флоры, а также усиление континентальности климата с запада на восток. Характерной особенностью южноуральских широколиственных и светлохвойно-широколиственных лесов является то, что в них отсутствуют типичные центральноевропейские немораль-

ные виды (*Mercurialis perennis*, *Galeobdolon luteus* и др.), хорошо представлены светолюбивые холодостойкие представители уральского и сибирского широколиственного, а также виды, экологический оптимум которых находится в гемибореальных лесах сибирского типа (*Brachypodium pinnatum*, *Carex rhizina*, *Viola collina*, *Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Bupleurum longifolium*, *Heracleum sibiricum*, *Cacalia hastata*, *Cicerbita uralensis*) [Растительность..., 1980; Клеопов, 1990; Мартыненко, 2009].

В общих чертах, фитосреда широколиственных лесов характеризуется высоким уровнем затенения со стороны древостоя и травяного яруса (освещение верхнего слоя почвы может падать до 2–3% от уровня освещенности открытого места), слабокислой или нейтральной реакцией почвы [Восточноевропейские леса..., 2004], пересыханием верхнего слоя почвы в жаркие летние месяцы, наличием мощного опада деревьев широколиственных пород, содержащего соли кальция и вызывающего ощелачивание верхних слоев почвы [Wäreborn, 1969]. Совокупность этих экологических факторов препятствует развитию почвенных мохообразных, поэтому их проективное покрытие в неморальных лесах, как правило, незначительно. Основными субстратами, на которых мохообразные растут в широколиственных лесах, являются стволы деревьев и гнилая древесина.

3.2.1. Сероольховые леса (союз *Alnion incanae*)

Леса с доминированием ольхи серой занимают существенное место в растительном покрове северо-запада и центра Европейской России. Помимо пойм, они возникают на месте вырубок, заброшенных лугов и пашен, т.к. в условиях антропогенной трансформации растительности сероольшаники, наряду с березняками и осинниками, играют значительную роль в процессе замены коренных типов леса вторичными. По мере продвижения к горам Урала роль сероольховых лесов снижается [Дегтева, 1999]. В горных районах они встречаются главным образом в долинах рек на песчаных или галечных аллювиях, в местах, регулярно заливаемых во время половодий, и представляют коренной тип растительности [Ellenberg, 1986].

Экологический режим лесов из ольхи серой своеобразен. Пойменные сообщества затапливаются во время весенних паводков

на срок от нескольких дней до нескольких недель. Весной почвы хорошо увлажнены, но летом и осенью может происходить глубокое просыхание верхней части почвенного профиля, т.к. транспирация сомкнутых сероольшаников очень интенсивна и почти в 2 раза превышает транспирацию ельников [Мильто, 1969].

По флористическому составу и набору доминирующих видов сероольшаники отличаются от других типов лесной растительности, т.к. ольха обогащает почву азотом в результате деятельности актиномицетов, живущих на ее корнях и способных к фиксации атмосферного азота. Аккумуляция азота может составлять 40–150 кг/га в год. По сравнению с почвами, не занятыми этой породой, содержание азота в сероольшаниках может возрастать в 1,3–1,5 раза. Богатство почвы азотом приводит к высокому обилию нитрофильных видов (малины обыкновенной, крапивы двудомной и пр.). Древостои сероольховых лесов нередко сомкнутые (до 90%), травяной ярус в таких лесах обычно развит хорошо, поэтому к поверхности почвы поступает очень мало света [Василевич, 1998].

Изучение бриофлоры проводилось в 4 ассоциациях пойменных лесов союза *Alnion incanae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928 (syn. *Alno-Padion* Кнарп 1942), объединяющего пойменные леса с ольхой серой, черемухой обыкновенной, вязом гладким, ясенем обыкновенным (фото 1), формирующиеся в долинах рек и ручьев на плодородных, затапливаемых во время весенних паводков, увлажненных, но не заболоченных почвах [Баишева, 2009]. Бриокомпонент сообществ представлен в табл. 3.1 приложения.

К подсоюзу *Alnenion incanae* Martynenko et Shirokikh in Martynenko 2009 prov. отнесена ассоциация *Alnetum incanae* Lüdi 1921, объединяющая пойменные леса равнин и низкогорий, которые были описаны на территории Архангельского, Зилаирского, Зианчуринского и Баймакского районов РБ.

В первом ярусе древостоя доминирует *Alnus incana*, во втором – *Padus avium*, в виде единичных деревьев могут встречаться *Ulmus glabra* и *Tilia cordata*. Проективное покрытие древесного яруса варьирует от 60 до 95%. Кустарниковый ярус развит слабо и чаще всего представлен *Rubus idaeus* и *R.caesius*. Покрытие травяного яруса может сильно изменяться (от 35 до 90%), в зависимости от полога древостоя и особенностей микрорельефа. Домини-

нирует *Urtica galeopsifolia*, содоминантами могут быть *Aegopodium podagraria*, *Matteuccia struthiopteris*, *Filipendula ulmaria*, *Glechoma hederacea* и *Impatiens noli-tangere*. Высокое обилие имеет *Humulus lupulus*.

В сообществах ассоциации выявлено 27 видов мохообразных. Ядро бриоценофлоры формируют виды, растущие на основаниях стволов и гнилой древесине: *Pylaisia polyantha*, *Brachythecium salebrosum*, *Stereodon pallescens*, *Amblystegium serpens*, *Callicladium haldanianum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*. Напочвенные мхи имеют незначительное обилие (менее 1%) и чаще всего представлены *Plagiomnium cuspidatum*, *Oxyrrhynchium hians*. По берегам ручьев и краям небольших микропонижений со стоячей водой, которые нередко встречаются в лесах этого типа, отмечены *Brachythecium rivulare*, *Plagiomnium ellipticum*, *Chiloscyphus polyanthus* и другие виды, требовательные к повышенной влажности местообитаний.

Остальные ассоциации представляют горные ольхово-черемуховые уремники подсоюза ***Cacalia hastatae-Alnetum incanae*** Martynenko et Shirokikh in Martynenko 2009 prov., распространенные в узких поймах горных речек Южного Урала на богатых, хорошо увлажненных почвах. По сравнению с европейскими сероольховыми лесами горные южноуральские уремники обогащены видами сибирского высокотравья: *Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Cacalia hastata*, *Cicerbita uralensis*, *Cerastium davuricum*, *Veratrum lobelianum*, *Bistorta major* и др. В составе сообществ также могут встречаться типичные виды широколиственных лесов, а также виды влажных послелесных лугов порядка ***Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae*** Ермаков et al. 1999, проникающие из сенокосных угодий, которые в горных районах в основном сосредоточены в поймах рек [Мартыненко, 2009].

Ассоциация ***Crepido sibiricae-Alnetum incanae*** Martynenko 2009 prov. объединяет высокотравные ольхово-черемуховые уремники, распространенные в поймах рек западных предгорий и низкогорий Южного Урала. Сообщества описаны на территории Бурзянского, Мелеузовского, Белорецкого и Караидельского районов РБ.

Древесный ярус образован *Alnus incana*, *Padus avium* и *Ulmus glabra*. Проективное покрытие древостоя варьирует от 55 до 90%,

высота деревьев обычно не превышает 8–14 м, стволы искривленные, ярусность слабо выражена. Изредка в сообществах встречаются *Tilia cordata*, *Abies sibirica* и *Picea obovata*. Проективное покрытие кустарникового яруса варьирует от 1 до 20%, наиболее часто встречаются *Rubus idaeus* и *Rosa majalis*. В виде единичных экземпляров встречаются *Lonicera xylosteum*, *Daphne mezereum*, *Sambucus sibirica*, *Frangula alnus*, *Euonymus verrucosa*. Несмотря на достаточно сильное затенение древесным ярусом, благоприятные условия увлажнения и высокое плодородие почв способствуют развитию флористически богатого полидоминантного травяного яруса. Его проективное покрытие варьирует от 70 до 90%, а средняя высота достигает 80–110 см. В травяном ярусе с высоким проективным покрытием встречаются *Aegopodium podagraria*, *Urtica galeopsifolia*, *Filipendula ulmaria*, *Stellaria nemorum* или *S. bungeana* [Мартыненко, 2009].

Среди пойменных сероольшаников сообщества этой ассоциации характеризуются максимальным богатством бриофлоры: в них отмечено 64 вида мохообразных. Типичный эпифитный комплекс пойменных лесов, представленный *Pylaisia polyantha*, *Leskea polycarpa*, *Orthotrichum speciosum*, *Pseudoleskeella nervosa*, в этих лесах обогащен *Neckera pennata* и *Homalia trichomanoides*, которые встречаются на стволах деревьев широколиственных пород. Многочисленна группа эпиксильных мхов (*Brachythecium salebrosum*, *Amblystegium serpens*, *Sanionia uncinata*, *Callicladium haldanianum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Chiloscyphus profundus* и др.). Группа почвенных мхов не имеет большого покрытия (<1%), но очень разнородна. В ней сочетаются как виды, типичные для местобитаний с повышенным увлажнением (*Calliergonella lindbergii*, *Brachythecium rivulare*, *Chiloscyphus polyanthus*, *Scapania undulata*, *Dichodontium pellucidum*, *Cratoneurum filicinum* и др.), так и виды, проникающие из лесов разных типов (*Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Fissidens taxifolius*, *Oxyrrhynchium hians*, *Atrichum flavisetum*, *Plagiomnium rostratum* и др.), окружающих пойменные уремники.

Ассоциация ***Ribeso nigri-Alnetum incanae*** (Solomeshch in Martynenko et al. 2003) Martynenko et Shirokikh in Martynenko 2009 объединяет высокотравные ольхово-черемуховые уремники, описанные на хребтах Крака и Уралтау на территории Башкирского

государственного природного заповедника в Бурзянском районе РБ [Мартыненко и др., 2003, Мартыненко, 2009].

В первом древесном ярусе доминирует *Alnus incana*, во втором и третьем – *Alnus incana* и *Padus avium*. Единичными экземплярами встречаются *Ulmus glabra* и *Betula pendula*. Средняя высота деревьев первого яруса обычно не превышает 10–15 м, диаметр стволов довольно большой – 14–16(28) см. Стволы сильно сбежистые, часто искривлены и наклонены. Проективное покрытие древостоя варьирует от 50 до 70%. Кустарниковый ярус хорошо развит, его проективное покрытие составляет 5–15%. Доминируют *Rubus idaeus* и *Rosa majalis*.

Проективное покрытие травяного яруса варьирует от 70 до 95%, при средней высоте 1–1,2 м. Доминирует *Aegopodium podagraria*, содоминируют *Urtica galeopsifolia*, *Filipendula ulmaria*, *Stellaria nemorum*. С высоким постоянством встречаются *Cirsium oleraceum*, *Geum rivale*, *Elymus caninus*, *Cerastium davuricum*, *Stachys palustris*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria holostea*, *Impatiens noli-tangere*, *Adoxa moschatellina* и др.

В сообществах ассоциации выявлено 42 вида мохообразных. В эпифитно-эпиксильном комплексе наибольшее постоянство имеют *Pylaisia polyantha*, *Leskea polycarpa*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachythecium salebrosum*, *Amblystegium serpens*, *Stereodon pallescens*. Ввиду периодического затопления этих местообитаний, а также конкуренции с травами напочвенный покров мхов слабо развит, изредка наблюдается разрастание дернинок *Plagiomnium cuspidatum*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium ellipticum*. Довольно часто встречаются виды, характерные для сырых и заболоченных лугов: *Calliergon cordifolium*, *Brachythecium mildeanum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Calliergonella lindbergii*.

Ассоциация *Calamagrostio obtusatae-Alnetum incanae* Schirokikh in Martynenko et al. 2008 объединяет пойменные ольхово-черемуховые уремники, формирующиеся на относительно богатых почвах по берегам небольших горных рек центрально-возвышенной части Южного Урала в диапазоне высот 550–700 м над ур. м. Сообщества описаны на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника [Флора и растительность..., 2008]. Характерной чертой местообитаний сообществ является то, что после сильных дождей реки быстро выходят из берегов, а затем

мелеют в период отсутствия осадков, что обуславливает резкопеременный режим увлажнения почв. Ярусность древостоя практически не выражена. Доминирует *Alnus incana*, содоминирует *Padus avium*, изредка – *Salix caprea*. Проективное покрытие древесного яруса составляет 50–80% , высота – 6–8(12) м при среднем диаметре стволов 8–12 см.

Кустарниковый ярус хорошо развит и в основном представлен *Rubus idaeus*. В отличие от других ассоциаций в составе сообществ полностью отсутствует *Humulus lupulus*, что, по-видимому, связано с суровыми климатическими условиями.

Благоприятные почвенно-гидрологические условия способствуют формированию высокого (80–100 см) и плотного травяного яруса с проективным покрытием от 80 до 90%. Доминируют *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Calamagrostis purpurea* и *Stachys sylvatica*, содоминантами выступают *Stellaria nemorum*, *Aegopodium podagraria*, *Aconitum septentrionale*. Высокое постоянство имеют *Cacalia hastata*, *Cirsium heterophyllum*, *Bistorta major*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Phalaroides arundinacea*, *Carex atherodes*, *C. cespitosa* и др.

Бриокомпонент ассоциации беден. Отмечено 20 видов, относительно высокое постоянство имеют только эпифиты и эпиксилы (*Pylaisia polyantha*, *Leskea polycarpa*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Sanionia uncinata* и др.). Ярус напочвенных мхов слабо развит, в редких случаях наблюдается разрастание видов рода *Plagiomnium*.

Во всех изученных сообществах союза *Alnion incanae* выявлено 74 вида мохообразных (10 печеночников и 64 мха). Ведущие семейства мохообразных: *Brachytheciaceae*, *Amblystegiaceae* (по 11 видов), *Pylaisiaceae* (7), *Mniaceae* (6), *Plagiotheciaceae* (4), *Dicranaceae*, *Bryaceae* (по 3 вида). Ведущие роды: *Plagiomnium*, *Plagiothecium* (по 4 вида), *Chiloscyphus*, *Brachythecium*, *Dicranum*, *Sciuro-hypnum* (по 3 вида).

В литературе отмечается, что для пойменных лесов характерна невысокая ценотическая роль мохообразных. Это связано с ограниченным набором древесных пород, мощным травяным покровом, приуроченностью к узкому спектру экотопов и влиянием поемного и аллювиального режимов [Дегтева и др., 2001]. Исследования пойменных лесов Камчатки показали, что видовой состав и богатство

бриофлоры определяется не лесообразующей породой, а возрастом сообществ и особенностями поемного режима. Наименьшее разнообразие мохообразных было отмечено в молодых лесах, формирующихся в самых низких участках поймы, наибольшее – в спелых и перестойных сообществах, выходящих из поемного режима [Нешатаева и др., 2004; Чернядьева, 2012]. Бедность бриофлоры пионерных прирусловых лесов обусловлена аллювиальным режимом данных местообитаний. Отлагающийся аллювий часто прерывает развитие мхов на почве и на основаниях стволов, поэтому бриофлора таких лесов в основном представлена гигро- и гидрофильными видами [Писаренко, Таран, 2001].

В пойменных сероольховых лесах Башкортостана высокое обилие и постоянство имеют виды, растущие на основаниях стволов деревьев и гнилой древесине, где они часто образуют сплошной покров (*Stereodon pallescens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Amblystegium serpens*, *Brachythecium salebrosum* и др.). В средних частях стволов ольхи серой и черемухи обыкновенной проективное покрытие эпифитных мхов невелико (с относительно высоким постоянством встречаются только *Pylaisia polyantha* и типичный вид пойменных лесов – *Leskea polycarpa*), но основания стволов деревьев этих пород покрыты хорошо развитыми дернинами эпиксильно-эпиризных видов. В целом на коре ольхи серой отмечено 25 видов мохообразных, ее гладкая кора со слабокислой реакцией является субстратом, благоприятным для поселения мхов [Баишева, Игнатова, 1998].

В сероольховых лесах напочвенные мхи имеют небольшое проективное покрытие (в среднем 1–2%, в редких случаях – до 10%), но довольно высокое разнообразие (более 50% бриоценофлоры союза *Alnion incanae*). В их составе обычны виды, характерные для переувлажненных местообитаний (*Brachythecium rivulare*, *Plagiochila porelloides*, *Plagiomnium ellipticum*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella lindbergii* и др.), единично встречаются мхи, проникающие из близлежащих сообществ лугов и лесов других типов (*Rhodobryum roseum*, *Sciuro-hypnum curtum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Rhytidiadelphus subpinnatus* и др.).

Использование коэффициента Жаккара (КЖ) показало, что уровень сходства бриокомпонента уремников и других изученных типов лесной растительности невысок, исключение составляют

только сосново-широколиственные леса (КЖ 0.45), часть ассоциаций которых также приурочена к поймам горных рек (табл. 3, см. с. 112).

Сопоставление с данными по другим регионам показало некоторое сходство бриокомпонента сероольшаников Башкортостана с бриоценофлорами сероольховых лесов Республики Коми (КЖ 0.38), а также черневой тайги (КЖ 0.38) и еловых гигрофитных лесов Салаирского Кряжа (КЖ 0.40) [Писаренко, 1997; Дегтева и др., 2001]. Вероятно, это отражает зависимость бриоценофлор пойменных сообществ от их зонального положения и подчеркивает специфику бриокомпонента южноуральских сероольшаников, в составе которого представлены как бореальные, так и неморальные виды.

3.2.2. Дубовые леса (союз *Lathyro-Quercion roboris*)

Леса с доминированием дуба черешчатого имеют высокую хозяйственную ценность и играют важную роль в формировании растительности лесостепной зоны. Они эффективно выполняют водоохранную и почвозащитную функции, участвуют в образовании кислорода и связывании антропогенного диоксида углерода. Современное состояние этих растительных сообществ вызывает тревогу природоохранных организаций, так как вследствие интенсивного антропогенного воздействия происходит нарушение естественной структуры дубовых насаждений, деградация лесного флористического комплекса и интенсивное сокращение площадей дубрав (в период с 1960 по 2000 год площади дубняков разных регионов европейской части России сократились на 20–30% [Григорьев и др., 2000; Лесной фонд России, 1999; Леса Башкортостана, 2004]).

Ксеромезофитные дубняки, являющиеся особым вариантом дубовых лесов в континентальных степных и лесостепных областях Восточной Европы, относятся к союзу *Lathyro-Quercion roboris* Solomeshch et al. 1989 класса широколиственных и хвойно-широколиственных европейских лесов *Quercio-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937. Сообщества союза представляют собой своеобразный переход от теневых теплолюбивых широколиственных европейских лесов союза *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae*

Solomeshch et al. 1993 к холодостойким светлохвойным травяным гемибореальным лесам сибирского типа класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991 [Мартыненко, 2009].

На Южном Урале дубовые леса (фото 2) чаще всего связаны с наиболее освещенными и прогреваемыми местообитаниями: южными, юго-восточными и юго-западными склонами увалов и сыртов, где они произрастают на серых и темно-серых лесных почвах, обогащенных карбонатами [Горчаковский, 1972]. Более редкими являются мезофитные дубравы, встречающиеся в нижних частях склонов и долинах рек (пойменные ежевиковые, крапивно-таволговские и осоковые типы леса), а также на вершинах плато и пологих склонах холмов (широколистный и снытевый типы). В основном дубняки распространены в низкогорной части западного макросклона и южной оконечности Южного Урала (на хребте Дзаятубе), а также в виде небольших массивов на Уфимском и Зилаирском плато и Бугульминско-Белебеевской возвышенности. В условиях Башкортостана дуб черешчатый чаще всего образует смешанные древостои с липой мелколистной, кленом остролистным, березой повислой, вязом шершавым, режой – с сосной [Попов, 1980; Леса Башкортостана, 2004]. Особенностью дубрав Южно-Уральского региона является высокое флористическое богатство, наличие большого блока лугово-степных видов, а также видов лесного широколиственного преимущественно уральского и сибирского распространения: *Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Cacalia hastata*, *Cicerbita uralensis*, *Carex macroura*, *Hieracium albocostatum*, *Lathyrus pisiformis*, *L. litvinovii* [Мартыненко, 2009].

Изучение флоры мохообразных дубовых лесов Республики Башкортостан проводилось в 7 ассоциациях союза *Lathyro-Quercion*. Бриокомпонент сообществ представлен в табл. 3.2 приложения.

Ассоциация *Lasero trilobi-Quercetum roboris* Solomeshch, Martynenko et Shirokikh in Martynenko 2009 prov. объединяет уникальные сообщества дубрав с доплейстоценовым реликтом *Laser trilobum*, описанные в равнинной части Башкирского Предуралья (Мишкинский и Бураевский районы РБ). Леса встречаются среди пахотных и пастбищных угодий небольшими массивами на склонах балок и увалов. В первом ярусе доминирует *Quercus robur*. Во втором

и третьем ярусах отмечена небольшая доля участия *Betula pendula*, *Tilia cordata*, *Padus avium* и *Sorbus aucuparia*. Общее проективное покрытие травяного яруса 45–60%, средняя высота 40–60 см. Доминантами являются *Laser trilobum*, *Aegopodium podagraria*, *Brachypodium pinnatum*, содоминируют *Calamagrostis arundinacea* и *Vupleurum longifolium*. В сообществах ассоциации выявлено 24 вида мохообразных. В средних частях стволов деревьев наиболее часто встречаются *Pylaisia polyantha*, *Anomodon viticulosus*, на основаниях стволов и гнилой древесине – *Amblystegium serpens*, *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum montanum*, на немногочисленных выходах камней – *Sciuro-hypnum populeum* и *Brachythecium albicans*. Проективное покрытие яруса напочвенных мохообразных невелико (в среднем 3%), относительно высокое постоянство имеет *Rhodobryum roseum*.

К ассоциации ***Omphaloido scorpioidis-Quercetum roboris*** Martynenko et Solomeshch in Martynenko 2009 prov. отнесены разнотравные дубовые леса, описанные на склонах гор в долине реки Белой в Бурзянском, Мелеузовском и Кугарчинском районах РБ. Сообщества встречаются в средних частях крутых склонов (25°–35°) южной, юго-западной и юго-восточной экспозиций на слабо-развитых карбонатных почвах. Проективное покрытие древесного яруса варьирует от 65 до 85%. Доминирует *Quercus robur*, содоминирует *Tilia cordata*, в виде примеси встречается *Ulmus glabra*. Средний диаметр древостоя составляет 20–25 см, диаметр отдельных деревьев может достигать 40(65) см. Во втором и третьем ярусах преобладают *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Quercus robur* и *Ulmus glabra*, присутствуют *Ulmus laevis*, *Padus avium* и *Sorbus aucuparia*. Крутизна склонов и хорошая освещенность благоприятны для развития кустарникового яруса, сформированного в основном *Caragana frutex* и *Euonymus verrucosa*. Проективное покрытие трав сильно варьирует (от 20 до 60%) в зависимости от степени развитости кустарникового яруса. Доминирует *Carex rhizina*, обильны *Brachypodium pinnatum*, *Omphaloides scorpioides*, *Rubus saxatilis*. В микропонижениях появляются теневыносливые мезофильные виды – *Crepis sibirica*, *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum* [Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 27 видов мохообразных. Эпифитно-эпиксильный комплекс малоспецифичен, наибо-

лее высокое постоянство имеют *Pylaisia polyantha*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Stereodon pallescens*, *Amblystegium serpens*, *Plagiomnium cuspidatum*, встречаются индикаторы старовозрастных лесов *Anomodon viticulosus*, *A. longifolius*, *Orthotrichum affine*. Хорошо представлены эпилитные мхи, которые произрастают на многочисленных выходах известняка: *Tortella tortuosa*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Homomallium incurvatum*, *Schistidium apocarpum* s.l. Напочвенный моховый покров практически отсутствует.

Ассоциация ***Brachypodio pinnati-Quercetum roboris*** Grigorjev in Solomeshch et al. 1989 представляет наиболее типичные сообщества союза ***Lathyro-Quercion***. Леса этого типа занимают плоские вершины увалов и сыртов, а также склоны различных экспозиций от слабо покатых (3° – 5°) до крутых (20° – 30°) на высоте 300–600 м над ур. м. Они формируются на серых и темно-серых лесных почвах легкосуглинистого и среднесуглинистого механического состава. Сообщества описаны в Мелеузовском, Кугарчинском, Зиянчуринском, Хайбуллинском, Зилаирском, Белорецком, Илишевском, Татышлинском, Белокатайском и др. районах РБ.

Проективное покрытие древесного яруса меняется от 40 до 80%, средняя высота составляет 12–18 м. Доминирует *Quercus robur*, содоминируют *Tilia cordata* и *Betula pendula*. Травяной ярус хорошо развит. В зависимости от развитости почвы и крутизны склона его проективное покрытие варьирует от 25–30 до 60–80%, высота – от 20 до 60 см. Доминантами обычно являются *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, содоминируют *Stellaria holostea*, *Rubus saxatilis*. С высоким постоянством встречаются *Vupleurum longifolium*, *Melica nutans*, *Poa nemoralis*, *Lathyrus vernus*, *Polygonatum odoratum*, *Digitalis grandiflora* и *Stachys officinalis*. На инсолируемых склонах и на границе с лугово-степными сообществами в травяной ярус внедряются лугово-степные и опушечные виды: *Origanum vulgare*, *Phlomis tuberosa*, *Trifolium medium*, *Veronica spicata* и др. [Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации обнаружено 33 вида мохообразных. Эпифиты чаще всего представлены *Pylaisia polyantha*, *Leucodon sciuroides*, *Pseudoleskeella nervosa*, на основаниях стволов и гнилой древесине обычны *Stereodon pallescens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Platygyrium repens*, *Dicranum montanum*, на камнях – *Brachythecium*

albicans, *Tortella tortuosa*, *Paraleucobryum longifolium*. Среднее проективное покрытие напочвенных мхов составляет 5%, часто встречаются светолюбивые виды *Ceratodon purpureus* и *Polytrichum juniperinum*, предпочитающие легкие песчаные или каменистые почвы.

К ассоциации *Filipendulo vulgari-Quercetum roboris* Martynenko et al. 2008 отнесены остепненные термофитные дубравы, представленные небольшими массивами в лесостепной зоне южной оконечности Южного Урала. Сообщества описаны в Зианчуринском, Зиларском, Хайбуллинском, Кугарчинском и Бурзянском районах РБ на слабо развитых почвах в верхних частях сыртов, на склонах южных и юго-восточных экспозиций или представлены колками в ложбинах среди степей. Деревья имеют небольшую высоту (9–12 м) и диаметр стволов (25–30 см). Стволы корявые, сучковатые, с раскидистой кроной. Кустарниковый ярус развит слабо. Проективное покрытие травяного яруса на каменистых склонах составляет 25–30%, на более развитых почвах – 70–80%, средняя высота – 40 см. Видовой состав травяного яруса сложный, в нем широко представлена группа лугово-степных и опушечных видов, с покрытием 5–15% чаще всего встречаются *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Brachypodium pinnatum*, реже – *Fragaria viridis* и *Rubus saxatilis* [Флора и растительность..., 2008].

В сообществах ассоциации отмечен 21 вид мохообразных. Эпифиты представлены *Pseudoleskeella nervosa* и *Pylaisia polyantha*, на основаниях стволов и гнилой древесине чаще всего встречаются *Stereodon pallescens* и *Sciuro-hypnum reflexum*, эпилиты отмечены единично. Из-за засушливых условий местообитания и конкуренции с травами ярус напочвенных мхов практически отсутствует, изредка встречаются *Brachythecium albicans*, *Ceratodon purpureus*, *Abietinella abietina*.

Ассоциация *Carici macrourae-Quercetum roboris* Gorczakovskij et Solomeshch et al. 1989 объединяет сообщества разреженных закустаренных дубняков на слаборазвитых щелнистых дерново-карбонатных почвах, приуроченные к верхним частям крутых склонов южной и юго-восточной экспозиций. Эти леса описаны в Архангельском, Ишимбайском, Мелеузовском и Кугарчинском районах РБ. Общее проективное покрытие древесного яруса изменяется от 45 до 70%. В первом ярусе доминирует *Quercus robur*,

сопутствующей породой является *Tilia cordata*. Кустарниковый ярус хорошо развит, его проективное покрытие в некоторых случаях достигает 50%. В кустарниковом ярусе доминируют *Caragana frutex* и *Euonymus verrucosa*. Проективное покрытие травяного яруса чаще всего невысокое (от 30 до 50%). Основным доминантом является *Carex macroura*, обильны *Stellaria holostea*, *Rubus saxatilis*, *Digitalis grandiflora*, *Brachypodium pinnatum* и др. [Соломещ и др., 1989; Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации отмечено всего 13 видов мохообразных, по всей видимости, это связано с засушливыми условиями местообитания. Эпифиты представлены *Pylaisia polyantha*, эпиксильный и эпилитный комплексы обеднены, на почве обильны только светолюбивые и устойчивые к дефициту влаги виды: *Syntrichia ruralis*, *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum*.

Ассоциация ***Bistorto majoris-Quercetum roboris*** (Martynenko et Zhigunov 2005) Martynenko 2009 prov. объединяет уникальные сообщества остепненных стланниковых дубрав, описанных в Мелеузовском районе в междуречье рек Нугуш и Урюк в верхней части восточного макросклона хребта Канчак. Сообщества ассоциации встречаются небольшими участками размером 20–120 м² на крутом восточном склоне хребта в узкой полосе лугово-степной растительности. Древесный ярус образован стланиковой формой *Quercus robur*. Сомкнутость дуба составляет в среднем 80–95%, высота – 0,5–0,7 м, толщина стволов – 5–8 см. В сообществах также присутствуют отдельно стоящие деревья *Sorbus aucuparia*, *Acer platanoides* и *Ulmus glabra*, имеющие высоту до 2 м. Кустарниковый ярус представлен *Caragana frutex*, *Cerasus fruticosa*, *Cotoneaster melanocarpus*, а также *Rosa majalis* и *Chamaecytisus ruthenicus*. Сомкнутость его составляет в среднем 1–5(10)%. Ввиду сильного затенения кронами дуба травяной ярус плохо развит, его проективное покрытие составляет 15–30%. Доминантом является *Aconogonon alpinum*, высота которого составляет 60–180 см, что позволяет растениям возвышаться над стланниковым дубом. С небольшим обилием встречаются также *Bistorta major*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios* и *Stellaria holostea* [Мартыненко и др., 2005; Мартыненко, 2009].

Бриокомпонент ассоциации беден – 16 видов. Эпифиты представлены *Pylaisia polyantha* и *Orthotrichum speciosum*, которые

встречаются в основном на стволах единичных деревьев *Sorbus aucuparia*. На основаниях стволов и гнилой древесине наиболее часто отмечен *Sciuro-hypnum reflexum*, на выходах камней – *Tortella tortuosa* и *Brachythecium albicans*. Вследствие высокого затенения дубом напочвенные мхи отсутствуют.

Ассоциация ***Aconogono alpini-Quercetum roboris*** (Gorczakovskij ex Solomeshch et al. 1989) Martynenko 2009 prov. объединяет сообщества низкопродуктивных кривоствольных дубняков, описанных в горах Южного Урала на территории Ашинского района Челябинской области. Сообщества встречаются на серых лесных легкосуглинистых почвах в верхних частях склонов, формируют верхнюю границу леса на высоте 500–700 м над ур. м. В древостое доминирует *Quercus robur*, содоминируют *Betula pubescens* и *Acer platanoides*, единично встречаются *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Populus tremula* и *Abies sibirica*. Травяной ярус имеет высокое проективное покрытие (60–90%). Доминирует *Aconogonon alpinum*, высокое постоянство имеют *Calamagrostis arundinacea* и теневыносливые виды фагетального комплекса (*Pulmonaria obscura*, *Galium odoratum*, *Asarum europaeum*). Бриокомпонент ассоциации беден (13 видов), эпифиты практически отсутствуют, эпиксильные виды имеют низкое постоянство. На почве и камнях рассеянно представлены виды, типичные для горных широколиственно-темнохвойных лесов: *Paraleucobryum longifolium*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Barbilophozia barbata* и др.

Во всех исследованных сообществах дубовых лесов союза ***Lathyro-Quercion roboris*** выявлено 65 видов мохообразных (56 видов листостебельных мхов и 9 печеночников). Ведущие семейства: *Brachytheciaceae* (10 видов), *Pottiaceae*, *Pylaisiaceae* (по 5 видов), *Amblystegiaceae*, *Bryaceae*, *Dicranaceae* (по 4 вида), *Orthotrichaceae*, *Pseudeskeelaceae* (по 3 вида). Ведущие роды: *Brachythecium*, *Bryum*, *Dicranum*, *Orthotrichum*, *Pseudeskeella*, *Sciuro-hypnum* (по 3 вида).

Гемиксерофитные леса и редколесья, являющиеся связующим звеном между лесом и степью, в результате хозяйственной деятельности человека практически исчезли на большей части Русской равнины. В связи с этим фрагменты редкостойных термофитных дубрав и хвойно-широколиственных лесов с доминированием в травяном ярусе лугово-степных и опушечных видов, сохранившиеся в лес-

ной зоне и горах, являются ценными объектами для изучения лесостепной растительности [Дидух, 2007]. Для выявления специфики бриокомпонента дубовых лесов региона было проведено сравнение с данными по бриоценофлорам дубняков из других регионов России: Волгоградской и Ульяновской областей [Мордвинов, Благовещенский, 1995; Сурагина, 2001], бассейна Среднего Дона [Хмелев, Попова, 1988]. Сравнение показало, что флористический состав мохообразных дубовых лесов Башкортостана значительно беднее своих западных аналогов: в разных типах сообществ насчитывается от 13 до 33 видов мохообразных, а в дубравах Центрального Черноземья и Приволжской возвышенности – от 31 до 104 видов. Существенно различаются и спектры субстратной приуроченности видов: разнообразие бриофитов дубрав Центрального Черноземья и Приволжской возвышенности сформировано преимущественно за счет напочвенных видов, в то время как для южноуральских сообществ характерна высокая доля видов эпифитно-эпиксильного и эпилитного комплекса [Байшева и др., 2011].

В южноуральских дубняках эпигейные мхи малочисленны (отмечено около 20 видов), отсутствуют мезофильные и гигромезофильные виды (*Fissidens taxifolius*, *Brachythecium mildeanum*, *Drepanocladus aduncus*, *Calliergonella lindbergii* и др.), типичные бореальные мхи, за исключением *Dicranum scoparium*, встречаются единично. В дубравах Центрального Черноземья и Приволжской возвышенности выявлено более 80 видов напочвенных мохообразных, причем многие из них встречаются с высоким постоянством. Среди них немало видов-колонистов, характерных для кратковременно существующих местообитаний (почвенных обнажений, участков, нарушенных в результате выпаса или рекреации): *Ceratodon purpureus*, *Bryum caespiticeum*, *Leptobryum pyriforme*, *Hygroamblystegium varium*, *Funaria hygrometrica*, *Marchantia polymorpha*, *Barbula unguiculata*, *Tortula acaulon*, *T. truncata* и др., что объясняется производным характером и высокой степенью антропогенной трансформации дубовых лесов этих регионов [Курнаев, 1968; Благовещенский, 2005]. Слабая представленность рудеральных напочвенных видов мохообразных в сообществах южноуральских дубняков говорит об их естественном происхождении и слабой нарушенности, что придает этим растительным сообществам высокую природоохранную ценность.

Кора дуба черешчатого имеет кислую реакцию, высокую твердость и слабую гигроскопичность [Barkman, 1958], что делает ее не слишком благоприятным субстратом для поселения эпифитов. Тем не менее в районах, для которых характерно широкое распространение дуба, состав эпифитных мохообразных, отмеченных на коре деревьев этой породы, более разнообразен: в бассейне среднего Дона на нем выявлено 48 видов [Хмелев, Попова, 1988], в Левобережной лесостепи Украины – 47 видов [Гапон, 1992], Ульяновской области – 45 видов [Мордвинов, Благовещенский, 1995]. Исследователи отмечают, что это в первую очередь связано с высоким разнообразием эколого-ценотических условий дубрав и тем, что эпифиты поселяются в основном в нижних частях стволов (до 50 см над уровнем грунта), где складываются наиболее благоприятные условия увлажнения и минерального питания [Хмелев, Попова, 1988; Мордвинов, Благовещенский, 1995]. В условиях континентального климата Башкортостана на коре дуба черешчатого отмечено всего 17 видов мохообразных, из них только 5 видов встречались в средней части ствола. По сравнению с березой повислой и липой мелколистной, эпифитный и эпиризный комплекс дуба черешчатого обеднен более чем в 2 раза [Баишева, Игнатова, 1998]. В эпифитном комплексе остепненных южноуральских дубняков слабо представлены *Neckera pennata*, *Orthotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*, *Serpoleskea subtilis*, *Anomodon longifolius*, *A. viticulosus*, отсутствуют *Leskea polycarpa*, *Hypnum cupressiforme*, *Homalia trichomanoides*, *Orthotrichum pumilum*, являющиеся массовыми видами в дубравах Центрального Черноземья и Приволжской возвышенности. Очевидно, что бедность эпифитного комплекса южноуральских дубовых лесов связана главным образом с засушливыми условиями обитания, т.к. в более мезофитных условиях липово-вязовых лесов западного макросклона Южного Урала эти виды представлены с высоким обилием и постоянством. Различия в богатстве и видовом составе эпиксильного и эпилитного комплексов мохообразных дубрав разных регионов не столь велики: в южноуральских сообществах в лучшей степени представлены *Sciuro-hypnum reflexum*, *Tortella tortuosa*, *Paraleucobryum longifolium* и практически отсутствует *Sanionia uncinata*.

Использование коэффициента Жаккара (КЖ) показало, что в Башкортостане наиболее близкими к составу мохообраз-

ных дубовых лесов являются бриоценофлоры липово-кленово-дубовых (КЖ 0.46), сосново-широколиственных (КЖ 0.46), а также гемибореальных сосново-широколиственных, сосновых и сосново-мелколиственных лесов класса *Brachypodio-Betuletea* (КЖ 0.47–0.48), которые характеризуются сходными условиями местообитаний: произрастанием на крутых южных и восточных склонах, выходами камней, хорошей освещенностью и дефицитом влаги в летний период (табл. 3, см. с. 112). Ценофлора сосудистых растений сообществ союза *Lathyro-Quercion* также проявляет значительное сходство с ценофлорами светлохвойных и мелколиственных травяных гемибореальных лесов класса *Brachypodio-Betuletea*, что подчеркивает тесную флорогенетическую связь остепненных дубрав Южного Урала с криофитными степями и лиственнично-березовыми редколесьями [Мартыненко, 2009].

3.2.3. Липово-кленово-дубовые леса (союз *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae*, подсоюз *Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae*)

Для широколиственных мезофитных лесов Башкортостана характерны древостои смешанного состава (фото 3). Преобладающими породами являются *Tilia cordata* и *Acer platanoides*, несколько реже встречаются *Quercus robur*, *Populus tremula* и *Betula pendula*.

Tilia cordata господствует на делювиальных шлейфах и в нижней части склонов увалов с глубокой, мощно развитой и хорошо увлажненной суглинистой почвой [Горчаковский, 1972]. По сравнению с другими породами *Tilia cordata* обладает сильной способностью к размножению пневой порослью и отводками, поэтому после рубок леса разрастается особенно интенсивно и может заглушать возобновление других пород [Благовещенский, 2005]. Ценогическая роль *Quercus robur* обычно возрастает в более ксерофитных условиях – на южных и юго-восточных склонах гор и увалов, а также в лесостепных районах Башкирского Предуралья [Горчаковский, 1972]. *Acer platanoides* доминирует в глубоких тенистых ущельях на крутых склонах с проточным увлажнением, где почва плодородная, но маломощная. *Ulmus glabra* и *U. laevis* обычно выступают в роли содоминантов и имеют различия в экологии: *U. glabra* характерен для широколиственных лесов на равнинах, склонах или

плакорах, а *U. laevis* – для лесов речных долин [Горчаковский, 1972; Попов, 1980].

Изучение флоры мохообразных мезофитных неморальных липово-кленово-дубовых лесов горно-лесной и лесостепной зон Башкортостана проводилось в 2 ассоциациях подсоюза *Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae* Martynenko 2009 prov. союза *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae* Solomeshch et al. 1993. Бриокомпонент сообществ представлен в табл. 3.3 приложения.

Ассоциация *Brachypodio pinnati-Tilietum cordatae* Grigorjev ex Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005 объединяет липовые и липово-кленово-дубовые ксеромезофитные леса, произрастающие в лесных и лесостепных районах Башкирского Предуралья и западных предгорий Южного Урала на серых и темно-серых лесных почвах. Сообщества описаны на территории Мелеузовского, Кугарчинского, Бурзянского, Зианчуринского, Зилаирского, Караидельского и Белокатайского административных районов РБ. Местообитания сообществ – склоны различных экспозиций, выровненные вершины увалов, участки плато. Они часто граничат с сообществами термофитных дубрав, мезофитными липово-кленово-вязовыми и хвойно-широколиственными лесами.

В древесном ярусе доминирует *Tilia cordata*, иногда *Quercus robur* или *Acer platanoides*. Во втором и в третьем ярусах обильно представлен *Ulmus glabra*. В подлеске встречаются *Sorbus aucuparia* и *Padus avium*. Сообщества характеризуются относительно высокой сомкнутостью древостоя (от 55 до 90%). Кустарниковый ярус угнетен и чаще всего представлен единичными экземплярами *Rubus idaeus*, *Rosa majalis*, *Lonicera xylosteum* и *Daphne mezereum*, его проективное покрытие составляет 1–5%. При наличии прогалин в древесном пологе иногда разрастается малина и достигает покрытия 15%. Высота травяного яруса варьирует от 20 до 50 см, а его проективное покрытие – от 25 до 90%. В травяном ярусе доминирует *Aegopodium podagraria*, высокое проективное покрытие имеют другие представители неморального комплекса: *Galium odoratum*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Lathyrus vernus* и *Viola mirabilis*. Содоминантами могут быть *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum* и *Rubus saxatilis* – виды, которые на Южном Урале имеют оптимум в светлохвойных гемибореальных лесах класса *Brachypodio-Betuletea*. Кроме того, с большим

постоянством в сообществах этой ассоциации встречаются *Angelica sylvestris*, *Campanula trachelium*, *Carex rhizina*, *Poa nemoralis*, *Pulmonaria obscura*, *Vicia sylvatica*, *Viola collina* [Мартыненко и др., 2005; Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 50 видов мохообразных. В средних частях стволов наиболее часто встречаются *Pseudoleskeella nervosa*, *Leucodon sciuroides*, *Pylaisia polyantha*, *Orthotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*, на стволах старых широколиственных деревьев отмечены *Anomodon longifolius*, *A. viticulosus*, *A. attenuatus*. На основаниях стволов и гнилой древесине высокое постоянство отмечено у *Stereodon pallescens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum montanum* и др. Ярус напочвенных мхов слабо выражен, исключение составляет лишь *Plagiomnium cuspidatum*, дернинки которого часто встречаются как на почве, так и на основаниях стволов широколиственных деревьев. Изредка встречаются *Fissidens taxifolius* и *Oxyrrhynchium hians*. Остальные виды эпигейных и эпилитных видов мохообразных имеют низкое постоянство и не являются постоянными членами сообществ.

Ассоциация *Stachyo sylvaticae-Tilietum cordatae* Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005 представляет широколиственные липово-кленово-вязовые леса, растущие на пологих склонах увалов, подножьях хребтов, выровненных участках вершин на богатых серых лесных почвах нормального увлажнения. Это самый распространенный тип мезофитных широколиственных лесов западных предгорий Южного Урала и Башкирского Предуралья. Сообщества описаны на территории Мелеузовского, Кугарчинского, Бурзянского, Архангельского, Татышлинского, Гафурийского, Давлекановского, Ишимбайского, Бирского, Мишкинского и др. районов РБ.

Широколиственные липовые и кленовые леса характеризуются высокой сомкнутостью древостоя, проективное покрытие которого варьирует от 60 до 95%, составляя в среднем 80%. Доминантами древесного яруса являются *Tilia cordata* и *Acer platanoides*. Им сопутствуют *Ulmus glabra* и *Quercus robur*, но чаще дуб встречается единично. Хорошо развит второй ярус, в котором обычно преобладают *Acer platanoides* и *Ulmus glabra*. В третьем ярусе всегда преобладает *Ulmus glabra*, часто развит подрост *Acer platanoides* и *Tilia cordata*. Подлесок слабо выражен и представлен *Sorbus aucuparia*

и *Padus avium*. Подрост дуба встречается очень редко и приурочен к различным вывалам и прогалинам в верхнем пологе. Кустарниковый ярус развит слабо: с небольшим обилием встречаются *Rubus idaeus*, *Corylus avellana*, редко *Lonicera xylosteum*. Единичными экземплярами представлены *Viburnum opulus*, *Rosa majalis* и *Euonymus verrucosa*.

Проективное покрытие трав сильно варьирует в зависимости от степени затенения древостоем (от 40 до 90%). Средняя высота травяного яруса составляет 50 см. Преобладают теневыносливые виды неморального широколиственного травяного яруса (*Aegopodium podagraria*, *Galium odoratum*, *Pulmonaria obscura*, *Dryopteris filix-mas*), содоминируют виды уральского и сибирского высоколиственного яруса (*Aconitum septentrionale*, *Cicerbita uralensis* и *Crepis sibirica*). Высокое постоянство имеют *Stellaria holostea*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*, *Asarum europaeum*, *Geum urbanum*, *Stachys sylvatica*, *Campanula latifolia*, *Lamium album*, *Impatiens noli-tangere*.

По сравнению с сообществами предыдущей ассоциации разнообразие мохообразных в сообществах ***Stachyo sylvaticae-Tilietum cordatae*** немного выше – 55 видов, но состав бриокомпонента в целом имеет большое сходство: преобладают виды эпифитно-эпиксильного комплекса (*Pseudoleskeella nervosa*, *Leucodon sciurooides*, *Pylaisia polyantha*, *Stereodon pallescens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachythecium salebrosum*, *Radula complanata*, *Chiloscyphus minor* и др.), ярус напочвенных мхов почти не выражен, иногда отмечено разрастание дернинок *Plagiomnium cuspidatum* (ОПП до 10%), немного чаще встречается *Fissidens taxifolius*.

В обследованных сообществах широколиственных липово-кленово-дубовых лесов подсоюза ***Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae*** выявлен 71 вид мохообразных (66 листостебельных мхов и 5 печеночников). Ведущие семейства: *Brachytheciaceae* (13 видов), *Dicranaceae* (7), *Pylaisiaceae* (6), *Mniaceae*, *Orthotrichaceae* (по 4 вида), *Amblystegiaceae*, *Anomodontaceae*, *Hylocomiaceae*, *Plagiotheciaceae* (по 3 вида). Ведущие роды: *Brachythecium*, *Dicranum* (по 6 видов), *Sciuro-hypnum*, *Orthotrichum* (по 4 вида), *Anomodon*, *Plagiomnium* (по 3 вида).

Современные широколиственные леса являются дериватами аркто-третичных или тургайских широколиственных лесов, которые образовывали сплошной пояс в Евразии. Четвертичное оледенение

разбило это кольцо на ряд фрагментов, которые в условиях послеледникового климата и борьбы с молодой и сильной бореальной флорой уже не смогли сомкнуться. Элементы неморальной флоры сохранились в Европе, на Кавказе, Южном Урале, Алтае, Саянах и около озера Байкал как реликты доледниковых времен [Лазаренко, 1944; Крашенинников, 1939; Селиванова-Городкова, 1956а; Гудошников, 1986]. Наиболее часто встречающимися видами мохообразных широколиственных лесов европейской части России и Южного Урала являются таксоны, которые А.С. Лазаренко [1944] отнес к паннеморальному и евразийскому неморальному типам ареала. Это эпифиты *Pylaisia polyantha*, *Serpoleskea subtilis*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Orthotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*, *Leucodon sciuroides*, *Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, *Leskea polycarpa*, *Anomodon longifolius*, *Hypnum cupressiforme* (последний вид на Южном Урале чаще растет на известняках), эпиксилы *Brachythecium salebrosum*, *Stereodon pallescens*, *Amblystegium serpens*, *Callicladium haldanianum*, *Platygyrium repens*, *Campylium sommerfeltii*, *Brachytheciastrum velutinum*, напочвенные виды *Plagiomnium cuspidatum*, *Oxyrrhynchium hians*, *Fissidens taxifolius*, *F. bryoides*.

Для широколиственных лесов с участием липы характерно сильное затенение со стороны древостоя, так как этой породе свойственны высокая сомкнутость крон и хорошо развитый подлесок [Благовещенский, 2005]. Уровень освещенности способен существенно лимитировать рост и проективное покрытие напочвенных лесных мхов, несмотря на то, что многие из них отличаются высокой теневыносливостью [Алексеев, 1975; Furness, Grime, 1982; Rincón, 1993; Rambo, Muir, 1998]. На Русской равнине для теневых широколиственных лесов характерно слабое развитие напочвенного мохового покрова, проективное покрытие которого обычно не превышает 1–3%. Видовое разнообразие бриокомпонента широколиственных лесов складывается главным образом за счет повышения числа эпифитных и эпиксильных теневыносливых видов [Сочава, Семенова-Тян-Шанская, 1956; Шестакова, 2004]. Кроме того, в составе бриоценофлор теневых лесов высока доля бокоплодных видов, что также является показателем адаптации мхов к низкой освещенности внутри лесных сообществ [Улична, 1970].

В широколиственных лесах Башкортостана эти закономерности сохраняются. Для сообществ подсоюза характерны высокие

количество бокоплодных листостебельных мхов (на 12–15% выше, чем в бореальных лесах), а также высокие показатели проективного покрытия древесного (70–80%) и травяного (55–60%) ярусов, что свидетельствует о высоком уровне затенения напочвенных мхов, разнообразии и обилии которых незначительны. На большинстве площадок проективное покрытие напочвенных мхов составляло менее 1%. Бриофиты произрастают преимущественно на гнилой древесине и основаниях стволов, причем лучшее развитие эпифитов отмечено на стволах старых широколиственных деревьев, что отмечалось и П.Л. Горчаковским [1972].

Сравнение состава мохообразных сообществ ассоциаций *Brachypodio-Tilietum* и *Stachyo-Tilietum*, описанных на равнинных участках Башкирского Предуралья и в западных предгорьях Южного Урала, показало, что состав мохообразных горных лесов в среднем богаче на 10–15 видов. Большинство этих видов характерны для скальных выходов (*Taxiphyllum wissgrillii*, *Sciurohypnum populeum*, *Schistidium apocarpum* s.l., *Anomodon viticulosus*) и бореальных лесов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum fragilifolium*, *Atrichum undulatum*, *Sciurohypnum curtum* и др.). Существенное значение имеет и отсутствие антропогенных нарушений. Так, только в труднодоступных для рубки участках в долине р. Нугуш и в верховьях р. Белая отмечены редкие для РБ виды мохообразных (*Rhynchostegium arcticum*, *Brachythecium geheebii*, *Dicranum viride*, *Orthotrichum pallens*, *Plagiothecium nemorale*, *Pylaisia selwynii*, *Haplocladium microphyllum*, *Metzgeria furcata*). Многие из этих видов являются неморальными реликтами и имеют дизъюнктивный ареал [Игнатов, Игнатова, 2003, 2004; Дьяченко, 1997, 1999].

Использование коэффициента Жаккара (КЖ) показало, что в районе исследования наиболее близкими показателями флористического сходства к бриокомпоненту сообществ подсоюза *Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae* характеризуются сообщества дубовых и сосново-широколиственных лесов (табл. 3, см. с. 112). Сравнение с данными по мохообразным широколиственным лесам европейской части России [Абрамова, Курнаев, 1977; Мордвинов, Благовещенский, 1995; Хмелев, Попова, 1988] показало, что по общему видовому богатству южноуральские сообщества подсоюза *Aconito-Tilion* занимают промежуточное положение между дубравами и липовыми лесами Русской равнины. Отличительными чер-

тами южноуральских сообществ является обедненный комплекс представителей рода *Orthotrichum*, а также отсутствие или очень низкое постоянство напочвенных светлюбивых видов (*Abietinella abietina*, *Hygroamblystegium varium*, *Polytrichum piliferum*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hydrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Dicranella heteromalla*, *Barbula unguiculata*, *Bryum caespiticium* и др.), которые в данном типе лесной растительности являются индикаторами нарушенности местообитаний.

3.2.4. Сосново-широколиственные леса (союз *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae*, подсоюз *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris*)

Сосново-широколиственные леса (сложные сосняки) относятся к категории подтаежных лесов и связаны в своем распространении с южной частью таежной зоны, полосой широколиственно-хвойных и широколиственных лесов, где занимают местообитания, менее благоприятные для лесов зональных типов. В Башкортостане этот тип представлен ксеромезофитными и мезофитными сообществами, в первом ярусе которых преобладает *Pinus sylvestris*, во втором и третьем ярусах – широколиственные породы, а в травяном ярусе – неморальное ширококравье [Мартыненко, 2009]. На конкурентные отношения сосны с широколиственными породами значительное влияние оказывают лесные пожары, которые задерживают вытеснение сосны дубом и липой (под пологом которых возобновление сосны практически не происходит), а также хозяйственная деятельность человека, вызывающая осветление древостоя [Рысин, 1975; Растительность..., 1980].

В ряде регионов России, например, на Приволжской возвышенности, сосново-широколиственные леса являются древнейшим типом растительности, площадь которых к настоящему времени значительно сократилась [Благовещенский, 2005]. Сложные сосново-широколиственные леса Южного Урала Г.В. Попов [1980] также относит к коренному типу лесной растительности. Изучение флоры мохообразных сосново-широколиственных лесов Республики Башкортостан проводилось в 4 ассоциациях подсоюза *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris* Martynenko et Shirokikh in Martynenko 2009 prov. союза *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae* Solomeshch

et al. 1993 (фото 4). Бриокомпонент сообществ представлен в табл. 3.4 приложения.

Ассоциация *Euonymo verrucosae-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2007 объединяет сообщества злаково-широколиственных сосняков, описанных на Уфимском плато в Караидельском районе РБ. Сообщества формируются на склонах южной и юго-восточной, реже юго-западной экспозиций на относительно богатых почвах с умеренным увлажнением и хорошей инсоляцией. Для флористического состава этих лесов характерно сочетание бореальных, гемибореальных, неморальных и, в меньшей степени, лугово-степных видов [Водоохранно-защитные..., 2007].

Проективное покрытие древесного яруса составляет 65–85% (в среднем 70%). В первом ярусе доминируют *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*, второй и третий ярусы сложены *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, реже *Quercus robur*, может присутствовать подрост *Picea obovata* и *Abies sibirica*. Проективное покрытие кустарникового яруса обычно варьирует от 0 до 5%, в редких случаях достигая 15–25% за счет разрастания куртин *Euonymus verrucosa* и *Caragana frutex*. Проективное покрытие травяного яруса в сообществах разных субассоциаций может варьировать от 15 до 65%. Доминантами травяного яруса являются *Rubus saxatilis*, *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex rhizina*, значительное обилие могут иметь *Stellaria holostea* и *Brachypodium pinnatum*. В более разреженных сообществах обычны луговые и опушечные виды (*Lathyrus pisiformis*, *Sanguisorba officinalis* и др.) [Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 54 вида мохообразных. В эпифитном комплексе чаще других встречается *Pylaisia polyantha*, остальные эпифиты (*Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, *Leucodon sciuroides*, *Orthotrichum speciosum*, *Anomodon longifolius* и др.) встречаются рассеянно, на участках с единичными старыми деревьями липы. Покрытие напочвенных мхов в большинстве сообществ низкое, но на отдельных площадках может достигать 10–15% за счет разрастания *Pleurozium schreberi*. Высокое постоянство имеют *Plagiomnium cuspidatum*, а также бореальные виды листостебельных мхов (*Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*), которые растут преимущественно на гнилой древесине, покрывая сплошным ковром упавшие стволы. Высокое

постоянство видов бореального комплекса, по всей вероятности, свидетельствует о том, что ранее на месте сообществ ассоциации *Euonymo-Pinetum* были распространены леса бореального типа.

Ассоциация *Tilio cordatae-Pinetum sylvestris* Martynenko 2009 prov. представляет наиболее широко распространенный тип сосново-липовых лесов Южного Урала. Сообщества описаны преимущественно на территории Бурзянского, Белорецкого и Мелеузовского районов, единичные описания выполнены в Дуванском, Аскинском и Гафурийском районах РБ [Мартыненко, 2009]. Сообщества встречаются в основном в нижних и средних частях склонов преимущественно западной и южной экспозиций с крутизной от 5 до 35°. Почвы относительно богатые, с хорошим увлажнением, часто имеют место выходы известняков.

В первом ярусе доминирует *Pinus sylvestris* с небольшим участием *Betula pendula*. Второй и третий ярусы сформированы *Tilia cordata*, *Betula pendula*, подростом *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia*, изредка – *Ulmus glabra*. Проективное покрытие древесного яруса варьирует от 45 до 90%, составляя в среднем 60%. Кустарниковый ярус слабо развит. Травяной ярус распределен неравномерно, проективное покрытие может варьировать от 30 до 80% (в зависимости от затенения подростом), средняя высота – около 30 см. Состав травяного яруса полидоминантный, высокое постоянство и обилие имеют *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex macroura* и *C. pilosa* [Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 65 видов мохообразных. Эпифиты чаще всего представлены *Pylaisia polyantha* и *Pseudoleskeella nervosa*, на стволах старых широколиственных деревьев рассеянно встречаются *Leucodon sciuroides*, *Dicranum viride*, *Homalia trichomanoides*, *Anomodon longifolius*, *Frullania bolanderi*. Эпиксильный комплекс разнообразен, в нем отмечены виды, характерные для лесов с участием хвойных пород: *Tetraphis pellucida*, *Dicranum fuscescens*, *Dicranum flagellare*. Напочвенные мхи развиты слабо, их проективное покрытие обычно не превышает 1–3%, в единичных случаях может достигать 10–15% за счет разрастания дернинок *Pleurozium schreberi*. Бореальные виды листостебельных мхов (*Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*) чаще растут не на почве, а на гнилой древесине

и основаниях стволов. Кроме того, на почве изредка встречаются *Calliergonella lindbergii*, *Brachythecium mildeanum* и др. виды, предпочитающие местообитания с благоприятным режимом увлажнения. На выходах известняков отмечены *Paraleucobryum longifolium*, *Homomallium incurvatum*, *Anomodon rugelii*, *Hypnum cupressiforme*, *Ditrichum flexicaule*, *Tortella tortuosa* и др.

Ассоциация ***Carici arnellii-Pinetum sylvestris*** Solomeshch et Martynenko 2009 ггов. объединяет мезофитные сообщества сосново-березово-липовых лесов, которые формируются в долинах горных рек на богатых серых лесных почвах с периодическим подтоплением. Как правило, это ровные места на первой надпойменной террасе. Описания выполнены на территории Бурзянского района РБ. Сообщества ассоциации относятся к разряду редких типов растительных сообществ РБ, так как эти высокопродуктивные леса в недалеком прошлом активно вырубались. В настоящее время значительная часть описанных сообществ затоплена водами Юмагузинского водохранилища.

В первом древесном ярусе содоминируют *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*, во втором и третьем ярусах – *Tilia cordata* и *Padus avium*, изредка встречаются *Quercus robur* и *Populus tremula*. Проектное покрытие древесного яруса варьирует от 50 до 80%. Кустарниковый ярус развит слабо, его проективное покрытие не превышает 5% (в единичных случаях малина и шиповник могут разрастаться в прогалах, формируя покрытие до 20%). Травяной ярус хорошо развит, проективное покрытие варьирует от 50 до 90%, средняя высота – от 30 до 80 см. Доминируют *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Brachypodium pinnatum*, *Geum urbanum*, *Pteridium aquilinum*, *Urtica galeopsifolia*, *Filipendula ulmaria*, *Bromopsis inermis* и др. [Мартыненко, 2009].

Несмотря на то, что для данного типа лесной растительности удалось выполнить небольшое количество описаний – 11, в сообществах ассоциации выявлено 34 вида мохообразных. Эпифиты в основном представлены *Pylaisia polyantha*, *Pseudoleskeella nervosa* и видом-индикатором старых широколиственных лесов *Haplocladium microphyllum*. Также примечательна находка *Entodon schleicheri* – редкого вида с дизъюнктивным ареалом. На гнилой древесине и основаниях стволов обычны *Stereodon pallescens*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachythecium salebrosum*, *Amblystegium serpens*. Ярус напочвенных мхов не раз-

вит, вероятно, из-за высокого затенения со стороны древесного и травяного яруса, а также поемного режима.

Ассоциация *Galio odorati-Pinetum sylvestris* Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005 объединяет горные широколиственные сосновые леса, которые встречаются в нижних частях пологих склонов гор и хребтов, преимущественно северных и восточных экспозиций в зоне контакта широколиственных лесов и гемибореальных травяных светлохвойных лесов. Почвы, на которых формируются сообщества – серые лесные, относительно богатые и хорошо увлажненные. Сообщества описаны на территории заповедника «Шульган-Таш» в Бурзянском районе РБ [Мартыненко и др., 2005].

В первом ярусе древостоя доминирует *Pinus sylvestris*, содоминантом выступает *Betula pendula*. Во втором и третьем ярусах хорошо развиты *Acer platanoides*, *Tilia cordata* и *Ulmus glabra*, за счет которых создается затенение травяного яруса. Проективное покрытие деревьев варьирует от 50 до 85%. Кустарниковый ярус развит слабо. В зависимости от степени затенения древесным ярусом, травяной ярус имеет высокую изменчивость проективного покрытия (25–90%) и средней высоты (30–60 см). Наибольшее обилие имеют *Aegopodium podagraria*, *Pteridium aquilinum*, *Stellaria holostea*, *Galium odoratum* [Мартыненко и др., 2005].

В сообществах ассоциации обнаружено 26 видов мохообразных. На стволах широколиственных деревьев наиболее высокое постоянство имеют *Pylaisia polyantha* и *Pseudoleskeella nervosa*. Эпиксильный комплекс хорошо развит. В нем доминируют *Amblystegium serpens*, *Brachythecium salebrosum*, *Stereodon pallescens*, *Sciurohypnum reflexum*, *Platygyrium repens*. Напочвенные мхи имеют низкое обилие. Эпилиты практически отсутствуют.

Во всех изученных южноуральских сосново-широколиственных лесах подсоюза *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris* выявлен 81 вид мохообразных (73 вида листостебельных мхов и 8 печеночников. Ведущие семейства: *Dicranaceae* (9), *Brachytheciaceae* (8 видов), *Amblystegiaceae*, *Pylaisiaceae* (по 7 видов), *Mniaceae* (5), *Hylocomiaceae* (4), *Anomodontaceae*, *Bryaceae*, *Ditrichaceae* (по 3 вида). Ведущие роды: *Dicranum* (8 видов), *Sciurohypnum*, *Anomodon*, *Plagiomnium*, *Lophozia* (по 3 вида).

Бриокомпонент лесов данного типа малоспецифичен и в основном сформирован видами, растущими на основаниях стволов

и гнилой древесине (*Stereodon pallescens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachythecium salebrosum* и др.). В средних частях стволов высокое постоянство имеют только *Pylaisia polyantha* и *Pseudoleskeella nervosa*. Виды-индикаторы старовозрастных лесов (*Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, *Leucodon sciuroides*, *Haplocladium microphyllum*, *Dicranum viride* и др.) встречаются рассеянно и отмечены преимущественно на стволах старых широколиственных деревьев. Ярус напочвенных мхов слабо развит. Бореальные виды мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens* и др.) растут преимущественно на гнилой древесине, избегая конкуренции с травами. В сообществах, расположенных в нижних частях склонов по берегам рек, рассеянно могут встречаться требовательные к режиму увлажнения виды (*Drepanocladus aduncus*, *Calliergonella lindbergii*, *Brachythecium mildeanum* и др.).

Использование коэффициента Жаккара (КЖ) показало сходство бриокомпонентов южноуральских сосново-широколиственных лесов, гемибореальных сосново-березовых лесов (КЖ 0.48–0.51), сосняков-зеленомошников (КЖ 0.48), высокотравных еловых и елово-широколиственных (КЖ 0.48–0.51) лесов (табл. 3, см. с. 112). Сравнение с материалами по другим регионам выявило некоторое сходство состава мохообразных южноуральских сообществ подсоюза *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris* с бриокомпонентами березово-сосновых лесов Салаира, а также березово-дубовых и сосново-широколиственных лесов Ульяновской области [Мордвинов, Благовещенский, 1995; Писаренко, 1997] – КЖ 0.39–0.46.

3.3. Гемибореальные темнохвойные и смешанные леса (класс *MILIO EFFUSI-ABIETETEA SIBIRICAE*)

3.3.1. Темнохвойные и широколиственно-темнохвойные неморальнотравные леса (союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*)

Широколиственно-пихтово-еловые (подтаежные) леса представлены широкой полосой (приблизительно от 54 до 59° с.ш.) на западном макросклоне Среднего и Южного Урала, покрывают вершины и склоны возвышенностей Предуралья и низкогорья Средне-

го и Южного Урала. По сравнению с северными таежными сообществами широколиственно-темнохвойные подтаежные леса имеют более сложную фитоценотическую структуру и распространены в условиях с более теплым мягким климатом и богатыми почвами [Растительность..., 1980]. В системе эколого-флористической классификации растительности описанные в Башкортостане темнохвойные и широколиственно-темнохвойные леса с преобладанием в травяном ярусе неморальных видов отнесены к порядку *Abietetalia sibiricae* (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006 класса *Milio effusi-Abietetea sibiricae* Zhitlukhina ex Lashchinkiy et Korolyuk 2015, который объединяет зональные равнинные темнохвойные леса подзоны южной тайги Западной Сибири, а также их производные варианты, включая низкогорную черневую тайгу (высокотравные пихтово-осиновые леса) и горные темнохвойные леса. Отличительными особенностями сообществ класса являются доминирование *Abies sibirica* при постоянном, иногда значительном участии мелколиственных пород, развитый травяной покров, образованный преимущественно травянистыми многолетними мезофитами, слабое развитие напочвенного мохового покрова, сочетание во флористическом составе элементов бореальной и неморальной флоры [Лашинский, Королук, 2015].

Современные широколиственно-темнохвойные и темнохвойные неморальнотравные леса считаются реликтовыми формациями, происходящими от плиоценовой неморальной растительности [Ермаков, 2003; Мартыненко, 2009]. Основной ареал класса *Milio effusi-Abietetea sibiricae* приходится на территорию, не подвергавшуюся четвертичным оледенениям, что способствовало формированию плодородных почв и создало возможность сохранения или обогащения флоры неморальными элементами [Лашинский, Королук, 2015]. Уже в начале голоцена леса этого типа формировали значительную часть лесного пояса Восточной Европы [Восточноевропейские леса..., 2004].

Исследования последних лет показали, что в равнинной части Башкирского Предуралья широколиственно-темнохвойные леса в настоящее время практически полностью вырублены или сильно трансформированы. Горные варианты этих лесов представлены реликтовыми сообществами, которые встречаются небольшими участками среди массивов широколиственных липово-кленово-вязовых лесов в предгорьях и низкогорьях Южного Урала (на Уфимском

плато, по северным склонам горных рек Белая, Нугуш, Зилим, Инзер, Урюк, Кужа, Юрюзань и др.).

Южноуральские темнохвойные и широколиственно-темнохвойные неморальнотравные леса (фото 5) включены в союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomeshch et al. 1993 ex Martynenko et al. 2008 [Соломещ и др., 1993], в пределах которого выделено два подсоюза. Широколиственно-темнохвойные леса предгорий и низкогорий Южного Урала, которые приурочены к более развитым почвам, подстилаемым осадочными породами, входят в состав подсоюза *Tilio cordatae-Piceenion obovatae* Martynenko et al. 2008. Темнохвойные травяные леса центрально-возвышенной части Южного и Среднего Урала, формирующиеся на слабозрелых почвах, подстилаемых магматическими породами, отнесены к подсоюзу *Aconito septentrionalis-Piceenion obovatae* Martynenko et al. 2008 [Флора и растительность..., 2008].

Изучение бриофлоры мезофитных и ксеромезофитных широколиственно-темнохвойных лесов подсоюза *Tilio cordatae-Piceenion obovatae* проводилось в сообществах 5 ассоциаций (табл. 3.5 приложения).

Ассоциация *Carici rhizinae-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. 1993 объединяет сообщества елово-пихтовых лесов, формирующихся на пологих склонах различных экспозиций на относительно богатых почвах нормального увлажнения. Сообщества ассоциации были описаны в равнинной части Башкирского Предуралья – в подзоне хвойно-широколиственных южнотаежных лесов на северо-западе РБ (Краснокамский, Янаульский районы), а также в прилегающих районах Удмуртии и Татарии [Соломещ и др., 1993].

В древесном ярусе доминируют *Picea obovata* и *Abies sibirica* при участии *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Tilia cordata* и *Ulmus laevis*. В подлеске обычно присутствуют *Padus avium* и *Sorbus aucuparia*. Древостой высокопродуктивный, средняя высота деревьев – 30–35(40) м, средний диаметр стволов – 28–32 см. Проективное покрытие древесного яруса – 50–80%. Проективное покрытие кустарникового яруса составляет 5–10%, представлены *Euonymus verrucosa*, *Sambucus sibirica*, *Rubus idaeus*, *Daphne mezereum*, *Lonicera xylosteum*.

Среднее проективное покрытие травяного яруса составляет 50%, доминируют *Oxalis acetosella*, *Equisetum pratense*, *Aegopodium*

podagraria, реже – *Rubus saxatilis*. С высоким постоянством присутствуют *Carex rhizina*, *Chelidonium majus*, *Dryopteris carthusiana*, а также ряд бореальных видов (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Orthilia secunda*).

В сообществах ассоциации выявлено 38 видов мохообразных. Обращает на себя внимание почти полное отсутствие эпифитов (кроме *Pylaisia polyantha*). Это, вероятно, связано с тем, что на пробных площадях широколиственные породы были представлены только молодыми деревьями во втором и третьем ярусах. Эпиризо-эпиксильный комплекс хорошо развит и представлен видами *Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Dicranum montanum*, *Callicladium haldanianum*, *Chiloscyphus profundus*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium salebrosum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Plagiothecium denticulatum*, *Plagiothecium laetum*, *Pohlia nutans* и др. Напочвенные мхи имеют невысокое покрытие (чаще всего, около 1%, в единичных описаниях до 20%). Среди напочвенных мхов наибольшее постоянство отмечено у *Plagiomnium cuspidatum* и *Sciuro-hypnum curtum*, также довольно часто встречаются *Rhodobryum roseum* и бореальные мхи *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*. Остальные виды встречены единично. В целом состав бриоценофлоры ассоциации носит выраженный бореальный характер, но от типичных бореальных сообществ отличается низким обилием напочвенных мхов, развитию которых препятствует травяной ярус.

Ассоциация ***Brachypodio sylvatici-Abietetum sibiricae*** Martynenko et Zhigunova 2007 представляет смешанные широколиственно-темнохвойные леса Уфимского плато, формирующиеся на относительно богатых серых лесных почвах нормального увлажнения. Этот тип лесных сообществ приурочен к плоским вершинам сыртов и верхним частям пологих склонов при выходе на плато [Водоохранно-защитные..., 2007].

Сообщества характеризуются высоко продуктивным древостоем, проективное покрытие которого варьирует от 70 до 95%. В первом ярусе средняя высота деревьев составляет 18–26 (30) м, доминируют *Tilia cordata*, *Abies sibirica* и *Picea obovata*, высокое постоянство имеет *Betula pendula*. Второй и третий ярусы образованы *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus glabra* и *Padus avium*. В подлеске представлены *Viburnum opulus* и *Sorbus aucuparia*.

Кустарниковый ярус практически не развит ввиду сильного затенения древесным пологом.

В зависимости от затенения древостоем и особенностей микрорельефа, проективное покрытие травяного яруса сильно варьирует – от 25 до 95%. Доминируют *Aegopodium podagraria*, *Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, *Stellaria bungeana* и *Galium odoratum*, иногда высокое обилие отмечается у *Cicerbita uralensis* и *Dryopteris filix-mas*.

Бриокомпонент ассоциации не отличается высоким разнообразием (42 вида, в том числе 5 печеночников), что связано с высоким уровнем затенения со стороны древостоя, дренированностью местообитаний и немногочисленными выходами камней. Среди эпифитов наибольшее постоянство имеют *Pseudoleskeella nervosa* и *Pyralisia polyantha*, единично отмечены *Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, *Anomodon longifolius*. Среди эпиризно-эпиксильных видов наибольшее постоянство имеют *Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Dicranum montanum*, *Callicladium haldanianum*, *Chiloscyphus profundus*, *Brachythecium salebrosum*. Проективное покрытие яруса напочвенных мхов на большей части пробных площадей было незначительно (до 1%) и лишь в единичных описаниях достигало 20–30%. Наибольшее постоянство в сообществах ассоциации отмечено у *Oxyrrhynchium hians*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium* (последние три вида часто растут на гнилой древесине и основаниях стволов).

Ассоциация ***Frangulo alni-Piceetum obovatae*** Martynenko et Zhigunova 2007 объединяет разнотравно-кисличные широколиственно-темнохвойные леса Уфимского плато. Они формируются преимущественно в нижних частях крутых склонов гор (изредка – на пологих участках) на умеренно богатых почвах с достаточным увлажнением. Сообщества описаны на территории Караидельского района РБ в водоохраной зоне Павловского водохранилища [Водоохранно-защитные..., 2007].

Проективное покрытие древесного яруса варьирует от 50 до 90%. На склонах доминируют *Picea obovata* или *Abies sibirica*, на пологих участках – *Tilia cordata* и *Abies sibirica*, с небольшим участием *Betula pendula*. Во втором и третьем ярусах обильны *Tilia cordata*, *Abies sibirica*, с высоким постоянством присутствуют *Ulmus glabra*, *Picea obovata*, *Acer platanoides*, *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Quercus robur*.

В зависимости от микрорельефа и наличия прогалов в древесном пологе могут сильно варьировать проективные покрытия кустарникового (от 1 до 10%) и травяного (от 30 до 90%) ярусов. В кустарниковом ярусе преобладают *Rubus idaeus* и *Lonicera xylosteum*, с высоким постоянством встречаются *Frangula alnus*, *Euonymus verrucosa*, *Viburnum opulus*, *Sambucus sibirica*. В травяном ярусе доминируют *Oxalis acetosella*, *Carex rhizina*, *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea*. С высоким проективным покрытием встречаются *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria bungeana* и др. [Водоохранно-защитные..., 2007; Мартыненко, 2009].

В описанных сообществах выявлено 63 вида мохообразных (в том числе 8 печеночников). Эпифитным мохообразным (за исключением *Pylaisia polyantha* и *Pseudoleskeella nervosa*) не свойственно высокое постоянство, рассеянно встречаются *Orthotrichum speciosum*, *Neckera pennata*, *Serpoleskea subtilis*, *Homalia trichomanoides*, *Anomodon longifolius*, *Anomodon viticulosus*, *Dicranum viride*. Эпизитно-эпиксильные виды многочисленны, высокое постоянство имеют *Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Dicranum montanum*, *Callicladium haldanianum*, *Chiloscyphus profundus*, *Brachythecium salebrosum*, *Ptilidium pulcherrimum*. В местообитаниях сообществ ассоциации часто встречаются выходы известняка, которые обычно покрыты переходящими из лесной подстилки бореальными видами *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, а также *Eurhynchiastrum pulchellum*. Проективное покрытие напочвенных мхов обычно не превышает 10%, но на крутых склонах может достигать 60%. На почве отмечены виды, типичные как для бореальных лесов (*Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Ptilium crista-castrensis*), так и для неморальных и смешанных лесов (*Plagiomnium cuspidatum*, *Sciuro-hypnum curtum*, *Eurhynchium angustirete*, *Rhodobryum roseum*).

Ассоциация ***Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae*** Martynenko et Zhigunova 2007 объединяет реликтовые высокотравные широколиственно-темнохвойные леса, которые формируются на относительно богатых серых лесных почвах с обильным увлажнением. Значительная часть описаний выполнена на территории Караидельского района РБ в долинах рек Уфа, Юрюзань и по берегам

Павловского водохранилища, где леса этого типа отмечены на плоских вершинах хребтов, а также на пологих участках в нижних частях склонов распадков и в пойме [Водоохранно-защитные..., 2007]. Небольшие массивы подобных лесов выявлены на северных склонах гор и хребтов в Белорецком (в долинах рек Большой Инзер, Тюльма, Большая Маньшта, Малый Инзер, в западной части Южно-Уральского государственного природного заповедника) и Ишимбайском (в долине реки Урюк) районах РБ [Флора и растительность..., 2008].

Проективное покрытие древостоя варьирует от 45 до 85%. В древесном ярусе доминируют *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Tilia cordata*, редко – *Acer platanoides*, с невысоким обилием присутствуют *Quercus robur*, *Betula pendula* и *Populus tremula*. Для второго и третьего ярусов характерны *Ulmus glabra*, *Sorbus aucuparia* и *Padus avium*. Средняя высота древостоя составляет 19–22 м, у отдельных деревьев *Picea obovata* и *Abies sibirica* высота может достигать 30 м, а диаметр стволов – до 90 см. Кустарниковый ярус развит слабо, его проективное покрытие не превышает 5%. С высоким постоянством встречаются *Lonicera xylosteum*, *Sambucus sibirica*, *Rubus idaeus* и *Daphne mezereum*.

Проективное покрытие травяного яруса может варьировать от 50 до 90%. В полидоминантном травяном ярусе с высоким постоянством встречаются *Aconitum septentrionale*, *Athyrium filix-femina*, *Crepis sibirica*, *Cicerbita uralensis*, *Aegopodium podagraria*, *Dryopteris filix-mas*, *Stellaria nemorum*, *Galium odoratum*, *Pulmonaria obscura*. С небольшим обилием встречаются *Stellaria holostea*, *Lathyrus vernus*, *Oxalis acetosella*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Impatiens noli-tangere* и др. [Водоохранно-защитные..., 2007; Флора и растительность..., 2008; Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 78 видов мохообразных (в том числе 13 печеночников). Группа эпифитов многочисленна, наиболее высокое постоянство отмечено у *Pylaisia polyantha*, *Pseudoleskeella nervosa* и *Dicranum viride*. Выявлены виды-индикаторы старовозрастных широколиственных лесов (*Anomodon longifolius*, *Anomodon viticulosus*, *Frullania bolanderi*, *Lejeunea cavifolia*, *Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, *Leucodon sciuroides*).

Следует отметить, что в сообществах данной ассоциации на стволах деревьев был собран *Hypnum cupressiforme* – вид, который

в Центральной Европе является массовым эпифитом, но на Южном Урале встречается преимущественно на известняках. Комплекс видов, растущих на основаниях стволов и гнилой древесине, также многочислен. Наиболее массовыми видами в нем являются *Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Dicranum montanum*, *Callicladium haldanianum*, *Chiloscyphus profundus*, *Brachythecium salebrosum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Plagiothecium denticulatum*. Из редких видов на гнилой древесине отмечен *Herzogiella seligerii*.

Проективное покрытие напочвенных мхов на большинстве пробных площадей незначительно, лишь в нескольких описаниях, выполненных на Уфимском плато, покрытие напочвенных мхов достигало 25%. Тем не менее количество эпигейных видов, обнаруженных в сообществах ассоциации, довольно велико, в их состав входят бореальные виды (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), неморальные виды (*Plagiomnium cuspidatum*, *Oxyrrhynchium hians*, *Eurhynchium angustirete*), виды, характерные для широколиственно-темнохвойных лесов (*Sciuro-hypnum curtum*, *Rhodobryum roseum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Plagiomnium medium*), горных лесов (*Hylocomiastrum pyrenaicum* и др.). Часто дернины *Plagiomnium cuspidatum* и бореальных мхов покрывают гнилую древесину и камни, выходы которых встречаются в этих сообществах. Кроме того, на камнях встречены *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Tortella tortuosa*, *Pohlia cruda* и другие эпилиты, характерные для известняков.

Ассоциация *Violo collinae-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005 объединяет реликтовые еловые леса с примесью широколиственных пород, описанные по берегам горных рек Белая и Кужа на территории государственного природного заповедника «Шульган-Таш» в Бурзянском районе РБ. Эти сообщества сохранились на небольших участках в нижних частях северных и северо-западных склонов с крутизной 20–60° в зоне контакта широколиственных неморальных и светлохвойных травяных лесов.

Доминирует *Picea obovata*, в небольшом количестве встречаются *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*. В третьем ярусе массово представлены *Picea obovata*, *Tilia cordata*, реже встречаются *Sorbus*

aucuparia, *Padus avium*, *Quercus robur*, *Acer platanoides* и *Ulmus glabra*. Проективное покрытие древесного яруса варьирует от 45 до 80%. Для древостоя характерны неравномерная сомкнутость, небольшие показатели высоты и диаметра стволов деревьев первого яруса (18–25 м и 26–28 см соответственно), что связано с частыми вывалами на крутых склонах. Проективное покрытие кустарникового яруса варьирует от 1% до 20%, высокое постоянство имеют *Rubus idaeus*, *Atragene speciosa*, *Rosa majalis*, *Lonicera xylosteum* и *Daphne mezereum*.

Проективное покрытие травяного яруса составляет 30–70%, снижаясь в зависимости от развитости яруса напочвенных мхов. Доминирует *Carex rhizina*, содоминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Rubus saxatilis* и *Oxalis acetosella*. Высокое постоянство имеют как неморальные (*Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria holostea*, *Asarum europaeum* и др.), так и бореальные виды (*Trientalis europaea*, *Orthilia secunda*, *Maianthemum bifolium* и др.) [Мартыненко и др., 2005; Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 76 видов мохообразных (в том числе 11 печеночников). Эпифитные виды (*Pylaisia polyantha*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Orthotrichum speciosum*, *Neckera pennata*, *Serpoleskea subtilis*, *Homalia trichomanoides*, *Dicranum viride*, *Anomodon longifolius*) имеют невысокое постоянство, в связи с тем, что старые широколиственные деревья представлены в сообществах единично. Группа видов, растущих на основаниях стволов и гнилой древесине, включает *Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Dicranum montanum*, *Callicladium haldanianum*, *Brachythecium salebrosum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Chiloscyphus profundus*, *C. minor*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Platygyrium repens* и др.).

В связи с многочисленными выходами камней в сообществах часто встречаются эпилиты, характерные для известняков (*Eurhynchiastrum pulchellum*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Tortella tortuosa*, *Homomallium incurvatum*), в том числе редкие виды – *Entodon schleicheri* и *Plagiopus oederianus*. Напочвенные мхи обычно покрывают не только подстилку, но и выходы камней и валунов, их проективное покрытие, составляет 20–50%. Преобладают *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Dicranum scoparium*, небольшое обилие, но относительно

высокое постоянство имеют *Plagiomnium cuspidatum*, *Sciurohypnum curtum*, на крутых склонах – *Abietinella abietina*.

Как отмечалось выше, темнохвойные травяные леса подсоюза *Aconito septentrionalis-Piceenion obovatae* распространены в центрально-возвышенной части Южного и Среднего Урала (в диапазоне высот 700–1100 м над ур. м.) в зоне контакта с темнохвойными зеленомошными лесами. Сообщества подсоюза формируются на пологих частях склонов гор и хребтов, на слабозразвитых, хорошо увлажненных почвах, подстилаемых магматическими породами, в суровых климатических условиях, которые не благоприятны для произрастания деревьев широколиственных пород [Мартынченко, 2009]. Изучение бриокомпонента проводилось в сообществах елово-пихтовых травяных лесов ассоциации *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. ex Martynenko et al. 2008, которые были описаны на территории Белорецкого и Учалинского районов РБ (горный массив Иремель, хребты Нары, Кумардак, Машак и Зигальга), а также в Катав-Ивановском районе Челябинской области (табл. 3.5 приложения).

В древесном ярусе доминируют *Picea obovata* и *Abies sibirica*, реже *Larix sukaczewii*, в качестве сопутствующей породы выступает *Betula pubescens*. Проективное покрытие древесного яруса варьирует от 50 до 80%. Ярусность слабо выражена, второй и третий ярусы чаще всего сложены подростом ели и пихты. Для подлеска характерно высокое постоянство *Sorbus aucuparia* (в некоторых сообществах этот вид может достигать второго яруса). Средняя высота древостоя составляет 20–24 м, средний диаметр стволов – 24–28 см. Высота отдельных деревьев может достигать 28–30 м при диаметре 70–80 см. Проективное покрытие кустарникового яруса может сильно изменяться (от 1 до 25%), в зависимости от наличия прогалов в древостое и инсоляции склона. Доминирует *Rubus idaeus*, с высоким постоянством, но небольшим обилием присутствуют *Atragene speciosa* и *Daphne mezereum*, изредка встречается *Lonicera xylostium*.

Проективное покрытие травяного яруса обычно варьирует от 50 до 80%, но на сильно закамненных участках может снижаться до 25–35%. Основное проективное покрытие создают *Oxalis acetosella*, *Dryopteris assimilis* и *Calamagrostis arundinacea*. Обильны *Aconitum septentrionale*, *Rubus saxatilis*, *Cerastium pauciflorum*, *Stellaria bungeana* и иногда *Myosotis sylvatica*.

В сообществах ассоциации выявлено 80 видов мохообразных (в том числе 20 печеночников). Это одна из самых богатых в бриологическом отношении ассоциация лесной растительности Башкортостана. Эпифиты практически отсутствуют. Высоким разнообразием характеризуется группа эпиксильно-эпиризных видов. Наряду с ксеромезофильными видами (*Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Dicranum montanum*, *Callicladium haldanianum* и др.) в сообществах представлены виды, растущие на сырой, хорошо разложившейся древесине (*Tetraphis pellucida*, *Plagiothecium laetum*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Dicranum flagellare*, *Lepidozia reptans*, *Jamesoniella autumnalis*, виды рода *Lophozia* и др.). Среди эпилитов наибольшее постоянство отмечено у *Paraleucobryum longifolium*, растущего как на камнях, так и на гнилой древесине. В основном камни покрыты дернинами мхов, переходящих из лесной подстилки (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и пр.).

Проективное покрытие напочвенных мхов может сильно варьировать (от 1 до 35%) в зависимости от площади выходов камней. Наряду с *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* большое проективное покрытие может создавать *Plagiomnium cuspidatum*, с относительно высоким постоянством встречаются *Hylocomiastrum umbratum*, *H. pyrenaicum*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Sciuro-hypnum curtum*, *Rhodobryum roseum*, *Cirriphyllum piliferum*.

Во всех изученных широколиственно-темнохвойных и темнохвойных травяных лесах союза ***Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*** выявлен 121 вид мохообразных (в том числе 99 видов листостебельных мхов и 22 печеночника). Ведущие семейства: *Brachytheciaceae* (12 видов), *Mniaceae* (10), *Dicranaceae* (9), *Pylaisiaceae* (7), *Amblystegiaceae*, *Hylocomiaceae*, *Polytrichaceae*, *Plagiotheciaceae* (по 6 видов), ведущие роды: *Dicranum* (7 видов), *Plagiomnium* (5), *Barbilophozia*, *Brachythecium* (по 4 вида), *Mnium*, *Polytrichastrum*, *Pseudoleskeella*, *Sciuro-hypnum*, *Chiloscyphus* (по 3 вида).

Для лесов этого типа характерно высокое видовое богатство мохообразных. С небольшим постоянством, но достаточно полно представлен южноуральский комплекс эпифитных видов, разнообразен состав эпиксилитов. Группа эпигейных видов очень многочисленна, включает неморальные, бореальные и гигрофильные виды, харак-

терные для берегов ручьев. Эпилиты в основном представлены кальцефильными видами, типичными для выходов известняков. В сообществах союза выявлены индикаторы старовозрастных лесов, в том числе редкие для Южного Урала виды с дизъюнктивными ареалами (*Iwatzukiella leucotricha*, *Lejeunea cavifolia*, *Plagiomnium confertidens*, *Eurhynchium angustirete*, *Entodon schleicheri*), центры распространения которых лежат как в Центральной Европе, так и в Азии.

Использование коэффициента Жаккара (КЖ) показало, что бриокомпонент широколиственно-темнохвойных лесов имеет высокое сходство с составом мохообразных южноуральских темнохвойных травяно-зеленомошных лесов подсоюза *Atrageno-Piceenion* – КЖ 0.64 (табл. 3, см. с. 112). Также выявлено некоторое сходство с бриокомпонентом черневой тайги Салаира [Писаренко, 1997] – КЖ 0.47.

3.4. Бореальные хвойные леса (класс *VACCINIO-PICEETEA*)

Класс *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 объединяет темнохвойные и светлохвойные леса на бедных кислых почвах, для которых характерно доминирование в напочвенном покрове бореальных мхов, кустарничков и мелкотравья. Эти леса являются зональным типом растительности, покрывают огромные пространства умеренных широт в Европе, Азии и Северной Америке, а также встречаются в горах внетропических областей северного полушария. На территории бывшего СССР ареал темнохвойных лесов охватывает леса северной части Русской равнины, Урала, Западной Сибири и изолированные участки в горных системах Карпат, Кавказа, Средней Азии и Южной Сибири [Растительность..., 1980].

Основными ценозообразователями сообществ бореальных лесов России являются существенно различающиеся по своим экологическим свойствам группа темнохвойных видов (роды *Abies*, *Picea*) и группа светлохвойных видов (роды *Larix*, *Pinus*). Флора травяно-кустарничкового яруса небогата, 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 [Восточноевропейские леса..., 2004]. Бореальные зеленомошные леса отличаются простой структурой ярусов, ослабленным процессом минерализации растительных остатков, накоплением на поверхности почвы большой массы грубогумусной подстилки, слабой аэрацией и избыточным увлажнением почв [Карпов, 1973]. Подстилка в таежных лесах имеет высокую влагоемкость и кислую (рН 4,0–5,4) реакцию среды [Мукатанов, 2002].

В Башкортостане бореальные леса находятся на южной границе ареала. Они занимают значительные площади в центрально-возвышенной части Южного Урала, по тенивым крутым склонам берегов рек проникают в массивы широколиственных лесов западного макросклона и светлых травяных лесов восточного макросклона, а также небольшими участками встречаются в Волжско-Камском междуречье и на северных склонах Уфимского плато, где произрастают в окружении широколиственно-темнохвойных лесов [Мартыанова и др., 2004; Мартыненко, 2009]. По сравнению с равнинными лесами, для южноуральских бореальных лесов характерны: дренированность склонов; более низкие показатели сомкнутости крон, высоты древостоев и проективного покрытия мохового яруса; господство сибирских видов в древесном ярусе и широкое распространение европейских видов в травяном покрове и подлеске; повышенная роль трав, особенно папоротников [Растительность..., 1980].

Основными особенностями условий существования темнохвойных таежных сообществ являются: умеренность летнего тепла (средняя температура июля $+13^{\circ}$ – $+20^{\circ}\text{C}$; температуры, близкие к $+30^{\circ}$ нередки, но продолжительная жара отсутствует); 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 почву 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 [Толмачев, 1954]. Еще одной особенностью темнохвойной тайги является поч-

ти полное отсутствие ветра под пологом древостоя, о чем свидетельствует крайне низкое число ветроопыляемых растений в ее составе [Пономарев, Верещагина, 1973].

По сравнению с темнохвойными лесами экологический режим сосняков характеризуется повышенной аэрацией и освещенностью, а также периодическими пожарами, которым подвержены леса этого типа [Martynenko, 2002]. Поэтому наиболее высокое обилие и постоянство в этих лесах имеют быстро расселяющиеся виды, адаптированные к нарушениям. Перечисленные особенности темнохвойных и светлохвойных таежных лесов отражаются на видовом богатстве и структуре их бриокомпонента.

В системе эколого-флористической классификации растительности разнообразие бореальных лесов европейской части России сводится к двум типам, которые различаются по доминантам, экологии и структуре сообществ. К первому типу относятся мезофитные темнохвойные леса союза *Piceion excelsae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928, которые подразделяются на зеленомошные леса на бедных кислых почвах (подсоюз *Eu-Piceenion* К.-Lund 1981) и зеленомошно-высокотравные леса на более богатых, хорошо увлажненных почвах (подсоюз *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae* Zaugolnova et al. 2009). Второй тип объединяет ксерофитные и мезоксерофитные олиготрофные светлохвойные зеленомошные леса союза *Dicrano-Pinion* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962 [Мартыненко, 2009].

3.4.1. Темнохвойные высокотравно-зеленомошные леса (союз *Piceion excelsae*, подсоюз *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae*)

Изучение бриоценофлор высокотравно-зеленомошных бореальных лесов подсоюза *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae* проводилось в сообществах 4 ассоциаций (фото 6). Бриокомпонент сообществ представлен в табл. 3.6 приложения.

Ассоциация *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov. объединяет зеленомошно-высокотравные пихтово-еловые леса, которые распространены в центрально-возвышенной части Южного Урала на высоте 600–900 м над ур. м. Они формируются на хорошо увлажненных горно-лесных почвах в нижних

и средних частях склонов хребтов различных экспозиций, а также на пологих участках близ вершин хребтов на границе леса и подгольцового редколесья. Для местообитаний сообществ характерны близкое залегание грунтовых вод, выходы ручьев и камней. Сообщества описаны в Белорецком и Учалинском районах РБ на хребтах Нары, Машак, Кумардак, Зигальга, Нургуш и горном массиве Иремель [Флора и растительность..., 2008].

В древостое доминирует *Picea obovata*, содоминирует *Abies sibirica*, меньшее покрытие имеет *Betula pubescens*, единично встречаются *Pinus sylvestris* и *Larix sukaczewii*. В подлеске обычен *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. Средняя высота древостоя составляет 16–20 м, средний диаметр стволов – 24–28 см, отдельные старовозрастные деревья могут достигать высоты 30 м при диаметре стволов 100 см. Ярусность хорошо выражена, в сообществах наблюдается большое количество валежа на разной стадии разложения.

Кустарниковый ярус развит слабо, обычно сформирован *Rubus idaeus* и *Atragene speciosa*. Проективное покрытие кустарникового яруса обычно составляет 1–3%. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса может варьировать от 30 до 90%. В состав травяного яруса входят представители высокотравья (*Dryopteris assimilis*, *Athyrium filix-femina*, *Bistorta major*, *Aconogonon alpinum*, *Calamagrostis obtusata*, *C. arundinacea*, *Aconitum septentrionale* 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.) [Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 95 видов мохообразных (в том числе 17 печеночников). Это самая богатая в бриологическом отношении ассоциация лесной растительности Южного Урала. Эпифитные виды имеют низкое постоянство, т.к. деревья широколиственных пород представлены единично. Тем не менее в сообществах ассоциации наряду с тривиальными видами (*Pylaisia polyantha*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Orthotrichum obtusifolium*) встречены эпифиты, внесенные в Красную книгу мохообразных Европы [Red Data Book..., 1995]: индикаторы старо-

возрастных лесов *Dicranum viride* и *Frullania bolanderi*, а также редкий горно-монтанный вид с дизъюнктивным ареалом, имеющий преимущественно северное пацифическое распространение *Iwatsukiella leucotricha*. На основаниях стволов и гнилой древесине отмечены *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Platygyrium repens*, *Campylidium sommerfeltii*, *Dicranum flagellare*, *D. fragilifolium* и др. С небольшим постоянством представлена многочисленная группа эпилитов, характерных для известняков (*Hypnum cupressiforme*, *Tortella tortuosa*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Isopterygiopsis pulchella*, *Distichium capillaceum* и др.).

Ярус напочвенных мхов хорошо развит, проективное покрытие мхов обычно составляет 60–90%. На участках с многочисленными выходами камней, а также на границе с субальпийским редколесьем покрытие мхов может снижаться до 5–20%. Доминируют типичные таежные 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*, *H. pyrenaicum*, представители рода *Polytrichum*), виды, характерные для хвойно-широколиственных лесов (*Sciuro-hypnum curtum*, *Rhodobryum roseum*, *Plagiomnium cuspidatum*) и переувлажненных местообитаний (*Plagiochila porelloides*, *Aulacomnium palustre*, *Brachythecium rivulare*, *Brachythecium mildeanum*, *Calliergon cordifolium*, представители рода *Sphagnum* и др.).

Высокое разнообразие бриоценофлоры ассоциации можно объяснить тем, что для местообитаний сообществ характерны благоприятный режим увлажнения, сложный микрорельеф, наличие валежа, старовозрастных деревьев и выходов камней, а также слабая степень антропогенной нарушенности.

Ассоциация *Asaro europaei-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 ггов. представляет старовозрастные разнотравно-зеленомошные ельники, которые встречаются по берегам горных рек предгорий и низкогорий Южного Урала среди массивов широколиственных или светлохвойно-широколиственных лесов. Они формируются на хорошо увлажненных, слаборазвитых горно-лесных почвах на крутых (20–50°) склонах преимущественно северной экспозиции. Сообщества описаны на территории Бурзянского, Мелеузовского,

Ишимбайского и Гафурийского районов РБ (по берегам горных рек Белая, Нугуш, Кужа, Урюк и Зилим).

В древостое доминирует *Picea obovata*, с небольшим обилием представлены *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*. Ярусность хорошо выражена. В третьем ярусе наряду с подростом ели встречаются широколиственные породы (*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%. Средняя высота древостоя составляет 20–22 м, средний диаметр стволов – 24–28 см. Проективное покрытие кустарникового яруса варьирует от 1 до 25% в зависимости от наличия просветов в древесном пологе. В кустарниковом ярусе представлены *Rubus idaeus*, *Atragene speciosa*, *Lonicera xylosteum*, *Rosa majalis*, *Chamaecytisus ruthenicus* и *Daphne mezereum*.

Среднее проективное покрытие травяного яруса составляет 25%. Доминирует *Calamagrostis arundinacea*, содоминируют *Rubus saxatilis*, *Carex rhizina*, *C. macroura*. Остальной флористический состав представляет собой сочетание видов таежного мелко-травья (*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* [Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 69 видов мохообразных. Рассеянно встречаются эпифитные виды, характерные для широколиственных деревьев (*Pylaisia polyantha*, *Pseudoleskeella nervosa*), в том числе и виды-индикаторы старовозрастных лесов: *Dicranum viride*, *Anomodon attenuatus*, *Anomodon longifolius*, *Homalia trichomanoides*. В группе видов, растущих на основаниях стволов и гнилой древесине, наиболее высокое постоянство имеют *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*, *Stereodon pallescens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Chiloscyphus profundus*, *C. minor*, *Amblystegium serpens*. Массово встречаются эпилиты, характерные для известьесодержащих пород (*Eurhynchiastrum pulchellum*, *Tortella tortuosa*, *Pohlia cruda*, *Mnium stellare*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Schistidium apocarpum* s.l.).

Проективное покрытие напочвенных мхов может варьировать 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*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum polysetum*), рассеянно встречаются виды, характерные для широколиственных лесов (*Oxypetalum hians*, *Fissidens taxifolius*), хвойно-широколиственных лесов (*Sciuro-hypnum curtum*, *Rhodobryum roseum*) и редколесий (*Abietinella abietina*). Следует отметить, что в сообществах данной ассоциации отмечены *Entodon concinnus* и *E. schleicheri* – редкие виды с дизъюнктивным ареалом, занесенные в Красную книгу мохообразных Европы [Red Data..., 1995] и РБ (Красная книга..., 2011).

Ассоциация *Equiseto scirpoidis-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunova 2004 объединяет травяно-зеленомошные ельники, представленные небольшими участками на Уфимском плато по берегам р. Караидель и Павловского водохранилища. Сообщества формируются на бедных, каменистых, кислых, иногда мерзлотных почвах в средних и нижних частях теневых крутых склонов преимущественно северной экспозиции. Сообщества описаны на территории Караидельского и Нуримановского районов РБ.

В типичных сообществах ассоциации доминирует *Picea obovata* (на мерзлотных почвах ель часто замещается на *Larix sukaczewii*), высокое постоянство имеет *Betula pubescens*. Третий ярус сформирован подростом *Picea obovata*, *Betula pubescens*, *Abies sibirica*, а также взрослыми деревьями *Tilia cordata*. Для подлеска типично присутствие *Sorbus aucuparia*. Проективное покрытие древесного яруса невысокое – 50–60%. Древостой низкопродуктивный, средняя высота деревьев составляет 18–26 м, средний диаметр 20–26 см. Кустарниковый ярус слабо развит, его проективное покрытие составляет не более 5%. Рассеянно встречаются *Lonicera xylosteum*, *L. pallasii*, *Atragene speciosa*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Euonymus verrucosa*, *Ribes nigrum*, *R. spicatum*, *Sambucus sibirica*, *Rubus idaeus*.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 15 до 60%. В нем обычны бореальные виды (*Equisetum scirpoides*, *Goodyera repens*, *Gymnocarpium dryopteris*, *G. robertianum*,

Linnaea borealis, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea*), относительно высокое постоянство имеют редкие виды (*Cypripedium guttatum*, *Cephalanthera rubra*, *Zigadenus sibiricus*, *Calypso bulbosa*).

Бриоценофлора ассоциации насчитывает 62 вида (в том числе 13 печеночников). Эпифиты (*Pylaisia polyantha*, *Dicranum viride* и др.), имеют низкое постоянство, представлены видами, растущими на стволах единичных широколиственных деревьев, проникающих в сообщества из близлежащих широколиственно-темнохвойных лесов.

Комплекс мохообразных, растущих на основаниях стволов и гнилой древесине, разнообразен и представлен *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*, *Stereodon pallescens*, *Callicladium haldanianum*, *Chiloscyphus profundus*, *Tetraphis pellucida*, *Pohlia nutans* и др. Отмечены эпилиты, типичные 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*, *Rhytiadelphus 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 ггов. объединяет приучьевые пихтово-еловые папоротниково-зеленомошные леса, формирующиеся на слабозрелых каменистых влажных почвах на крутых (30–45°) северных склонах по берегам горных рек в центрально-возвышенной части Южного Урала. Сообщества описаны в долинах рек Малый Инзер и Нарка в юго-западной части Южно-Уральского государственного природного заповедника на территории Белорецкого района РБ.

В древесном ярусе доминирует *Picea obovata*, содоминирует *Abies sibirica*, с невысоким обилием представлены *Betula pubescens*, *Larix sukazhewii* и *Pinus sylvestris*. Ярусность хорошо выражена. Во втором и третьем ярусах пихта преобладает над елью, подрост светлохвойных пород и подлесок отсутствуют. Средняя высота древостоя составляет 24–26 м, средний диаметр стволов – 24 см. Встречаются отдельные старовозрастные деревья высотой до 30 м и диаметром 70 см. Обычны вывалы, наблюдается много

валежа на разной стадии разложения. Кустарниковый ярус слабо развит, его проективное покрытие не превышает 5%. Наиболее часто встречаются *Rubus idaeus*, *Atragene speciosa*, *Lonicera xylosteum* и *Daphne mezereum*.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 50 до 70%, в зависимости от площади выходов камней. Состав яруса полидоминантный, большое покрытие имеют представители высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata*, *Diplazium sibiricum*), обильны мелкие папоротники, таежное мелкотравье и подтаежные виды (*Cerastium pauciflorum*, *Carex rhizina* и др.), высокое постоянство имеют *Athyrium filix-femina*, *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. obtusata*.

В сообществах ассоциации выявлено 64 вида мохообразных (в том числе 10 печеночников). Эпифиты практически отсутствуют, что связано с отсутствием деревьев широколиственных пород. К группе видов, растущих на основаниях стволов и гнилой древесине, относится около 40% бриоценофлоры ассоциации: *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Lepidozia reptans* и др. Разнообразие эпилитов высокое, но с относительно большим постоянством встречаются только *Paraleucobryum longifolium* и *Pohlia cruda* (последний вид часто растет на слое мелкозема, покрывающего известняк).

Проективное покрытие 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 *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Thuidium assimile*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, виды, характерные для хвойно-широколиственных лесов (*Sciuro-hypnum curtum*, *Atrichum undulatum*, *Rhodobryum roseum*, *Cirriphyllum piliferum*), а также типичный обитатель приручьевых лесов *Plagiochila porelloides*. В связи с тем, что изучение ценофлоры 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.

Во всех изученных высокотравно-зеленомошных темнохвойных лесах подсоюза *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae* выявлено

124 вида мохообразных (104 вида листостебельных мхов и 20 печеночников). Ведущие семейства: *Dicranaceae*, *Brachytheciaceae* (по 11 видов), *Mniaceae* (10), *Amblystegiaceae*, *Pylaisiaceae* (по 7 видов), *Polytrichaceae*, *Hylocomiaceae*, *Sphagnaceae* (по 6 видов), *Plagiotheciaceae* (5), *Bryaceae* (4). Ведущие роды *Dicranum* (10), *Sphagnum* (6), *Brachythecium*, *Plagiomnium* (по 4 вида), *Bryum*, *Sciuro-hypnum*, *Mnium* (по 3 вида).

Темнохвойные зеленомошно-высокотравные леса, по сравнению с зеленомошно-кустарничковыми типами, характеризуются более 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 образуются окна возобновления, определяющие мозаичность светового режима в напочвенном покрове. Достаточно часто присутствует валеж на разных стадиях разложения [Заугольнова и др., 2009]. Очевидно, что совокупность перечисленных факторов, а также наличие многочисленных выходов камней способствует высокому разнообразию мохообразных всех субстратных групп. Наиболее высоким сходством к бриокомпоненту темнохвойных высокотравно-зеленомошных лесов подсоюза *Atrageno sibiricae-Piceion obovatae* характеризуется состав мохообразных широколиственно-темнохвойных и темнохвойных неморальнотравных лесов союза *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* (коэффициент Жаккара 0.64). Сообщества этих двух синтаксонов являются самыми богатыми в бриологическом отношении типами лесной растительности Башкортостана (табл. 2, 3, см. с. 109, 112).

3.4.2. Темнохвойные зеленомошные леса (союз *Piceion excelsae*, подсоюз *Eu-Piceion*)

К подсоюзу *Eu-Piceion* относятся сообщества одной ассоциации *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* (Caj.) K.-Lund 1962, которая объединяет европейские еловые и сосново-еловые кустарничково-зеленомошные леса, формирующиеся на дерново-подзолистых, сырых, кислых и бедных азотом почвах на обширной площади – от Скандинавии до севера европейской части России. В Башкор-

тостане представлен горный аналог данной ассоциации, которая объединяет 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. Сообщества описаны на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника в Белорецком районе РБ (фото 7). Бриокомпонент сообществ представлен в табл. 3.6 приложения.

Проективное покрытие древесного яруса довольно высокое – от 60 до 80%, на каменистых участках снижается до 50%. Деревья невысокие, со сбежистыми стволами. Средняя высота древостоя составляет 18 м, при среднем диаметре стволов 22 см. В древесном ярусе обычно доминирует *Picea obovata*, содоминирует *Abies sibirica*, реже – *Pinus sylvestris*, что, вероятно, связано с пирогенной динамикой этих лесов. Небольшое покрытие имеют *Betula pubescens* и *Larix sukaczewii*. В третьем ярусе практически всегда имеется *Sorbus aucuparia* и подрост темнохвойных пород. Кустарниковый ярус практически не развит.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 15 до 70%, в зависимости от обилия напочвенных мхов. Доминирует *Vaccinium myrtillus*, содоминируют *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*. Высокое постоянство имеют виды таежного мелкотравья и виды травяных гемибореальных лесов: *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea* [Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 70 видов мохообразных. Эпифитный комплекс практически отсутствует. На основаниях стволов и гнилой древесине отмечено около 30 видов, т.е. более 40% выявленной бриоценофлоры. Наиболее часто встречаются *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Plagiothecium laetum*, *Stereodon pallescens*. На сильно разложившейся гнилой древесине обычны печеночники (*Blepharostoma trichophyllum*, *Chiloscyphus profundus*, *C. minor*, *Lepidozia reptans*, *Lophoziaopsis longidens* и др.).

В местообитаниях сообществ имеются многочисленные выходы камней, но, несмотря на это, облигатных эпилитов 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*, который также часто встречается на основаниях стволов и гнилой древесине. Ярус напочвенных мхов хорошо развит, его проективное покрытие обычно составляет 60–80%, на каменистых участках может снижаться до 30–40%, а в местах сильного разрастания черники – до 10%. Доминируют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Ptilium crista-castrensis*, иногда – *Hylocomiastrum umbratum*. Горный характер сообществ подчеркивает присутствие *Hylocomiastrum umbratum*, *H. pyrenaicum*, *Barbilophozia hatcheri*, *Barbilophozia lycopodioides*, а также представителей семейства *Polytrichaceae*.

В южноуральских зеленомошных пихтово-еловых лесах подсоюза ***Eu-Piceenion*** выявлено 69 видов мохообразных (в том числе 55 листостебельных мхов и 14 печеночников). Ведущие семейства: *Dicranaceae* (10 видов), *Polytrichaceae* (8), *Brachytheciaceae* (6), *Hylocomiaceae* (5), *Pyloisiaceae* (4). Ведущие роды: *Dicranum* (8 видов), *Sciuro-hypnum*, *Polytrichum* (по 4 вида), *Barbilophozia*, *Lophozia*, *Plagiothecium*, *Polytrichastrum* (по 3 вида).

Бриоценофлора южноуральских горно-таежных сообществ очень своеобразна. Сходство бриокомпонента ельников-зеленомошников с составом бриофитов других южноуральских типов леса невысоко – только при сравнении с сосняками-зеленомошниками и темнохвойными высокотравно-зеленомошными лесами коэффициент Жаккара достиг значения 0.40 (табл. 3, см. с. 112). Также оказался низок уровень сходства с зеленомошными еловыми лесами других регионов России. От бриоценофлор еловых лесов северо-запада и северо-востока европейской части России [Дегтева и др., 2001; Курбагова, 2002; Maksimov et al., 2003] южноуральские сообщества отличаются слабой представленностью сфагновых мхов (за исключением *Sphagnum capillifolium*), печеночников (особенно из родов *Scapania*, *Calypogeia*, *Cephalozia*), а также присутствием видов, характерных для широколиственных и хвойно-широколиственных лесов (*Anomodon longifolius*, *Frullania bolanderi*, *Dicranum viride*, *Callicladium haldanianum*, *Platygyrium repens* и др.). Кроме того, в южноуральских сообществах лучше представлены кальцефильные эпилиты: *Tortella tortuosa*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*,

Campyliadelphus chrysophyllus, *Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule* и др. Леса этого типа имеют исключительно важное природоохранное значение, что также подтверждается данными по сосудистым растениям [Мартыненко, 2009; Мартыненко и др., 2015].

3.4.3. Сосновые зеленомошные и травяно-зеленомошные леса (союз *Dicrano-Pinion*)

На европейской части России сосновые леса занимают значительные площади и встречаются в различных ботанико-географических областях: от лесотундры до степи. Экологический ареал сосны также необычайно широк: она растет на почвах разного типа (от подзолов до серых лесных), механического состава (от глин до мощных песков) и в условиях разной увлажненности (от гранитных скал до болот). Лучше всего сосна развивается на богатых суглинистых почвах, однако безраздельно господствовать ей удастся только в крайних условиях существования – на мощных песчаных отложениях и участках с верховым типом заболачивания [Рысин, 1975; Растительность..., 1980].

В Башкортостане сосновые зеленомошные и травяно-зеленомошные леса, входящие в союз *Dicrano-Pinion* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962 (фото 8), представлены равнинными и горными сообществами, которые имеют существенные различия как в экологическом режиме местообитаний, так и во флористическом составе [Баишева, Мартыненко, 2015]. Бриокомпонент сообществ представлен в табл. 3.7 приложения.

Равнинные сосняки-зеленомошники, близкие по флористическому составу к восточноевропейским сосновым лесам, формируются на бедных песчаных и супесчаных почвах на северо-западе республики, в Волжско-Камском междуречье. В РБ леса этого типа растут на южной и юго-восточной границах ареала, поэтому в их составе обеднен блок видов, типичных для европейских сосняков-зеленомошников, но встречаются виды, проникающие из пограничных широколиственных и хвойно-широколиственных сообществ. Эти сообщества относятся к подсоюзу *Dicrano-Pinenion* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962, представленному двумя ассоциациями.

Ассоциация *Antennario dioicae-Pinetum sylvestris* Solomeshch et al. 1992 объединяет сообщества разнотравно-зеленомошных

ксеромезофитных сосняков, приуроченных к выровненным участкам или слабо покатым склонам древних надпойменных террас рек Белой и Камы. Сообщества описаны в Краснокамском и Дюртюлинском районах РБ [Соломещ и др., 1992].

Среднее проективное покрытие древостоя составляет 50%. В первом ярусе доминирует *Pinus sylvestris*, невысокое постоянство имеют *Betula pendula* и *Picea obovata*, в виде единичных экземпляров встречается *Abies sibirica*. Древостой средней продуктивности, средняя высота – 18–20 м. Ярусность хорошо выражена. Во втором и третьем ярусах представлены те же породы, что и в первом ярусе, также с небольшим покрытием встречаются *Tilia cordata* и *Quercus robur*. В подлеске обычны *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Viburnum opulus*. Кустарниковый ярус имеет небольшое проективное покрытие – 3–5%, но его флористический состав очень богат. Довольно высокое постоянство имеют *Frangula alnus*, *Euonymus verrucosa*, *Sambucus sibirica*, *Juniperus communis*, *Lonicera xylosteum*, *Rubus idaeus*, *Rosa glabrifolia*, *Chamaecytisus ruthenicus*, реже встречаются *Corylus avellana*, *Daphne mezereum* и *Rosa majalis*.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 45–50%. Высокое обилие имеют *Pteridium aquilinum*, *Orthilia secunda*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis*. Флористический состав разнообразен и включает в себя бореальные (*Antennaria dioica*, *Chimaphila umbellata*, *Maianthemum bifolium* и др.), лугово-опушечные (*Sanguisorba officinalis*, *Galium boreale*, *G. mollugo* и др.) и синантропные (*Prunella vulgaris*, *Taraxacum officinale*, *Coryza canadensis* и др.) виды.

В сообществах ассоциации выявлено 27 видов мохообразных. Эпифиты и эпилиты практически отсутствуют. Наиболее высокое постоянство имеют напочвенные виды и виды, растущие на основаниях стволов и гнилой древесине: *Pohlia nutans* (вид, также растущий на почвенных обнажениях), *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Stereodon pallescens*, *Chiloscyphus profundus*, часто эти виды поселяются также на выступающих корнях сосен. Эпигейный комплекс своеобразен и характеризуется сочетанием вида открытых, хорошо освещенных местообитаний *Rhytidium rugosum*, представителей темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесов (*Sciuro-hypnum curtum*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium*

schreberi, *Dicranum scoparium* и др.), а также характерного для песчаных почв *Polytrichum juniperinum*. Такое сочетание, с одной стороны, отражает положение ассоциации в подзоне хвойно-широколиственных лесов, с другой – подчеркивает длительное существование в данных местообитаниях сосновых лесов с разреженным пологом.

Ассоциация *Cladonio arbusculae-Pinetum sylvestris* (Саж. 1921) К.-Lund 1967 объединяет мохово-лишайниковые сосняки на бедных сухих почвах. На территории республики это очень редкий тип лесной растительности, который встречается в Башкирском Предуралье на исключительно бедных песчаных почвах в Камско-Бельском междуречье и на Южном Урале на горно-лесных слабо развитых почвах крутых дренированных склонов гор и хребтов в долинах горных рек. Сообщества описаны на территории Белорецкого и Краснокамского районов РБ [Соломещ и др., 1992; Флора и растительность..., 2008].

Древостой низкопродуктивный, разреженный, средняя высота деревьев составляет 8–15 м. Доминирует *Pinus sylvestris*, высокое постоянство имеет *Betula pendula*. В нижних ярусах встречается подрост *Picea obovata* и *Betula pendula*, а также единичные экземпляры *Acer platanoides*, *Betula pubescens* и *Quercus robur*. Кустарниковый ярус слабо развит, представлен небольшими экземплярами *Chamaecytisus ruthenicus*, единично встречаются *Caragana frutex*, *Rubus idaeus*, *Cotoneaster melanocarpus* и *Rosa glabrifolia*.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса низкое – 1–5(20)%. Преобладают виды гемибореальных сосново-мелколиственных лесов (*Calamagrostis arundinacea*, *Hieracium umbellatum*, *Solidago virgaurea*, *Silene nutans*), обычны бореальные виды (*Vaccinium vitis-idaea*, *Antennaria dioica*, *Melampyrum pratense*), степные виды и петрофиты (*Poa transbaicalica*, *Dianthus versicolor*, *Aizopsis hybrida*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Veronica spicata*, *Viola rupestris*, *Polypodium vulgare*, *Woodsia ilvensis* и др.). Бедность и сухость почв благоприятны для эпигейных лишайников (*Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*, *C. alpina*, *C. amaurocraea*), покрытие которых может достигать 85% [Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 38 видов мохообразных. Эпифиты практически отсутствуют. На гнилой древесине и основаниях стволов представлены *Dicranum montanum*, *Ptilidium*

pulcherrimum, *Stereodon pallescens*, *Brachythecium salebrosus*, *Platygyrium repens*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus* (последние два вида часто встречаются на почве, иногда на камнях). На скальных выходах отмечены *Paraleucobryum longifolium*, *Hedwigia ciliata*, *Dicranum spadicum* и др. В напочвенном покрове высокое постоянство имеют бореальные виды *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Pleurozium schreberi*, а также *Polytrichum juniperinum* и *P. piliferum*.

Южноуральские горные зеленомошные сосновые леса подсоюза ***Brachypodio pinnatae-Pinenion sylvestris*** Martynenko 2009 prov. существенно отличаются по флористическому составу от равнинных сосняков Башкирского Предуралья. Они являются переходными сообществами от европейских олиготрофных сосново-зеленомошных лесов к гемибореальным светлохвойным травяным лесам сибирского типа. Это ксерофитные и ксеромезофитные травяно-зеленомошные сосновые и лиственнично-сосновые леса, распространенные на горно-лесных, светло-серых и серых супесчаных и суглинистых оподзоленных почвах и граничащие с травяными сосновыми, сосново-лиственничными и березово-сосновыми лесами. В силу экотонной природы сообщества подсоюза имеют высокое видовое богатство [Мартыненко, 2009; Широких и др., 2013].

Бриокомпонент горных травяно-зеленомошных лесов подсоюза ***Brachypodio-Pinenion*** был изучен в сообществах 4 ассоциаций.

Ассоциация ***Violo rupestris-Pinetum sylvestris*** Martynenko et al. 2003 объединяет ксерофитные лиственнично-сосновые зеленомошные леса Южного Урала, формирующиеся на слаборазвитых грубоскелетных каменистых почвах. Сообщества описаны на склонах хребта Южный Крак на территории Башкирского заповедника в Бурзянском районе РБ [Мартыненко и др., 2003].

Среднее проективное покрытие древесного яруса составляет 50%. Древостой низкопродуктивный. В первом ярусе доминирует *Pinus sylvestris*, содоминантом является *Larix sukaczewii*. Во втором и третьем ярусах, кроме *Pinus sylvestris* и *Larix sukaczewii*, имеются небольшие экземпляры *Betula pendula*. Проективное покрытие кустарникового яруса не превышает 1–2%, единично встречаются *Chamaecytisus ruthenicus* и *Juniperus communis*.

Проективное покрытие травяного яруса варьирует от 15 до 35%. Доминирует *Calamagrostis arundinacea*, содоминируют *Vacci-*

niium myrtillus, *Rubus saxatilis* и *Brachypodium pinnatum*. С высоким постоянством встречаются виды светлохвойных травяных лесов, а также характерные для горных степей петрофиты: *Festuca rupicola*, *Viola rupestris*, *Galium ruthenicum*, *Dianthus versicolor*, *Viscaria viscosa*, *Filipendula vulgaris*.

В сообществах ассоциации выявлено 32 вида мохообразных. Эпифиты отсутствуют. На гнилой древесине и основаниях стволов отмечены *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Stereodon pallescens* и др. малоспецифичные виды. Валуны и выходы горных пород обычно полностью покрыты бореальными мхами. Покрытие напочвенных мхов может достигать 95%. Основным доминантом является *Pleurozium schreberi*, с высоким постоянством и обилием отмечены *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Hylocomium splendens*.

Ассоциация ***Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris*** Martynenko et al. 2003 представляет широко распространенные травяно-зеленомошные сосновые леса Южного Урала, формирующиеся на слабозрелых горно-лесных супесчаных почвах в средних и нижних частях северных склонов. Сообщества описаны в Башкирском государственном природном заповеднике в Бурзянском районе РБ, а также на склонах берегов горных рек в Белорецком, Учалинском и Кугарчинском районах РБ.

Проективное покрытие древесного яруса варьирует от 45 до 70%. Доминирует *Pinus sylvestris*, могут присутствовать *Betula pendula* и *Larix sukaczewii*. В подлеске высокое постоянство имеет *Sorbus aucuparia*. Древостой средней продуктивности. Кустарниковый ярус слабо развит.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса может изменяться от 20 до 60%, в зависимости от покрытия напочвенных мхов. Доминируют *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*. С небольшим покрытием, но высоким постоянством в травостое присутствуют *Angelica sylvestris*, *Heracleum sibiricum*, *Geranium sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Bistorta major*, *Viola mirabilis*, *Aegopodium podagraria*, *Cirsium heterophyllum* и др. [Мартыненко и др., 2003; Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 54 вида мохообразных. Эпифиты практически отсутствуют. На основаниях стволов и гнилой древесине отмечены *Ptilidium pulcherrimum*, *Dicranum*

montanum, *Stereodon pallescens*, *Dicranum flagellare* и др. Выходы камней в сообществах немногочисленны, поэтому эпилиты (*Grimmia longirostris*, *Hedwigia ciliata* и др.) встречаются единично. Высокое постоянство отмечено только у эпигейных видов. Проективное покрытие мохового яруса может изменяться от 10 до 95%, в среднем составляя 50%. В напочвенном покрове доминирует *Pleurozium schreberi*, с высоким обилием отмечены *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*. В связи с тем, что сообщества находятся в зоне контакта с другими типами лесной растительности, в них часто присутствуют виды, характерные для широколиственно-темнохвойных лесов, но все они, кроме *Rhodobryum roseum*, имеют низкое постоянство.

Ассоциация *Seseli krylovii-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2008 объединяет сосновые зеленомошные леса центрально-возвышенной части Южного Урала, формирующиеся на бедных, слабо развитых и дренированных почвах южных и юго-восточных склонов гор и хребтов. Сообщества описаны на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника и прилегающих к его границам участках в Белорецком районе РБ [Флора и растительность..., 2008].

Среднее проективное покрытие древесного яруса составляет 55%. Древостой средней и низкой продуктивности, средняя высота деревьев – 15–20 м, средний диаметр стволов – 24 см. Отмечены отдельные деревья высотой 26 м и диаметром стволов 60 см. Доминирует *Pinus sylvestris*, содоминируют *Betula pubescens* и *B. pendula*, встречаются *Abies sibirica* и *Picea obovata*. В третьем ярусе отмечены *Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Padus avium*, *Salix caprea* и *Sorbus aucuparia*. Флористическое богатство древесного яруса связано с тем, что сообщества ассоциации граничат с массивами хвойно-широколиственных и темнохвойных лесов. Кустарниковый ярус практически не развит, в его составе рассеянно встречаются *Rosa majalis*, *Lonicera xylosteum*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Cotoneaster melanocarpus* и *Rubus idaeus*.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 45%. Доминируют *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis*, иногда содоминируют *Vaccinium vitis-idaea* и *Brachypodium pinnatum*. С высоким постоянством встре-

чаются *Viola collina*, *Adenophora lilifolia*, *Carex macroura*, *Digitalis grandiflora*, *Hieracium umbellatum*, *Seseli krylovii*, *Silene nutans*, *Pulmonaria mollis* и др. [Флора и растительность..., 2008; Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 32 вида мохообразных. Эпифиты отсутствуют. Наиболее часто встречаются: на основаниях стволов берез и гнилой древесине – *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, на гнилой древесине – *Dicranum flagellare*, в напочвенном покрове – *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, на камнях – *Paraleucobryum longifolium*. Остальные виды имеют низкое постоянство и более характерны для окружающих сообществ широколиственно-темнохвойных лесов. Проективное покрытие мхов обычно составляет 60–90%, при развитом ярусе черники может снижаться до 40%.

Ассоциация ***Zigadeno sibiricae-Pinetum sylvestris*** Martynenko et Zhigunova 2004 объединяет ксеромезофитные реликтовые сосновые и березово-сосновые зеленомошные леса Уфимского плато. Они приурочены к слаборазвитым почвам с выходами карбонатных пород и занимают значительные площади на крутых склонах южной, западной, реже – восточной экспозиции в долине р. Уфы. Сообщества описаны на территории Караидельского и Аскинского районов РБ.

Среднее проективное покрытие древесного яруса 65%. Доминирует *Pinus sylvestris*, содоминантами могут быть *Betula pendula* и *Betula pubescens*. Во втором и третьем ярусах представлены *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*, а также *Sorbus aucuparia* и подрост широколиственных пород. Кустарниковый ярус развит слабо, высокое постоянство имеют *Chamaecytisus ruthenicus*, *Frangula alnus*, *Euonymus verrucosa*, *Atragene speciosa*, *Lonicera xylosteum*, *Rosa majalis*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Cerasus fruticosa*, *Caragana frutex*.

Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 25%. Высокое покрытие могут иметь *Rubus saxatilis*, *Gymnocarpium robertianum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex alba*, *C. rhizina*, *Equisetum scirpoides*, *Orthilia secunda*. Совместно с бореальными видами в травостое присутствуют неморальные виды (*Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*

и др.), а также виды гемибореальных лесов (*Viola collina*, *Lupinaster pentaphyllus*, *Pleurospermum uralense* и др.).

В сообществах ассоциации выявлено 46 видов мохообразных. На коре широколиственных деревьев отмечены *Dicranum viride*, *Anomodon viticulosus* и *Orthotrichum speciosum*. На основаниях стволов и гнилой древесине с высоким постоянством встречаются *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Callicladium haldanianum* и др. Среди эпилитов часто встречается *Campyliadelphus chrysophyllus*. Проективное покрытие бореальных напочвенных мхов сильно варьирует (от 10 до 90%) в зависимости от развитости травяно-кустарничкового яруса. Доминируют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, меньшее покрытие образуют *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Ptilium crista-castrensis*.

Сравнение бриокомпонента равнинных и горных сосняков-зеленомошников РБ показало, что разнообразие бриофитов в горных сообществах гораздо выше, в основном за счет эпилитов, а также арктобореально-монтанных видов, имеющих более северное по отношению к РБ распространение (*Lophozia longidens*, *Hylocomiastrum pyrenaicum* и др.). В целом бриоценофлоры горных сосняков богаче бриоценофлор равнинных сообществ почти в 2 раза – по видовому составу и количеству родов, в 1,6 раза – по количеству семейств.

В южноуральских сообществах зеленомошных и травяно-зеленомошных сосновых лесов союза ***Dicrano-Pinion*** выявлен 91 вид мохообразных (79 листостебельных мхов и 12 печеночников). Ведущими семействами являются: *Dicranaceae* (11 видов), *Brachytheciaceae* (10), *Hylocomiaceae* (5), *Pylaisiaceae* (5), *Polytrichaceae*, *Bryaceae*, *Grimmiaceae*, *Amblystegiaceae*, *Mniaceae* (по 4 вида). Ведущие роды: *Dicranum* (9 видов), *Sciuro-hypnum* (4), *Polytrichum*, *Bryum*, *Plagiomnium* (по 3 вида).

Использование коэффициента Жаккара (КЖ) выявило повышенное сходство бриокомпонента лесов союза ***Dicrano-Pinion*** с составом мохообразных широколиственно-темнохвойных лесов союза ***Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*** (КЖ 0.49), а также всех других лесов с участием сосны – КЖ 0.48–0.55 (табл. 3, см. с. 112). Сравнение с данными по другим регионам показало сходство (КЖ 0.44) с бриокомпонентом зеленомошных и травяных сосняков Ульяновской области [Мордвинов, Благовещенский, 1995].

Как уже отмечалось, для сосновых лесов региона характерны периодические пожары, которые являются важным фактором возобновления лесов этого типа [Martynenko, 2002]. Видимо, с этой особенностью связана очень слабая представленность в сосняках редких видов, имеющих ограниченные способности к расселению. В обследованных сообществах выявлен только 1 вид, внесенный в Красную книгу РБ [Красная книга..., 2011] – *Dicranum viride*, который изредка встречается на стволах единичных деревьев *Tilia cordata* в реликтовых сосняках Уфимского плато.

3.5. Светлохвойные и светлохвойно-мелколиственные травяные леса (класс *BRACHYPODIO-BETULETEA*)

В связи с усилением континентальности климата темнохвойные горно-таежные леса на восточном макросклоне Южного Урала замещаются на леса класса *Brachypodio-Betuletea* Ермаков, Korolyuk et Lashchinsky 1991. Класс объединяет гемибореальные светлохвойные, мелколиственно-светлохвойные и мелколиственные травяные леса Южной Сибири и Южного Урала. На Южном Урале проходит западная граница распространения этих лесов, небольшие массивы которых встречаются на западном макросклоне Южного Урала и в Башкирском Предуралье, где они проникают в зону широколиственных лесов по инсолируемым склонам в долинах горных рек. В отличие от североευропейских сосняков, растущих на бедных песчаных почвах, южноуральские гемибореальные леса формируются на почвах, различающихся как по богатству, так и по составу материнских пород [Горчаковский, 1966; Растительность..., 1980]. В древесном ярусе этих лесов доминируют сосна, лиственница, береза или осина. Невысокая сомкнутость древесного яруса способствует развитию богатого и флористически разнообразного травяного покрова, в котором важную роль играют светолюбивые мезофильные и ксеромезофильные виды, типичные для растительности лугов, лесных опушек и степей. Характерной чертой этих лесов является слабая представленность таежных кустарничков и мелкотравья и низкое обилие бореальных напочвенных мхов, типичных для сообществ таежных зеленомошных лесов [Ermakov et al., 2000; Ермаков, 2003].

Сообщества класса *Brachypodio-Betuletea* формируются на склонах разных экспозиций, в местообитаниях, сильно варьирующих по условиям увлажнения, плодородия и аэрации почв [Ермаков, 2003; Мартыненко, 2009]. Наиболее общими чертами, определяющими влияние этих лесных сообществ на их бриокомпонент, являются: высокая степень освещенности и аэрации, слабая представленность деревьев широколиственных пород, высокое проективное покрытие травяного яруса, препятствующее развитию напочвенных мхов. Перечисленные особенности не слишком благоприятны для развития мохообразных, которые в данных сообществах в основном представлены видами, растущими на основаниях стволов и гнилой древесине.

3.5.1. Остепненные сосновые и сосново-лиственничные леса (союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*)

Союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris* Solomeshch et al. 2002 объединяет остепненные сосновые и сосново-лиственничные леса Южного Урала с подлеском из степных кустарников и участием в травяном ярусе лугово-степных, степных и петрофитных видов [Соломещ и др., 2002]. Небольшие участки этих лесов формируются на крутых склонах гор и осыпях (фото 9), в зоне контакта с лесами других типов, из которых в их состав могут проникать бореальные или неморальные виды. Бриокомпонент сообществ представлен в табл. 3.8 приложения.

Ассоциация *Carici caryophylleae-Pinetum sylvestris* Martynenko in Ермаков et al. 2000 объединяет горные остепненные сосново-лиственничные леса, формирующиеся в верхних частях крутых склонов южной экспозиции и образующих верхнюю границу леса на высоте 600–900 м над ур. м. в горном массиве Южный Крака на территории Башкирского государственного природного заповедника в Бурзянском районе РБ.

Сообщества формируются в условиях, неблагоприятных для существования лесной растительности: для их местообитаний характерны слабо развитые каменистые почвы, недостаток влаги, интенсивная освещенность. Это редкостойные низкопродуктивные леса, в которых деревья имеют сильно сбежистые кривые стволы. Доминируют *Pinus sylvestris* и *Larix sukaczewii*, изредка встречается *Betula*

pendula. Среднее проективное покрытие древостоя составляет 40%, средняя высота деревьев – 12–14 м, диаметр стволов – 24–28 см. Проективное покрытие кустарникового яруса варьирует от 1 до 15%, преобладают *Caragana frutex* и *Chamaecytisus ruthenicus*, с невысоким обилием встречается *Cerasus fruticosa*.

Проективное покрытие травяного яруса варьирует от 15 до 35%, видовое богатство высокое (до 80 видов в описании), что связано с экотонным характером сообществ, которые в верхних частях склонов граничат с горными степями, а ниже – переходят в травяные сосново-лиственничные леса. Доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Festuca rupicola*, *Rubus saxatilis* и *Pulsatilla patens*. Высокое постоянство имеют луговые и лугово-степные виды *Aconogonon alpinum*, *Galium ruthenicum*, *Viola rupestris*, *Origanum vulgare*, *Veronica spicata*, *Carex caryophyllea* и др. Лесные виды часто представлены угнетенными особями [Мартыненко и др., 2003; Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации отмечено 43 вида мохообразных. В средних частях стволов деревьев мхи почти не встречаются. Развитию эпифитов препятствуют условия обитания – отсутствие деревьев широколиственных пород, разреженный древостой, интенсивная инсоляция и засушливые ветра летом, а также опасность вымерзания зимой, т.к. на вершинах хребтов снежный покров очень незначительный из-за того, что снег часто сдувается ветром. Эпилитный комплекс также представлен слабо, потому что массив Южный Крака сложен перидотитами и дунитами, которые не способны долго сохранять влагу, подобно известнякам. Основу бриоценофлоры ассоциации составляют эпиксильно-эпиризные виды. На гнилой древесине, основаниях стволов берез и выступающих корнях сосен обычны *Sanionia uncinata*, *Stereodon pallescens*, *Dicranum montanum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Pohlia nutans*. Бореальные виды (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum*), а также *Ceratodon purpureus* и *Dicranum fuscescens*, обычно растущие на почве, в сообществах данной ассоциации чаще встречаются на валеже.

К ассоциации *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris* Solomeshch et al. 2002 отнесены остепненные сосновые леса, формирующиеся на горно-лесных щебнистых слаборазвитых почвах на крутых обрывистых южных склонах гор и хребтов в диапазоне высот 400–600 м. над ур. м. [Соломещ и др., 2002]. Сообщества описаны на западном

макросклоне Южного Урала и в Башкирском Предуралье (в верховьях р. Белая, долинах горных рек Инзер, Нугуш, Зилим, Ик и по берегам Павловского водохранилища), на территории Бурзянского, Мелеузовского, Кугарчинского, Белорецкого, Гафурийского, Караидельского и Белебеевского районов РБ.

Древесный ярус разреженный, низкопродуктивный, проективное покрытие составляет 45%, стволы сильно сбежистые, средняя высота деревьев – 13–14 м, диаметр – 20–24 см. Древостой образован *Pinus sylvestris*, с небольшим участием *Betula pendula*, в третьем ярусе высокое постоянство имеет *Sorbus aucuparia*. Виды широколиственных пород (*Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*) рассеянно встречаются во втором и третьем ярусах древостоя, но практически никогда не достигают первого яруса. Кустарниковый ярус хорошо развит, его проективное покрытие может достигать 20–30%. Высокое обилие имеет *Caragana frutex*, с большим постоянством встречаются *Cerasus fruticosa*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Cotoneaster melanocarpus* и *Rosa majalis*. Травяной ярус слабо развит, часто имеет куртинный характер, его проективное покрытие варьирует от 15 до 70%. Доминантами являются *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea* и *Carex rhizina*. Высокое постоянство имеют виды гемибореальных травяных лесов (*Brachypodium pinnatum*, *Hieracium umbellatum*, *Viola collina* и др.), лугово-степные и степные виды (*Polygonatum odoratum*, *Origanum vulgare*, *Lathyrus pisiformis*, *Achillea millefolium*, *Centaurea sibirica* и др.), а также петрофиты (*Aizopsis hybrida*, *Dianthus versicolor*, *Thalictrum foetidum* и др.) [Соломещ и др., 2002; Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации отмечено 77 видов мохообразных. Эпифитно-эпиксильный комплекс разнообразен, чаще представлен *Pylaisia polyantha*, рассеянно встречаются виды, характерные для деревьев широколиственных пород: *Leucodon sciuroides*, *Anomodon longifolius*, *A. viticulosus*, *Dicranum viride*. На основаниях стволов и гнилой древесине высокое постоянство имеют *Stereodon pallescens*, *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Brachythecium salebrosum*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Platygyrium repens* (последние два вида часто встречаются и в средних частях стволов широколиственных деревьев). Отмечены эпилиты, характерные для выходов известняков: *Tortella tortuosa*, *Ditrichum flexicaule*, *Schistidium apocarpum* s.l., *Hypnum cupressiforme*.

В пределах ассоциации разнообразие сообществ отражено 3 субассоциациями и 3 вариантами. В зависимости от условий произрастания и развитости травяного яруса в напочвенном покрове разных типов сообществ наблюдается преобладание бореальных видов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum polysetum*) или степных видов (*Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*, *Rhytidium rugosum*). В большинстве описаний покрытие напочвенных мхов незначительное – 1–2 (5%), но на обрывистых склонах с крутизной 35–45° и многочисленными выходами известняков может достигать 40–60% и даже 80% за счет разрастания *Pleurozium schreberi* или *Rhytidium rugosum*. Часто высокое проективное покрытие напочвенных бриофитов отмечалось на площадках со следами лесных пожаров, т.е. в условиях, когда травяной ярус еще не восстановился и конкурентоспособность травянистых растений снижена.

Во всех изученных сообществах союза ***Caragano fruticis-Pinion sylvestris*** выявлено 82 вида мохообразных (75 листостебельных мхов и 7 печеночников). Ведущие семейства бриоценофлоры союза: *Dicranaceae*, *Brachytheciaceae* (по 10 видов), *Pottiaceae*, *Pylaisiaceae* (по 6 видов), *Amblystegiaceae* (5), *Grimmiaceae* (4), *Bryaceae*, *Hylocomiaceae*, *Pseudoleskeellaceae* (по 3 вида). Ведущие роды: *Dicranum* (9 видов), *Brachythecium*, *Bryum*, *Pseudoleskeella*, *Schistidium*, *Sciuro-hypnum* (по 3 вида). Наиболее близкими по составу бриокомпонента к нему являются сообщества ксеромезофитных березовых и березово-сосновых лесов союза *Veronico teucrii-Pinion sylvestris* (значения коэффициента Жаккара 0.51), а также другие леса с участием сосны (табл. 3, см. с. 112). Состав мохообразных данного союза имеет выраженный экотонный характер, сочетая виды бореальных, неморальных и степных сообществ, а также значительный блок эпилитных видов, доля которых почти в 2–2,5 раза выше, чем в других типах лесной растительности региона.

3.5.2. Ксеромезофитные березовые и березово-сосновые леса (союз *Veronico teucrii-Pinion sylvestris*)

Ксеромезофитные березово-сосновые и березовые травяные леса союза *Veronico teucrii-Pinion sylvestris* Ermakov et al. 2000 наиболее широко распространены на пологих склонах в восточных

предгорьях и низкогорьях Южного Урала [Ермаков et al., 2000; Ермаков, 2003]. На градиенте увлажнения и богатства почв леса этого типа занимают промежуточное положение между остепненными сосняками союза *Caragano fruticis-Pinion sylvestris* и мезофитными березово-сосновыми и лиственнично-сосновыми травяными лесами союза *Trollio europaea-Pinion sylvestris*. В горных сообществах доминируют *Larix sukaczewii* и *Pinus sylvestris*, высокое постоянство имеет *Betula pendula* (фото 10). В равнинной лесостепи леса этого типа представлены колками с содоминированием *Betula pendula* и *Larix sukaczewii*.

Флористической особенностью сообществ является доминирование в травяном ярусе злаков и разнотравья, типичных для светлых хвойных гемибореальных лесов (*Rubus saxatilis*, *Brachypodium pinnatum* и *Calamagrostis arundinacea*), а также высокое обилие лугово-степных, луговых и опушечных видов [Мартыненко, 2009]. Изучение мохообразных ксеромезофитных березовых и березово-сосновых травяных лесов проводилось в сообществах 2 ассоциаций. Бриокомпонент сообществ представлен в табл. 3.8 приложения.

К ассоциации *Pyrethro corymbosi-Pinetum sylvestris* Solomeshch in Ермаков et al. 2000 отнесены сосновые, сосново-березовые и сосново-лиственничные леса, формирующиеся на суглинистых серых лесных почвах на склонах холмов Зилаирского плато, а также на пологих склонах и вершинах невысоких горных хребтов Южного Урала. Сообщества описаны в Бурзянском, Белорецком, Зилаирском, Ишимбайском и Учалинском районах РБ.

Ассоциация имеет сложную структуру (3 субассоциации и 4 варианта). В древесном ярусе доминирует *Pinus sylvestris*, реже *Larix sukaczewii*, в ряде сообществ – *Betula pendula*. В третьем ярусе встречаются *Sorbus aucuparia*, изредка – *Padus avium* и *Populus tremula*. Высота деревьев первого яруса – 20–26 м, диаметр стволов – 24–40 см. Отдельные деревья лиственницы могут достигать высоты 30–40 м при диаметре ствола 70 см. Кустарниковый ярус не развит. Проективное покрытие травяного яруса составляет 50–60%, средняя высота – 30–35 см. Доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis* и *Brachypodium pinnatum*, содоминирует *Carex rhizina*. С небольшим покрытием, но высоким постоянством присутствуют лугово-степные и опушечные виды (*Fragaria vesca*,

Stachys officinalis, *Dracocephalum ruyschiana*, *Lathyrus pisiformis*, *Filipendula vulgaris*, *Origanum vulgare* и др.).

В сообществах ассоциации выявлено 62 вида мохообразных. Эпифитный комплекс чаще всего представлен *Pylaisia polyantha*, только в сообществах субассоциации **P.c.-P.s. *tilietosum cordatae*** отмечены *Anomodon longifolius*, *A. viticulosus*, *Orthotrichum speciosum*, растущие на коре молодых деревьев *Tilia cordata*, *Acer platanoides* и *Ulmus glabra*, представленных в подлеске. Среди видов, растущих на основаниях стволов и гнилой древесине, наибольшее постоянство имеют *Stereodon pallescens*, *Dicranum montanum*, *Brachythecium salebrosum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Pohlia nutans*. Эпилитные виды имеют низкое постоянство.

Ярус напочвенных мхов в основном сформирован *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidadelphus triquetrus*, *Dicranum polysetum*, нередко встречается *Sciuro-hypnum curtum*. Часто бореальные виды мхов растут на основаниях стволов и гнилой древесине. Проективное покрытие напочвенных мхов обычно невысокое – от 1 до 5%, но в некоторых случаях может достигать 40% за счет разрастания *Pleurozium schreberi*. Остальные виды напочвенных мхов имеют низкое постоянство.

Ассоциация ***Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae*** Solomeshch in Ermakov et al. 2000 объединяет березово-лиственничные и березовые леса южной части восточного макросклона Южного Урала. Сообщества описаны в лесостепной зоне и на склонах хребта Ирэндик на территории Баймакского и Хайбуллинского районов РБ.

В древесном ярусе этих лесов доминируют *Betula pendula* или *Larix sukaczewii*. В колках на выровненных участках и в ложбинах среди степи иногда встречается *Populus tremula*. Сообщества низкопродуктивные, высота древостоя обычно не превышает 15–17 м, деревья лиственницы часто имеют кривые и сбежистые стволы. Кустарниковый ярус обычно имеет проективное покрытие до 5%, сформирован *Rosa majalis*, *Chamaecytisus ruthenicus* и *Cotoneaster melanocarpus*, в колочных лесах – *Caragana frutex* и *Cerasus fruticosa*. Травяной ярус хорошо развит, среднее проективное покрытие составляет 55–60%, средняя высота – 30–40 см. Доминируют *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis*, могут содоминировать *Brachypodium pinnatum*, *Fragaria viridis*, *Bistorta major* и *Aconogonon alpinum*, высокая роль луговых и лугово-степных видов.

Бриокомпонент ассоциации беден и малоспецифичен: в сообществах выявлено всего 23 вида мохообразных. Низкое разнообразие мохообразных связано с засушливыми условиями обитания, плотным травостоем и отсутствием выходов камней на участках, которые занимают сообщества. Эпифитно-эпиксильный комплекс в основном представлен *Pylaisia polyantha*, *Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachythecium salebrosum*, *Amblystegium serpens*, *Plagiomnium cuspidatum*, растущими преимущественно на основаниях стволов берез и гнилой древесине. Довольно высокое постоянство имеет *Ceratodon purpureus*, который одинаково хорошо растет на участках почвы с нарушенным травяным покровом, камнях, основаниях стволов и валеже. Выходы камней для местообитаний сообществ не характерны, поэтому эпилитные мохообразные (*Schistidium apocarpum* s.l., *Hedwigia ciliata*, *Homomallium incurvatum*) имеют очень низкое постоянство. Ярус напочвенных мхов практически отсутствует. Единично встречены *Dicranum scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*, *Sciuro-hypnum curtum*.

Во всех изученных сообществах союза *Veronico teucrii-Pinion sylvestris* выявлено 64 вида мохообразных (59 видов листостебельных мхов и 5 печеночников). Ведущие семейства: *Brachytheciaceae*, *Dicranaceae* (по 9 видов), *Pylaisiaceae* (6), *Amblystegiaceae* (5), *Bryaceae* (4), *Hylocomiaceae*, *Polytrichaceae* (по 3 вида), ведущие роды: *Dicranum* (8 видов), *Brachythecium* (4), *Bryum*, *Polytrichum*, *Sciuro-hypnum* (по 3 вида). Бриокомпонент союза беден и малоспецифичен, по составу видов наиболее близок к составу мохообразных зеленомошных и травяно-зеленомошных сосновых лесов союза *Dicrano-Pinion* (значение коэффициента Жаккара 0.55), а также других типов сосновых лесов региона (табл. 3, см. с. 112).

3.5.3. Мезофитные березово- и лиственнично-сосновые леса (союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris*)

Союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000 объединяет мезофитные и гигромезофитные травяные березово-сосновые и лиственнично-сосновые леса, формирующиеся на относительно богатых и хорошо увлажненных почвах в средних и нижних частях пологих склонов хребтов Южного Урала

(фото 11). Наиболее типичные и хорошо сохранившиеся массивы этих лесов выявлены на территории Башкирского государственного природного заповедника и на склонах горного массива Крака в Бурзянском и Белорецком районе РБ. Для сообществ союза характерна высокая фитоценотическая роль субальпийско-лесного высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Bistorta major*, *Cirsium heterophyllum*, *Lathyrus gmelinii*, *Trollius europaeus*), сочетание видов, характерных как для неморальных (*Aegopodium podagraria*, *Milium effusum*), так и для бореальных (*Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*) лесов [Мартыненко, 2009]. Бриокомпонент сообществ представлен в табл. 3.8 приложения.

Ассоциация *Seseli krylovii-Laricetum sukaczewii* Martynenko et al. 2003 объединяет вейниковые сосново-лиственничные леса, формирующиеся на горно-лесных серых неполноразвитых почвах в средних и верхних частях склонов хребтов Южный Крака и Урал-Тай. В прошлом эти высокопродуктивные леса подвергались интенсивным рубкам, но отдельные участки хорошо сохранились на территории Башкирского государственного природного заповедника в Бурзянском районе РБ.

Проективное покрытие древесного яруса 50%. В древостое содоминируют *Larix sukaczewii* и *Pinus sylvestris*. Второй и третий ярусы обычно сформированы *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, часто встречается подрост *Populus tremula*, реже *Salix caprea*. Кустарниковый ярус слабо развит. Проективное покрытие травяного яруса 55%. Доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Rubus saxatilis*, *Seseli krylovii*, *Carex digitata* и др. С небольшим покрытием присутствуют бореальные виды *Vaccinium myrtillus*, *Goodyera repens*, *Platanthera bifolia*, *Ortilia secunda* и др. [Мартыненко и др., 2003; Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 35 видов мохообразных. Эпифиты и эпилиты практически отсутствуют. На основаниях стволов чаще всего встречаются *Sanionia uncinata* и *Ptilidium pulcherrimum*. Среднее проективное покрытие мохового яруса 5%. Широкий спектр экологических условий, в которых встречаются сообщества данной ассоциации, обусловил выделение трех вариантов, которые последовательно сменяют друг друга вдоль градиента увлажнения и богатства почв. В связи с этим в сообществах высокое постоянство имеют как бореальные напочвенные мхи

Pleurozium schreberi, *Dicranum scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (в данных сообществах чаще растущие на гнилой древесине), так и *Rhodobryum roseum*, более характерный для широколиственно-темнохвойных лесов и альпийских лугов.

Ассоциация ***Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris*** Fedorov ex Egmakov et al. 2000 объединяет высокопродуктивные вейниково-широколиственные сосновые и березово-сосновые леса, формирующиеся на горно-лесных серых, темно-серых и дерновых почвах в неглубоких логах и нижних частях пологих склонов хребтов. Описания выполнены на Зилаирском плато, в западных предгорьях и горно-лесной зоне Южного Урала на территории Бурзянского, Белорецкого, Учалинского, Мелеузовского, Кугарчинского и Зилаирского районов РБ [Федоров, 1988; Мартыненко, 2009].

Проективное покрытие древесного яруса варьирует от 50 до 70%. Древостой высокопродуктивный, доминирует *Pinus sylvestris*, содоминирует *Betula pendula*, встречаются *Betula pubescens*, *Larix sukaczewii* и *Populus tremula*. Кустарниковый ярус не выражен. Травяной ярус плотный и высокий, проективное покрытие составляет 50–80%, средняя высота – 50–60 см. Доминирует *Calamagrostis arundinacea*, содоминируют *Aegopodium podagraria*, *Brachypodium pinnatum* и *Rubus saxatilis*. Высокое постоянство имеют мезофильные виды лесного и субальпийско-лесного широко-травья (*Aconitum septentrionale*, *Angelica sylvestris*, *Crepis sibirica*, *Bupleurum longifolium* и др.) и бореальные виды (*Orthilia secunda*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*) [Мартыненко, 2009].

Ярус напочвенных мхов развит слабо, исключение составляют только сообщества варианта ***Pleurozium schreberi*** (разнотравно-зеленомошные леса на склонах хребтов массива Северный Крак), в котором проективное покрытие этого вида достигает 50–80% [Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 49 видов мохообразных. На основаниях стволов берез и гнилой древесине высокое постоянство имеют *Sanionia uncinata*, *Dicranum montanum*, *Pylaisia polyantha*, другие виды эпифитно-эпиксильного комплекса встречаются рассеянно. Эпилиты практически отсутствуют. Бореальные виды напочвенных мхов (*Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*) имеют высокое постоянство, но произрастают в основном на гнилой дре-

весине. В субассоциации *B.l.-P.s. hypericetosum maculati*, объединяющей сообщества, описанные на богатых и развитых почвах, с высоким постоянством встречается *Rhodobryum roseum*.

Ассоциация *Myosotido sylvaticae-Pinetum sylvestris* Fedorov ex Ermakov 2000 объединяет высокопродуктивные сосновые и березово-сосновые леса, встречающиеся в межгорных котловинах и в нижних частях склонов центральной и северной части Южного Урала. Они распространены на хорошо развитых влажных суглинистых почвах, часто граничат с темнохвойными или широколиственно-темнохвойными неморальнотравными лесами. В настоящее время большая часть этих лесов вырублена, а на месте их прежнего произрастания находятся поля, сенокосы, пастбища и вторичные леса. Сообщества описаны в Белорецком районе РБ.

Древесный ярус образует *Pinus sylvestris*, содоминирует *Betula pubescens*. В третьем ярусе обычны *Padus avium* и *Sorbus aucuparia*, изредка встречается подрост *Abies sibirica* и *Picea obovata*. Проективное покрытие древесного яруса варьирует от 65 до 75%, средняя высота древостоя – 25 м, диаметр стволов – 30–40 см. Кустарниковый ярус слабо развит. Благоприятные почвенно-гидрологические условия способствуют хорошему развитию травяного покрова, в среднем его покрытие составляет 70–80%. Доминирует *Calamagrostis arundinacea*, содоминируют *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Aconitum septentrionale*, *Oxalis acetosella*, *Cerastium pauciflorum*, *Myosotis sylvatica*.

В сообществах выявлен 21 вид мохообразных. Эпифиты отсутствуют, эпиксильный комплекс беден и представлен типичными для оснований стволов берез видами: *Ptilidium pulcherrimum*, *Brachythecium reflexum*, *Callicladium haldanianum*, *Stereodon pallescens* и др. Ярус эпигейных мхов слабо развит, его проективное покрытие обычно не превышает 1–5%, но в отдельных случаях может достигать 15–20% за счет разрастания *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* и *Rhytidiadelphus triquetrus*. Также в напочвенном покрове с относительно высоким постоянством встречаются *Plagiomnium cuspidatum*, *P.medium* и *Rhodobryum roseum*.

Ассоциация *Geo rivali-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003 объединяет высокопродуктивные широколиственные сосновые и березово-сосновые леса, распространенные в широких долинах горных рек и на пологих подножьях гор массива Уралтау. Эти

леса приурочены к горно-лесным дерновым почвам с достаточным и иногда избыточным увлажнением, часто граничат с пойменными лугами. Описания выполнены на территории Башкирского государственного природного заповедника в Бурзянском районе РБ.

Проективное покрытие древесного яруса составляет 55%. Доминирует *Pinus sylvestris*, доминирует *Betula pendula*. Деревья с хорошо развитыми кронами, отдельные экземпляры могут достигать 35 м в высоту при диаметре 1 м. Второй ярус представлен небольшими деревьями березы и сосны, в подлеске обычны единичные экземпляры *Sorbus aucuparia* и *Padus avium*. Кустарниковый ярус слабо развит.

Проективное покрытие травяного яруса варьирует от 60 до 90%. В нем широко представлены мезофильные и гигромезофильные виды лесного и субальпийско-лесного высокотравья (*Aegopodium podagraria* и *Aconitum septentrionale*, *Anthriscus sylvestris*, *Crepis sibirica*, *Bistorta major*, *Urtica galeopsifolia*, *Veratrum lobelianum*) и широкотравья (*Geum rivale*, *Glechoma hederacea*, *Impatiens noli-tangere*, *Pulmonaria mollis* и др.) [Мартыненко, 2009].

В сообществах ассоциации выявлено 39 видов мохообразных. Из эпифитных мхов с относительно высоким постоянством встречается только *Pylaisia polyantha*. На онованиях стволов и гнилой древесине чаще всего представлены *Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum montanum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Brachythecium salebrosum*, *Pohlia nutans*, *Callicladium haldanianum*, *Dicranum flagellare*, *Chiloscyphus profundus*. Ярус напочвенных мхов, как правило, слабо развит. Проективное покрытие составляет 1–3%, лишь на отдельных площадках возрастает до 10%. Необходимо отметить, что в сообществах ассоциации напочвенные виды (за исключением *Rhodobryum roseum*) чаще встречаются на гнилой древесине и основаниях стволов. Наиболее высокое постоянство отмечено у *Pleurozium schreberi*, *Sciuro-hypnum curtum*, *Rhodobryum roseum*, *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium cuspidatum*, реже встречаются *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*.

Во всех изученных сообществах союза ***Trollio europaea-Pinion sylvestris*** выявлено 67 видов мохообразных (57 листостебельных мхов и 10 печеночников). Ведущие семейства: *Brachytheciaceae* (10 видов), *Dicranaceae* (8), *Pylaisiaceae* (6), *Amblystegiaceae* (5),

Hylocomiaceae, *Mniaceae* (по 3 вида). Ведущие роды: *Dicranum* (6 видов), *Brachythecium* (4), *Plagiomnium*, *Sciuro-hypnum* (по 3 вида). Бриокомпонент союза малоспецифичен, наиболее близок к составу мохообразных сообществ союза *Veronico-teucrii-Pinion sylvestris* (коэффициент Жаккара 0.51), что объясняется сходным составом древостоя и небольшими различиями в характере местообитаний.

В целом состав мохообразных лесов класса *Brachypodio-Betuletea* имеет довольно высокий уровень сходства между всеми тремя союзами класса, а также с бриокомпонентом южноуральских сосняков-зеленомошников союза *Dicrano-Pinion* и сосново-широколиственных лесов подсоюза *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris* (табл. 3, см. с. 112). От сосняков-зеленомошников гемибореальные леса отличаются низким проективным покрытием бореальных напочвенных видов, которые при густом и высоком травостое чаще растут не на почве, а на основаниях стволов и гнилой древесине, и увеличением постоянства светлюбивых эпигейных мхов *Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum*, *Syntrichia ruralis* и др., а от сосново-широколиственных лесов – слабой представленностью эпифитов. Сравнение с данными по другим регионам России выявило некоторое сходство состава мохообразных союзов *Veronico-Pinion*, *Trollio-Pinion* и березово-сосновых мезофитных лесов Салаира [Писаренко, 1997] – КЖ 0.42–0.47.

В отличие от остепненных дубрав (раздел 3.2.2) разнообразие мохообразных южноуральских остепненных сосняков гораздо выше, чем в аналогичных сообществах Русской равнины [Баишева, 2010]. По сравнению с составом мохообразных меловых боров Среднего Дона [Хмелев, Попова, 1988], злаковоразнотравных сосняков левобережной лесостепи Украины [Гапон, 1992] и остепненных и травяных сосняков Ульяновской области [Мордвинов, Благовещенский, 1995] бриокомпонент союза *Veronico-Pinion* богаче в 2–2,5 раза, а союза *Caragano-Pinion* – в 2,5–4 раза. Вероятно, это связано с тем, что на Русской равнине сосновые леса встречаются преимущественно на бедных песчаных почвах и имеют практически монодоминантный состав древостоя, а в составе южноуральских сосняков почти всегда присутствуют *Betula pendula*, *B. pubescens* и *Sorbus aucuparia*, а иногда и деревья широколиственных пород. Это увеличивает количество эпифитов и эпиксиллов и наряду с группой

эпилитных мхов повышает общее богатство бриокомпонента сообществ. Кроме того, южноуральские сообщества гемибореальных лесов отличаются низкой представленностью напочвенных рудеральных видов мхов.

3.6. Анализ бриоценофлор условно-коренных лесов РБ

3.6.1. Видовое богатство и таксономический состав

В изученных сообществах условно-коренных лесов Башкортостана выявлено 211 видов мохообразных (в том числе – 179 видов листостебельных мхов и 32 – печеночника). Мхи представлены 96 родами и 39 семействами, печеночники – 23 родами и 16 семействами. Ведущие семейства: *Brachytheciaceae* (21 вид), *Dicranaceae* (16), *Amblystegiaceae* (13), *Mniaceae* (12), *Grimmiaceae* (11), *Scapaniaceae s.l.* (11), *Polytrichaceae* (10), *Pylaisiaceae* (9), *Bryaceae* (8), *Plagiotheciaceae* (8), *Pottiaceae* (9). Ведущие роды: *Dicranum* (14 видов), *Brachythecium* (9), *Bryum* (7), *Grimmia* (7), *Sphagnum* (6), *Plagiomnium* (5).

Данные табл. 2–4, а также 3.1–3.9 приложения позволяют оценить видовое богатство и особенности распределения мохообразных в разных типах лесных сообществ. Ведущую роль в бриокомпоненте лесов республики играют листостебельные мхи, их участие составляет от 78 до 92% бриоценофлор союзов и подсоюзов лесной растительности. На долю печеночников приходится от 7 до 21% бриоценофлор, наибольшие показатели характерны для лесов с доминированием темнохвойных пород.

Самое высокое разнообразие мохообразных отмечено в сообществах темнохвойных высокотравно-зеленомошных (124 вида) и широколиственно-темнохвойных неморальнотравных лесов (121 вид). Наиболее бедные и малоспецифичные бриоценофлоры характерны для ксеромезофитных березовых и березово-сосновых лесов (64 вида), дубняков (65 видов), а также мезофитных березово-сосновых и лиственнично-сосновых лесов (табл. 2).

Использование коэффициента Жаккара (КЖ) показало невысокое сходство видового состава бриоценофлор союзов и подсоюзов – значения коэффициента изменялись от 0.25 до 0.64. Наиболее

Таблица 2

Таксономические показатели бриоценофлор условно-коренных лесов РБ

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Число бриофитов	74	65	71	81	121	124	69	91	82	64	67
Доля печеночников, %	13.5	13.8	7	9.9	19.1	16.9	21.7	14.3	8.5	7.8	14.9
Доля мхов, %	86.5	86.2	93	90.1	80.9	83.1	78.3	85.7	91.5	92.2	85.1
Доля однодомных видов, %	43.2	43.1	46.5	42.0	36.4	34.7	37.7	37.4	43.9	35.9	46.3
Доля двудомных видов, %	54.1	55.4	50.7	55.6	59.5	59.7	59.4	60.4	56.1	62.5	52.2
Доля многодомных видов, %	2.7	1.5	2.8	2.5	4.1	5.6	2.9	2.2	—	1.6	1.5
Печеночники											
Число видов	10	9	5	8	23	21	15	13	7	5	10
Число родов	8	8	4	7	18	15	12	9	5	4	10
Число семейств	7	6	4	6	14	10	8	7	5	4	8
Среднее число видов в роде	1.25	1.13	1.25	1.14	1.3	1.4	1.3	1.4	1.40	1.25	1.00
Среднее число видов в семействе	1.43	1.50	1.25	1.33	1.6	2.1	1.9	1.9	1.40	1.25	1.25
Среднее число родов в семействе	1.1	1.3	1.0	1.2	1.3	1.5	1.5	1.3	1.0	1.0	1.3
Доля одновидовых родов, %	87.5	87.5	75	85.7	88.9	73.3	83.3	66.7	60	60	90
Доля одновидовых семейств, %	71.4	66.7	75	83.3	85.7	60	75	57.1	60	75	75
Макс. число видов в одном роде	3	2	2	2	3	3	2	2	2	2	2

Продолжение табл. 2

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	Макс. число видов в одном семействе	3	3	2	2	7	8	6	4	2	2
Макс. число родов в одном семействе	2	3	1	2	5	5	5	3	1	2	3
Доля видов в 10 ведущих семействах, %	100	100	100	100	81.8	100	100	100	100	100	100
Мхи											
Число видов	64	56	66	73	98	103	54	78	75	59	57
Число родов	47	40	42	55	67	68	36	55	53	40	42
Число семейств	23	22	25	28	32	34	20	29	27	21	22
Среднее число видов в роде	1.36	1.4	1.57	1.33	1.48	1.53	1.53	1.44	1.42	1.48	1.36
Среднее число видов в семействе	2.78	2.55	2.64	2.61	3.09	3.06	2.75	2.72	2.78	2.81	2.59
Среднее число родов в семействе	2.04	1.82	1.68	1.96	2.09	2	1.8	1.9	1.96	1.91	1.91
Доля одновидовых родов, %	78.7	75	76.2	83.6	73.1	75	80.6	78.2	81.1	80	83.3
Доля одновидовых семейств, %	47.8	45.5	44	50	37.5	50	55	48.3	44.4	38.1	45.5
Макс. число видов в одном роде	4	3	6	8	7	10	8	9	9	8	6
Макс. число видов в одном семействе	11	10	13	9	12	11	10	11	10	9	10

Окончание табл. 2

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Макс. число родов в одном семействе	9	6	5	7	7	7	4	6	6	6	6
Доля видов в 10 ведущих семействах, %	76.6	75	71.2	69.9	65.7	70.2	81.8	68.4	70.7	76.3	75.4
Доля бокоплодных мхов	65.6	58.9	60.6	58.9	54.1	48.5	46.3	44.9	54.7	52.5	59.6
Доля верхплодных мхов	34.4	41.1	39.4	41.1	45.9	51.5	55.6	55.1	45.3	47.5	40.4

Номера синтаксонов:

- 1 – сероольховые леса (*Alnion incanae*);
- 2 – дубовые леса (*Lathyro-Quercion roboris*);
- 3 – липово-кленово-дубовые леса (*Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae*);
- 4 – сосново-широколиственные леса (*Tilio cordatae-Pinenion sylvestris*);
- 5 – темнохвойные и широколиственно-темнохвойные неморально-таежные леса (*Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*);
- 6 – темнохвойные высокотравно-зеленомошные леса (*Caragano fruticis-Pinion sylvestris*);
- 7 – темнохвойные зеленомошные леса (*Eu-Piceion*);
- 8 – сосновые зеленомошные и травяно-зеленомошные леса (*Dicrano-Pinion*);
- 9 – остепненные сосновые и сосново-лиственничные леса (*Caragano fruticis-Pinion sylvestris*);
- 10 – кедромезофитные березовые и березово-сосновые леса (*Veronico teucrii-Pinion sylvestris*);
- 11 – мезофитные березово- и лиственнично-сосновые леса (*Trollio europaea-Pinion sylvestris*).

**Матрица значений коэффициента Жаккара для бриоценофлор
условно-коренных лесов РБ**

Номер синтаксона*	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	1	0.34	0.37	0.45	0.39	0.36	0.25	0.33	0.26	0.33	0.37
2	0.34	1	0.46	0.46	0.41	0.31	0.30	0.44	0.47	0.48	0.47
3	0.37	0.46	1	0.46	0.39	0.34	0.28	0.38	0.39	0.44	0.37
4	0.45	0.46	0.46	1	0.52	0.49	0.35	0.48	0.48	0.51	0.48
5	0.39	0.41	0.39	0.52	1	0.64	0.38	0.49	0.44	0.40	0.45
6	0.36	0.31	0.34	0.49	0.64	1	0.40	0.46	0.39	0.39	0.38
7	0.25	0.30	0.28	0.35	0.38	0.40	1	0.40	0.30	0.33	0.36
8	0.33	0.44	0.38	0.48	0.49	0.46	0.40	1	0.49	0.55	0.49
9	0.26	0.47	0.39	0.48	0.44	0.39	0.30	0.49	1	0.51	0.48
10	0.33	0.48	0.44	0.51	0.40	0.39	0.33	0.55	0.51	1	0.51
11	0.37	0.47	0.37	0.48	0.45	0.38	0.36	0.49	0.48	0.51	1

* Номера синтаксонов соответствуют обозначениям в табл. 2.

близки бриоценофлоры неморальнотравных широколиственно-темнохвойных и высокотравно-зеленомошных темнохвойных лесов (КЖ 0.64), а также сосновых лесов разных типов (КЖ 0.48–0.51), наиболее обособлен состав мохообразных ельников-зеленомошников и пойменных сероольховых лесов (табл.3).

Расчет мер взаимовключения (табл. 4) также подтверждает наибольшее сходство бриоценофлор темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесов союза *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* и высокотравно-зеленомошных темнохвойных лесов подсоюза *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae* союза *Piceion excelsae*. Бриоценофлоры этих лесов обладают самым высоким разнообразием и, по всей вероятности, занимают центральное место в спектре всех проанализированных лесных сообществ региона, бриокомпонент которых на 69–87 % включен в состав данных синтаксонов. Наименее специфичным является бриокомпонент березовых, березово-сосновых и лиственнично-сосновых лесов союзов *Veronico teucrii-Pinion sylvestris* и *Trollio europaea-Pinion sylvestris*.

**Матрица мер взаимовключения бриоценофлор
условно-коренных лесов РБ, %**

Номер синтаксона*	←										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	100	54	55	59	45	42	42	45	39	53	57
2	47	100	61	57	45	36	45	53	57	66	63
3	53	66	100	59	45	40	45	49	52	64	55
4	65	71	68	100	57	54	57	62	65	77	72
5	74	83	76	85	100	77	75	77	76	83	87
6	70	69	69	83	79	100	80	75	71	83	79
7	39	48	44	48	43	44	100	51	43	52	54
8	55	74	63	69	58	55	67	100	70	86	78
9	43	72	61	65	51	47	51	63	100	77	72
10	46	65	58	60	44	43	48	60	60	100	66
11	51	65	52	59	48	43	52	57	59	69	100

* Номера синтаксонов соответствуют обозначениям в табл.2.

Стрелка указывает на направление включения. Например, бриокомпонент темнохвойных зеленомошных лесов (7) включен в бриокомпонент темнохвойных высокотравно-зеленомошных лесов (6) на 80%, а (6) в (7) – на 44%.

Как правило, в лесных экосистемах общее разнообразие бриофитов возрастает с количеством пригодных для их произрастания местообитаний, особенно таких, как гнилая древесина и скальные выходы [Slack, 1977; Вьюнова, 1989; Jonsson, Esseen, 1990; Andersson, Nytteborn 1991; Rambo, Muir 1998 и др.].

В Башкортостане максимальное богатство бриокомпонента отмечено в ассоциациях высокотравно-зеленомошных и зеленомошных темнохвойных лесов – *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* (95 видов) и *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* (70), ассоциациях неморальнотравных темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесов *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae* (78), *Violo collinae-Piceetum obovatae* (76), *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae* (80), а также в ассоциации *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris* (77), объединяющей экотонные сообщества остепненных сосновых лесов с участием широколиственных пород, растущих в верхних частях крутых склонов по берегам горных рек.

Эти малонарушенные, преимущественно старовозрастные леса описаны в западных предгорьях и центрально-возвышенной части Южного Урала, в районах с максимальным для территории республики количеством осадков. Видовое богатство бриокомпонента ассоциаций *Cerastio-Piceetum* и *Linnaeo-Piceetum*, представляющих высокогорные еловые и елово-пихтовые леса, расположенные в средних и верхних частях горных хребтов Нары, Кумардак, Зигальга, горного массива Иремель и др., складывается главным образом за счет богатого состава эпиксильных и напочвенных видов. Несмотря на многочисленные выходы камней, разнообразие эпилитов в этих сообществах невысокое. Это связано с тем, что валуны и скальные выходы в этих лесах в основном представлены породами вулканогенного происхождения, на которых, как показали наши исследования, в регионе отмечено почти в 3 раза меньше видов мохообразных, чем на известняках [Азнабаева, Баишева, 2015]. Остальные ассоциации объединяют леса, формирующиеся на склонах в долинах горных рек (Большой и Малый Инзер, Кужа, Зилим, Нугуш, Ик, Уфа, Юрюзань, Урюк, Тюльма, Большая Маньшта, верховья Белой и др.). Для них характерно высокое разнообразие представителей всех субстратных групп: эпифитов, эпиксиллов, напочвенных видов, а также эпилитов известьесодержащих пород. Также в этих сообществах отмечены редкие для Урала виды (*Eurhynchium angustirete*, *Brachythecium geheebii*, представители рода *Anomodon*, *Frullania bolanderi*, *Pylaisia selwynii*, *Entodon schleicheri*, *Metzgeria furcata*, *Lejeunea cavifolia* и др.), многие из которых имеют дизъюнктивный ареал.

3.6.2. Постоянство видов

Для большинства видов мохообразных характерно рассеянное распространение в пределах ландшафтов и типов растительности [Vitt et al., 2003]. Леса Башкортостана в этом смысле не являются исключением: в обследованных нами сообществах около 25% видов мохообразных были встречены от 1 до 3 раз. Распределение видов по классам постоянства (в % от бриоценофлоры синтаксона) показано в табл. 5. Доля видов с низким постоянством (до 10% описаний в пределах конкретного типа леса) наиболее высока в сообществах остепненных ксеромезофитных лесов: дубняков (66,2%), березовых и березово-сосновых лесов союза *Veronico teucrii-Pinion*

sylvestris (65,6%), сосновых и сосново-лиственничных лесов союза *Caragano fruticis-Pinion sylvestris* (59,8%), а также в сосново-широколиственных лесах (59,3%).

Виды, имеющие высокую частоту встречаемости (от 40 до 100% описаний в пределах типа леса), немногочисленны и формируют от 4,6 до 14,9% бриоценофлор союзов и подсоюзов. В условно-коренных лесах Башкортостана наиболее часто встречаются эпифитные и эпиксильные виды: *Stereodon pallescens*, *Dicranum montanum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachythecium salebrosum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Pylaisia polyantha*, *Callicladium haldanianum*, *Amblystegium serpens*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Chilocsyphus profundus*, *Platygyrium repens*, *Pohlia nutans*, а также напочвенные виды: *Pleurozium schreberi*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum polysetum*, *Sciuro-hypnum curtum*, *Rhodobryum roseum*. Высококонтантных видов очень мало в экотонных сообществах, растущих на границе леса и степи – в ксеромезофитных дубовых (4,6% бриоценофлоры), березовых и березово-сосновых лесах (6,2%), несколько больше – в сообществах со стабильным режимом увлажнения: в мезофитных березово- и лиственнично-сосновых лесах (14,9%), в темнохвойных зеленомошных лесах (14,3%).

На уровне ассоциаций высокая доля видов с низким постоянством характерна для сообществ, которые либо имеют большие ценоареалы, либо представлены в виде изолированных фрагментов в окружении других типов растительности. К первой группе можно отнести сообщества липовых и липово-кленово-дубовых лесов ассоциаций *Brachypodio pinnati-Tilietum cordatae u Stachyo sylvaticae-Tilietum cordatae*, широко распространенные в Башкирском Предуралье и в западных низкогорьях Южного Урала, ко второй – высокотравные ольхово-черемуховые уремники горнолесной зоны из ассоциации *Crepido sibiricae-Alnetum incanae* или сосново-широколиственные леса ассоциации *Euonymo verrucosae-Pinetum sylvestris*, в состав которой входят бореальные, гемибореальные, неморальные и лугово-степные виды.

Вероятно, рассеянное распространение большинства видов является одной из основных причин невысокого сходства флористического состава бриокомпонента разных типов лесной растительности.

**Постоянство видов мохообразных в сообществах
условно-коренных лесов РБ, %**

Постоянство	Номер синтаксона										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
г	43.2	66.2	40.8	59.3	33.9	37.9	47.1	46.2	59.8	65.6	50.7
I	33.8	21.5	39.4	17.3	41.3	35.5	27.1	34.1	17.1	14.1	19.4
II	13.5	7.7	9.9	16.0	13.2	17.7	11.4	6.6	13.4	14.1	14.9
III	9.5	4.6	7.0	2.5	5.8	3.2	5.7	7.7	4.9	3.1	13.4
IV	–	–	2.8	4.9	5.0	3.2	2.9	4.4	2.4	3.1	–
V	–	–	–	–	0.8	2.4	5.7	1.1	2.4	–	1.5

г – вид встречается в 1–10% описаний, I – в 11–20%, II – в 21–40%, III – в 41–60%; IV – в 61–80%, V – в 81–100%. Номера синтаксонов: 1 – сероольховые леса (*Alnion incanae*); 2 – дубовые леса (*Lathyro-Quercion roboris*); 3 – липово-кленово-дубовые леса (*Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae*); 4 – сосново-широколиственные леса (*Tilio cordatae-Pinenion sylvestris*); 5 – темнохвойные и широколиственно-темнохвойные неморальноотравные леса (*Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*); 6 – темнохвойные высокотравно-зеленомошные леса (*Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae*); 7 – темнохвойные зеленомошные леса (*Eu-Piceenion*); 8 – сосновые зеленомошные и травяно-зеленомошные леса (*Dicrano-Pinion*); 9 – остепненные сосновые и сосново-лиственничные леса (*Caragano fruticis-Pinion sylvestris*); 10 – ксеромезофитные березовые и березово-сосновые леса (*Veronico teucrii-Pinion sylvestris*); 11 – мезофитные березово- и лиственнично-сосновые леса (*Trollio europaea-Pinion sylvestris*).

3.6.3. Субстратные группы

Мохообразные хорошо приспособлены к обитанию в лесной среде. Растения этой группы освоили широкий спектр экотопов: стволы, ветви и выступающие корни деревьев, гниющую древесину, лесную подстилку, обнаженные участки почвы, валуны и скальные выходы. Многие виды лесных мхов отличаются высокой теневыносливостью. Критические величины, исключающие развитие мохового яруса, находятся в пределах 1–2% от освещенности открытого места [Walter, 1968]. Фотосинтез мохообразных может

протекать при низких температурах. У многих видов умеренных и холодных областей фотосинтез протекает не только круглосуточно, но и круглогодично, причем зимой фотосинтез обеспечивает не только нормальное протекание обменных процессов, но и способствует некоторому зимнему приросту растений [Абрамов, Абрамова, 1978; Бардунов, 1984].

В экстремальных условиях среды многие виды мохообразных способны переходить в состояние анабиоза, в котором они могут пребывать длительное время и переносить острый дефицит влаги, высокие или низкие температуры. Особенно это характерно для листостебельных мхов, у которых имеются специфические метаболические пути, способствующие благоприятному переживанию экстремальных условий и увеличению термической устойчивости. Кроме того, у мхов по сравнению с печеночниками более высока жизнеспособность, развиты засухоустойчивость и порционное распространение спор, механические и флоэмоподобные ткани; формирование утолщений клеточных стенок и аккумуляция в них полифенольных соединений [Потемкин, 2007].

При анализе субстратных групп мохообразных необходимо принять во внимание, что многие виды имеют морфологическую и физиологическую пластичность и широкую экологическую амплитуду, что выражается, в частности, в отсутствии у эпифитов узкой специализации к отдельным древесным породам, а также в способности произрастать на разных типах субстрата [Barkman, 1958; Bryophyte Biology, 2009]. Есть и менее многочисленная группа стенотопных видов, которые могут вносить существенный вклад в разнообразие сообществ [Evans et al., 2012], но, учитывая редкую встречаемость данных таксонов, для них иногда бывает сложно оценить субстратную специфичность в регионе [Rambo, 2001]. Важными характеристиками субстрата являются кислотность и содержание органического вещества, от которых может существенно зависеть возобновление видов при вегетативном размножении [Cleavitt, 2001].

В разных природно-климатических условиях один и тот же вид может предпочитать разные субстраты. Например, базофильные виды *Leucodon sciuroides*, *Neckera pennata*, *Hypnum cupressiforme*, являющиеся на основной части своего ареала эпифитами широколиственных деревьев, в суровых климатических условиях Сибири

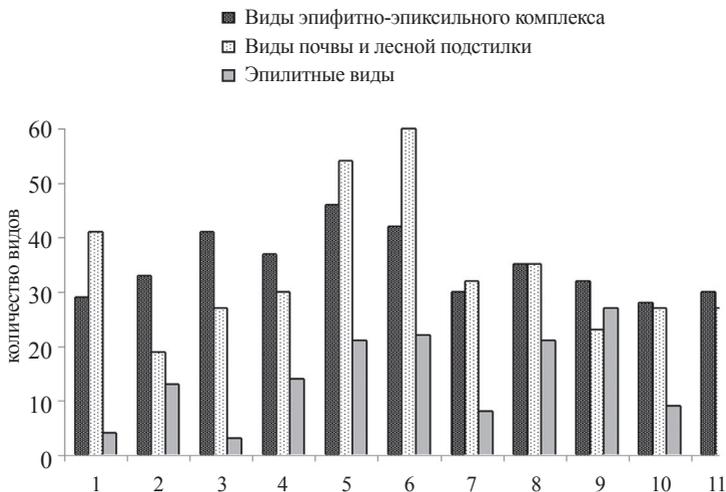
и Башкирского Зауралья переходят к эпилитному образу жизни. Чаще всего они поселяются на известняке и переживают зимние заморозки под защитой снежного покрова [Бардунов, Васильев, 2005; Баишева и др., 2014].

В большинстве работ, посвященных изучению бриофлоры лесов, по характеру субстрата обычно выделяют следующие группы видов: мохообразные напочвенного покрова, мохообразные гниющей древесины, эпифитные мхи и эпилиты. Иногда дифференцируют дополнительные субстратные группы: стволов и ветвей живых деревьев; оснований стволов и выступающих корней; участков свежих и обнаженных субстратов, лесную почву с более или менее развитой подстилкой [Курский, 1909; Селиванова-Городкова, 1956а; Бардунов 1961, 1965, 1974 и др.]. Предложены и более сложные классификации субстратов, заселяемых мохообразными [Дьяченко, 1999].

Исследования показали низкую специфичность таких групп экотопов, как стволы и ветви живых деревьев, основания стволов и колодник (гнилая древесина). На основаниях стволов, где кора начинает разрушаться и приобретает некоторые свойства гнилой древесины, были представлены практически все виды эпифитного комплекса и две трети – эпиксильного. В составе эпиксильных сообществ почти треть составляли виды, обычные для лесной подстилки и почвы [Баишева, Игнатова, 1998].

На рис. 2 представлен субстратный спектр бриокомпонента лесов разных типов (при отнесении вида к той или иной группе учитывался тот тип субстрата, на котором в лесах региона вид имел более высокое постоянство).

В лесных сообществах умеренной зоны стволы живых деревьев и гнилая древесина, особенно последних стадий разложения, являются местом обитания большого количества видов растений и животных, вклад которых в биоразнообразие лесных экосистем весьма значителен. Эпифитные мхи принимают активное участие в процессах перехвата и удержания атмосферных осадков лесным сообществом [Rurker et al., 2006]. Роль гнилой древесины как структурного компонента лесов определяется ее участием во многих экологических и физиологических процессах, включая формирование состава видов, круговорот веществ, продуктивность и др. На последних стадиях разрушения гнилая древесина, как правило,



Номера синтаксонов: 1 – сероольховые леса (*Alnion incanae*); 2 – дубовые леса (*Lathyro-Quercion roboris*); 3 – липово-кленово-дубовые леса (*Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae*); 4 – сосново-широколиственные леса (*Tilio cordatae-Pinenion sylvestris*); 5 – темнохвойные и широколиственно-темнохвойные неморальнотравные леса (*Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*); 6 – темнохвойные высокотравно-зеленомошные леса (*Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae*); 7 – темнохвойные зеленомошные леса (*Eu-Piceenion*); 8 – сосновые зеленомошные и травяно-зеленомошные леса (*Dicrano-Pinion*); 9 – остепненные сосновые и сосново-лиственничные леса (*Caragano fruticis-Pinion sylvestris*); 10 – ксеромезофитные березовые и березово-сосновые леса (*Veronico teucrii-Pinion sylvestris*); 11 – мезофитные березово- и лиственнично-сосновые леса (*Trollio europaea-Pinion sylvestris*).

Рис. 2. Спектр субстратных групп бриофитов в сообществах условно-коренных лесов РБ

лишена коры, имеет рыхлую структуру и находится в тесном контакте с лесной подстилкой, сохраняя и накапливая влагу. В периоды недостаточного увлажнения такой субстрат помогает стабилизировать режим увлажнения в лесном сообществе и является убежищем для мезофильных и гигромезофильных видов, особенно печеночников [Rambo, 2001].

В ходе разрушения гнилой древесины состав группировок мохообразных становится более разнообразным. Имеет значение и размер погибшего дерева: на крупных стволах поселяется большее количество видов, вследствие высокой вариабельности микро-местообитаний, более продолжительного времени разрушения

ствола и соответственно периода колонизации данного субстрата бриофитами [Rambo, 2001]. Также произрастание на небольших возвышениях защищает мохообразные от затенения опадом листовых деревьев [Söderström, 1988a] и помогает избежать конкуренции с травами [Frego, 1996].

Гнилая древесина – динамичный субстрат и перечисленные выше преимущества в течение относительно небольшого периода времени утрачиваются вследствие ее разрушения, поэтому эпиксильные виды часто нацелены на активное расселение [Andersson, Hüttenborn 1991; During 1992]. Особенно сильно этот специфический субстрат страдает при рубках, подвергаясь уничтожению и иссушению. Высокое разнообразие мохообразных старовозрастных лесов часто связано с наличием в сообществах гнилой древесины последних стадий разрушения [Edwards, 1986; Rambo and Muir, 1998 и др.].

Самое высокое разнообразие эпифитных и эпиксильных мхов отмечено в широколиственных, широколиственно-темнохвойных лесах и высокотравно-зеленомошных елово-пихтовых лесах РБ (рис. 2). В процентном соотношении доля видов эпифитно-эпиксильного комплекса повышена в бриоценофлорах липово-кленово-дубовых (57,7%) и дубовых (50,8%) лесов.

Исследования показали, что развитие эпифитных мхов определяется главным образом физическими (влагоемкостью и шероховатостью поверхности) и химическими (pH и минеральным составом) характеристиками коры дерева-хозяина [Slack, 1976; Barkman, 1958 и др.]. Кора берез и хвойных деревьев плотная, имеет слабую водоудерживающую способность и кислую реакцию (pH 3,4–4,0), в то время как кора клена, ясеня и липы является гигроскопичной и субнейтральной (pH 4,9–7,5) [Wirth, 1995].

В Башкортостане наиболее массовыми видами, имеющими сквозное распространение в сообществах всех типов обследованных лесов, являются *Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum montanum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Brachythecium salebrosum*, *Callicladium haldanianum* и др. ксеромезофильные бриофиты, которые растут преимущественно на основаниях стволов живых деревьев и гнилой древесине начальных стадий разрушения. Виды этой группы способны поселяться на коре берез и деревьев хвойных пород, плотно

прилегают к стволу и имеют формы роста, способствующие накоплению и удержанию влаги. Чаще всего они являются единственными представителями эпифитно-эпиксильного комплекса в сообществах остепненных лесов и первыми поселяются на стволах молодых деревьев.

Среди настоящих эпифитов, поселяющихся на коре живых деревьев на высоте 1 м и выше, в РБ наиболее широко распространены *Pylaisia polyantha*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Ortotrichum obtusifolium*, *O. speciosum*. Это ксеромезофильные виды, которые, помимо лесов, отмечены на деревьях в населенных пунктах и в лесополосах. Существует и другая группа эпифитов, состоящая из мезофильных мхов, которые в условиях континентального климата Башкортостана встречаются в основном на старых широколиственных деревьях. Кора старых широколиственных деревьев является неровной, пористой и имеет высокую влагоемкость. Кроме того, старое дерево является субстратом, который эпифиты имеют возможность заселять в течение длительного периода времени [McGee, Kimmerer, 2002]. Мезофильные эпифиты (*Leucodon sciuroides*, *Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, *Anomodon longifolius*, *Dicranum viride* и др.), как правило, имеют крупные размеры и чувствительны к колебаниям температуры и влажности местообитания. Анализ распространения этих видов с использованием экологических шкал [Landolt, 1977] показал, что они имеют узкую экологическую амплитуду, особенно по отношению к фактору континентальности [Baisheva et al., 2013]. Многие из них являются базофилами и могут расти на известняке, который также является влагоемким субстратом со слабощелочной реакцией. Возможно, наличие выходов известняков может способствовать сохранению ценопопуляций этих видов в случае рубок и других нарушений. В республике распространение представителей данной группы ограничено массивами старовозрастных широколиственных лесов западных предгорий и низкогорий Южного Урала и территорией Уфимского плато. В хорошо освоенных равнинных районах Башкирского Предуралья находки этих видов единичны.

На гнилой древесине последних стадий разрушения преимущественно в темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесах отмечены *Blepharostoma trichophyllum*, *Lepidozia reptans*,

Lophozia longidens, *Tetraphis pellucida* и др. виды. Более подробно видовой состав эпифитных и эпиксильных бриогруппировок рассмотрен в главе 5.

В тех типах лесной растительности, где напочвенные мхи имеют высокое обилие, они могут оказывать существенное влияние на функционирование лесных экосистем. В условиях прохладного и влажного климата скорость разложения мхов может быть в 4–5 раз ниже, чем у лишайников и сосудистых растений, причем сфагновые мхи разрушаются в два раза медленнее, чем остатки представителей других семейств [Lang и др., 2009]. Напочвенные лесные мхи играют существенную роль в накоплении гумуса, перехвате осадков, регуляции термического и гидрологического режима поверхностного слоя почвы [Price et al., 1997], участвуют в фиксации атмосферного азота, как самостоятельно, так в ассоциациях с цианобактериями, поселяющимися на поверхности их листьев и стеблей [Lindo et al., 2013], существенно влияют на процессы разложения опада хвойных деревьев, поддерживая стабильность влажности почвы и создавая благоприятные условия для функционирования грибов и бактерий – разрушителей лесной подстилки, что особенно важно в условиях недостаточного или нерегулярного выпадения осадков [Jackson, 2012].

В лесах Башкортостана роль напочвенных мхов сильно различается в зависимости от типа лесной растительности: проективное покрытие яруса напочвенных мхов незначительно в широколиственных лесах (1–5%), немного возрастает в широколиственно-темнохвойных и гемибореальных светлохвойных и светлохвойно-мелколиственных лесах (до 5–10%) и достигает максимального значения в зеленомошных и травяно-зеленомошных пихтово-еловых и сосновых лесах (60–90%).

Самое высокое видовое разнообразие напочвенных бриофитов отмечено в травяно-зеленомошных и высокотравных темнохвойных лесах – 55–60 видов (рис. 2). В дубовых и остепненных сосновых лесах, в которых развитию яруса напочвенных мхов препятствуют засушливые условия местообитания и высокая сомкнутость травяного яруса, на почве отмечено 20–27 видов. В широколиственных лесах на почве обычны *Plagiomnium cuspidatum*, *Oxyrrhynchium hians*, *Fissidens taxifolius*. Бореальные виды *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Dicranum scoparium*,

Rhytidiadelphus triquetrus практически отсутствуют в сообществах ксеромезофитных дубняков, изредка встречаются в горных ольхово-черемуховых уремниках, но имеют сквозное распространение в остальных типах лесной растительности. В бореальных зеленомошных лесах они растут на подстилке, наползая на гнилую древесину и камни, в смешанных высокотравных лесах встречаются преимущественно на гнилой древесине, избегая конкуренции с сосудистыми растениями.

Эпилитные мхи, поселяющиеся на скальных выходах и валунах в лесу, испытывают влияние древесного и травяного ярусов, определяющих освещенность, температурный режим и влажность местообитаний. Горизонтальная поверхность камней обычно покрыта частицами лесной подстилки, поэтому на камнях, помимо облигатных эпилитов, часто растут напочвенные бриофиты [Бардунов, Васильев, 2010]. В зависимости от древесных пород, под которыми находятся камни, состав эпилитов может существенно изменяться. Например, исследования в лесах Швеции показали, что на камнях силикатных пород, находящихся под вязами, ясенями и кленами, были отмечены кальцефильные виды мхов (*Brachythecium populeum*, *Homomallium incurvatum* и *Pseudoleskeella nervosa*), а на камнях тех же пород под елями росли только ацидофильные виды *Ptilidium pulcherrimum* и *Dicranum montanum* [Weibull, 2001].

В Башкортостане самое низкое разнообразие эпилитов (рис. 2) отмечено в липово-кленово-дубовых (4,2% бриоценофлоры) и сеероольховых (5,4%) лесах, а самое высокое (32,9%) – в остепненных сосновых и сосново-лиственничных лесах, формирующихся в верхних частях крутых южных и юго-восточных склонов гор и хребтов. Наиболее высокое постоянство в лесах региона имеют эпилиты *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Paraleucobryum longifolium*, *Tortella tortuosa*, *Homomallium incurvatum*, *Schistidium apocarpum* s.l., *Hedwigia ciliata*, *Campyliadelphus chrysophyllus* и др.

В среднем по всем союзам и подсоюзам лесной растительности РБ доли эпифитно-эпиксильного и эпигейного комплексов приблизительно равны – 43 и 41%, а роль эпилитов довольно высока – 16%, что подчеркивает горный характер лесов региона.

С субстратной специализацией связано соотношение бокоплодных и верхоплодных мхов в бриоценофлорах. Данные группы

различаются как по анатомо-морфологическому строению, так и по экологии. Несмотря на то, что в общей бриофлоре всех условно-коренных лесов пропорции верхоплодных и бокоплодных мхов были приблизительно равны (53% и 47% соответственно), в большинстве изученных синтаксонов преобладали бокоплодные виды (табл.2), и только в сообществах бореальных лесов класса *Vaccinio-Piceetea* доля верхоплодных мхов превышала 50%. Полученные результаты соответствуют данным других исследователей. Преобладание бокоплодных видов над верхоплодными является характерной чертой широколиственных лесов [Улична, 1970; Дегтярева, 2004], для напочвенных мхов бореальных лесов отмечена обратная закономерность [Шабета, Рыковский, 2014].

Для бокоплодных мхов характерны дифференциация побегов по длительности роста и выполняемым функциям, высокая специализация перихециальных листьев, формирование специфических латеральных структур (парафиллий, псевдопарафиллий), возможно образование ризоидов в основании и на дорзальной стороне листа. Эти морфологические особенности сочетаются с относительно простой анатомической структурой [Нотов, 2015]. Ризоиды бокоплодных мхов располагаются по всей длине стебля, что позволяет им более тесно контактировать с поверхностью субстрата и заселять вертикально расположенные поверхности – стволы деревьев или отвесные стены скал и валунов [Glime, 2013]. В эволюционном плане по сравнению с верхоплодными мхами бокоплодные бриофиты являются более молодой группой, приспособленной к более широкому спектру субстратов [Дьяченко, 2000; Newton et al., 2007].

Для верхоплодных мхов, наоборот, характерно отсутствие дифференциации побегов и листьев, но значительно структурное разнообразие на анатомическом уровне, например, дифференциация проводящих тканей у ряда видов [Нотов, 2015]. У большинства верхоплодных мхов ризоиды расположены только в нижней части стебля, поэтому они лучше приспособлены к росту на горизонтальных поверхностях – почве и камнях [Glime, 2013]. В лесах Башкортостана на долю бокоплодных видов приходится около 70% видов в группе эпифитов и эпиксиллов. Верхоплодные виды составляют 59% – среди напочвенных видов и 56% – среди эпифитов.

3.6.4. Половые типы и особенности размножения видов

Половой диморфизм является приспособительным признаком, который вырабатывается в процессе эволюции и связан с физиолого-биохимической разнокачественностью мужских и женских растений [Хрянин, 2007]. Эволюция растительного мира тесно связана с образованием все большего числа раздельнополых форм. При перекрестном оплодотворении получается более жизнеспособное потомство, многократно увеличивается спектр материала для действия отбора, а возможность рекомбинации генетического материала определяет возможность существования популяций и видов на более высоких уровнях организации видов [Джапаридзе, 1963; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Бойко, 1999]. Преимущества перекрестного оплодотворения состоят в более быстром очищении генофонда от вредных мутаций и накоплении полезных мутаций, что позволяет популяции приспосабливаться к меняющимся условиям среды обитания [Morgan et al., 2009]. В то же время половое размножение играет стабилизирующую роль, препятствует крупномасштабным геномным перестройкам у эукариотических организмов [Brandvian et al., 2007] и обеспечивает устойчивое и длительное существование видов [Щербаков, 2005 а, б].

Среди мохообразных двудомность распространена шире, чем в других отделах растительного мира. В бриофлоре Восточно-Европейской равнины, как и в большинстве флористических областей умеренного пояса, преобладают двудомные виды (от 50,7 до 68,0%), тогда как во флоре покрытосеменных их только 5,3–32,2% [Бойко, 1999; Игнатов и др., 2009]. В мире среди листостебельных мхов двудомными являются более половины видов, среди печеночников – две трети [Crum, 2001]. В России на долю двудомных листостебельных мхов приходится примерно 54% бриофлоры страны, причем в различных регионах соотношение одно- и двудомных видов мхов примерно одинаково [Игнатов и др., 2009].

Последние исследования в области репродуктивной экологии мохообразных поставили под сомнение общепринятое мнение, о том, что мохообразные – это «эволюционные неудачники», так как у них широко распространено вегетативное размножение и самооплодотворение однодомных таксонов [Longton, 2006]. В зависимости от условий произрастания как однодомные, так и двудомные виды

мохообразных имеют свои преимущества. Специфика однодомных листостебельных мхов выражается в том, что среди них часта полиплоидия, а полиплоидный геном, благодаря коадаптированным комплексам генов, обладает большим запасом многократно дублированной наследственной изменчивости и соответствующей нормой реакции, что позволяет обладателям такого генома выдерживать широкую амплитуду флуктуаций окружающей среды [Майр, 1968; Ганин, 2009]. Для однодомных видов листостебельных мхов, как правило, характерны небольшие размеры спор, среди них много однолетних видов (представителей семейств *Ephemeraceae*, *Funariaceae*, *Splachnaceae*). Чаще всего они занимают четко ограниченные, существующие не слишком большой период времени местообитания, такие как гнилая древесина, стволы живых деревьев [Ando, 1980], почвенные обнажения в местах нарушения растительного покрова. Многие однодомные виды имеют стратегию колонистов.

Самооплодотворение однодомных видов наблюдается у некоторых верхоплодных листостебельных мхов, характеризующихся мелкими размерами и короткой продолжительностью жизни. Тем не менее масштабы этого явления явно преувеличены. У большей части однодомных мхов и печеночников адроей и гинецей находятся на разных веточках растения, что повышает возможность перекрестного оплодотворения. Кроме того, широко распространены другие способы предотвращения самооплодотворения (например, различия в фенофазах продуцирования половых клеток архегониями и антеридиями). Таким образом, перекрестное оплодотворение у однодомных мохообразных распространено намного шире, чем это предполагалось ранее [Longton, 2006].

Для двудомных видов характерна иная стратегия выживания. В силу того, что часто складываются условия, когда воспроизводство за счет полового размножения невозможно (по причине отсутствия партнера или капельно-жидкой влаги в момент выброса половых клеток и пр.), размножение двудомных видов листостебельных мхов часто происходит вегетативным способом. Высокая способность к вегетативному размножению позволяет двудомным видам поселяться в местообитаниях с дефицитом влаги, при избыточно высоких и низких температурах, а также выживать в годы с неблагоприятными климатическими показателями [Longton, 1990].

Связь между двудомностью и вегетативным размножением четко прослеживается у листостебельных мхов (среди видов, имеющих специализированные органы вегетативного размножения, двудомные составляли: в Германии – 86%, в Северной Америке – 76%), но не характерна для печеночников. Например, в составе гепатикофлоры ряда регионов среди видов, имеющих специализированные органы вегетативного размножения, доли однодомных и двудомных видов были приблизительно равны [Сгум, 2001; Laaka-Lindberg, 2000].

В отношении мохообразных двудомность не следует рассматривать как признак примитивности или продвинутой, т.к. в базальных группах мхов представлены как однодомные, так и двудомные виды. Отмечается, что численные соотношения половых типов более логично связывать с природно-климатическими факторами или другими характеристиками природной среды [Игнатов и др., 2009].

По данным М.Ф. Бойко [1999], в степной зоне Европы однодомные виды преобладают в зональных типах степной растительности (типчаково-ковыльные и пустынные полынно-типчаково-ковыльные степи), двудомные – в экстразональных для степной зоны типах лесной растительности (сосняки, пойменные и аренные дубравы). В ценозах интразонального и антропогенного типов могут преобладать как однодомные (в осинниках, осокорниках, ольшаниках и ивняках), так и двудомные (в березняках, на лугах, болотах и скальных выходах) виды. Это позволило автору сделать вывод о том, что высокая доля менее жизнеспособных однодомных видов характерна для ценозов со стабильными на протяжении длительного периода времени условиями существования [Бойко, 1999].

Материалы наших исследований показали, что вне зависимости от длительности ненарушенного существования лесных сообществ в бриоценофлорах союзов и подсоюзов региона (табл. 2, см. с. 109) отмечено существенное преобладание двудомных видов (50–62%) над однодомными (34–46%). Были установлены различия в спектрах половых типов мохообразных разных субстратных групп (виды, растущие на разных типах субстратов, были отнесены к той группе, где они в районе исследования встречались чаще). Однодомные виды преобладали среди эпифитов и эпиксиллов, а двудомные – среди напочвенных и эпилитных видов (рис. 3).

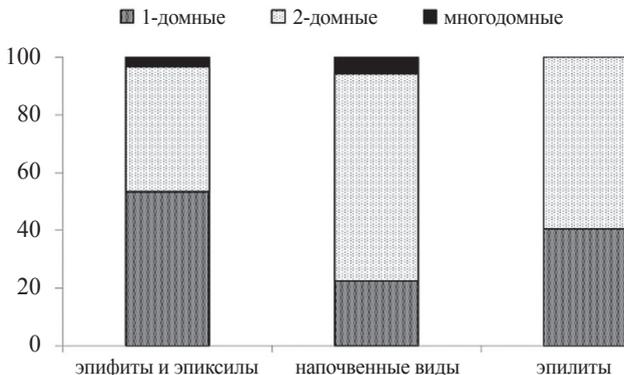


Рис. 3. Спектр половых типов мохообразных разных субстратных групп условно-коренных лесов РБ, %

На уровне ассоциаций высокая доля однодомных видов (более 50%) была выявлена только для 7 из 42 ассоциаций лесной растительности. Высокие показатели участия в бриоценофлоре однодомных видов (от 45 до 61%) характерны, в основном, для сообществ, встречающихся узкими полосами вдоль рек (пойменные ольхово-черемуховые уремники, долинные сосново-березовые леса с периодическим подтоплением), большинства дубняков и некоторых светлохвойно-широколиственных лесов, которые встречаются небольшими фрагментами на крутых склонах гор.

Для всех этих сообществ характерна малоспецифичная бриофлора, представленная главным образом ксеромезофитными эпиризными и эпиксильными видами со стратегией колонистов, для поддержания популяций которых необходимо активное расселение за счет рассеивания спор. Развитию двудомных напочвенных мхов в этих сообществах препятствуют сомкнутый травяной ярус, опад деревьев широколиственных пород или поемный режим в уремниках.

Лесные сообщества Башкортостана часто имеют сложную структуру, встречаются в условиях горного рельефа, в местообитаниях с многочисленными выходами камней. Поэтому использование такого критерия, как соотношение долей однодомных и двудомных видов мохообразных в ценофлорах, без учета их субстратной приуроченности, может оказаться недостаточно информативным для того, чтобы делать вывод о стабильности условий существования лесных фитоценозов.

С точки зрения авторов, для этой цели более оправдано учитывать количественное соотношение групп видов, различающихся по способам размножения. Исследования популяционной биологии мохообразных показали, что расселение за счет спор жизненно необходимо для возникновения новых популяций (при заселении свежих, недавно возникших субстратов, восстановительных сукцессиях, инвазиях в новые растительные сообщества), в то время как вегетативное размножение часто играет ведущую роль для выживания и разрастания популяции [Longton, 2006].

Вегетативное размножение более эффективно в стабильных условиях, когда происходит клонирование набора генов тех растений, которые оказались хорошо приспособлены к данным конкретным условиям существования. Процесс разбрасывания диаспор по сравнению с рассеиванием спор часто связан с воздействием не ветра, а дождя, который «помогает» вегетативным диаспорам освоить близлежащие участки [Kimmerer, 2005]. Экспериментальные исследования показали, что регенерация видов из фрагментов гаметофитов лучше происходит на субстратах, имеющих те же показатели кислотности и содержания органического вещества, что и субстраты, на которых росли взрослые клонируемые растения. Особенно важна неизменность субстрата для вегетативного размножения стенотопных кальцефильных видов [Clevitt, 2001].

Виды с частым спороношением и сочетанием интенсивного спороношения и вегетативного размножения на 77% представлены однодомными таксонами и преобладают в эпифитно-эпиксильном комплексе (рис. 4). В то же время почва лесных сообществ и особенно каменистые субстраты представляют собой стабильные условия существования, к которым хорошо приспособлены мохообразные с преимущественно вегетативным способом размножения, 90% которых являются двудомными видами.

В бриоценофлорах ассоциаций был проведен подсчет отношения количества видов с высокой интенсивностью спороношения к числу видов, которые размножаются преимущественно вегетативно (рис. 5).

Высокие значения этого коэффициента (>2) характерны для сообществ, в которых преобладают эпифитные и эпиксильные виды, а ярус напочвенных мхов практически не развит. В основном это ксеромезофитные дубовые и лиственнично-березовые

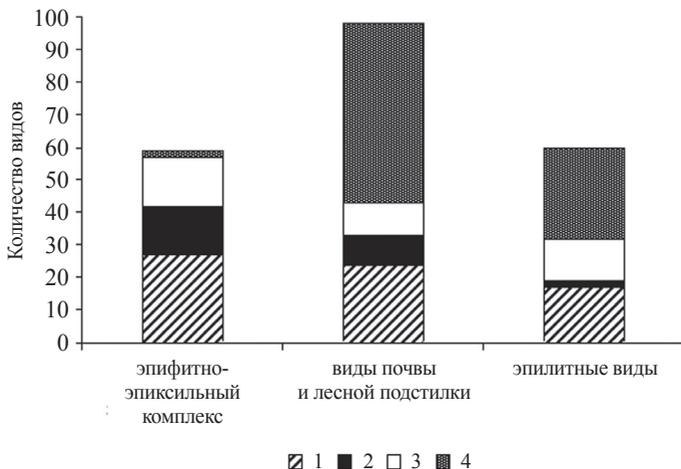
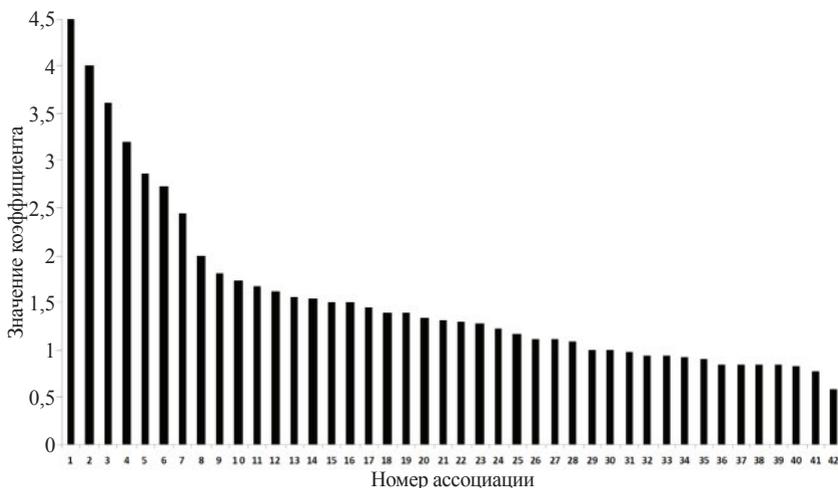


Рис. 4. Соотношение видов с разными типами размножения среди мохообразных разных субстратных групп: 1 – виды с частым спороношением; 2 – виды с частым спороношением и наличием органов вегетативного размножения; 3 – виды с наличием органов вегетативного размножения и редким / отсутствующим в регионе спороношением; 4 – виды с низким репродуктивным усилием (отсутствием органов вегетативного размножения и редким / отсутствующим в регионе спороношением)

леса, встречающиеся изолированными фрагментами в лесостепной зоне или на верхней границе леса близ вершин склонов гор и хребтов (асс. *Filipendulo vulgari-Quercetum roboris*, *Carici macrourae-Quercetum roboris*, *Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae* и др.), равнинные пойменные леса (асс. *Alnetum incanae*), а также сосново-широколиственные леса, формирующиеся в нижних частях склонов гор и иногда испытывающие периодическое подтопление или другие естественные нарушения (асс. *Carici arnellii-Pinetum sylvestris*, *Galio odorati-Pinetum sylvestris*).

Низкие значения коэффициента (<1) оказалось у ассоциаций старовозрастных зеленомошных и травяно-зеленомошных темнохвойных и светлохвойных лесов, темнохвойно-широколиственных лесов (асс. *Zigadeno sibirici-Pinetum sylvestris*, *Bistorto majoris-Piceetum obovatae*, *Linnaeo borealis-Piceetum abietis*, *Asaro europaei-Piceetum obovatae* и др.), а также в граничащих с этими типами леса



Ассоциации: 1 – *Carici macrourae-Quercetum roboris*; 2 – *Alnetum incanae*; 3 – *Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae*; 4 – *Filipendulo vulgaris-Quercetum roboris*; 5 – *Omphaloido scorpioidis-Quercetum roboris*; 6 – *Galio odorati-Pinetum sylvestris*; 7 – *Carici arnellii-Pinetum sylvestris*; 8 – *Brachypodio pinnati-Quercetum roboris*; 9 – *Carici caryophylleae-Pinetum sylvestris*; 10 – *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris*; 11 – *Lasero trilobi-Quercetum roboris*; 12 – *Stachyo sylvaticae-Tilietum cordatae*; 13 – *Ribeso nigri-Alnetum incanae*; 14 – *Antennario dioicae-Pinetum sylvestris*; 15 – *Calamagrostio obtusatae-Alnetum incanae*; 16 – *Bistorto majoris-Quercetum roboris*; 17 – *Brachypodio pinnati-Tilietum cordatae*; 18 – *Crepido sibiricae-Alnetum incanae*; 19 – *Carici rhizinae-Piceetum obovatae*; 20 – *Brachypodio sylvatici-Abietetum sibiricae*; 21 – *Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris*; 22 – *Cladonio arbusculae-Pinetum sylvestris*; 23 – *Geo rivali-Pinetum sylvestris*; 24 – *Equiseto scirpoidis-Piceetum obovatae*; 25 – *Aconogono alpini-Quercetum roboris*; 26 – *Violo collinae-Piceetum obovatae*; 27 – *Tilio cordatae-Pinetum sylvestris*; 28 – *Euonymo verrucosae-Pinetum sylvestris*; 29 – *Violo rupestris-Pinetum sylvestris*; 30 – *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris*; 31 – *Asaro europaei-Piceetum obovatae*; 32 – *Seseli krylovii-Pinetum sylvestris*; 33 – *Pyrethro corymbosi-Pinetum sylvestris*; 34 – *Frangulo alni-Piceetum obovatae*; 35 – *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae*; 36 – *Adenophoro lilifoliae-Piceetum obovatae*; 37 – *Linnaeo borealis-Piceetum abietis*; 38 – *Seseli krylovii-Laricetum sukaczewii*; 39 – *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris*; 40 – *Zigadeno sibirici-Pinetum sylvestris*; 41 – *Bistorto majoris-Piceetum obovatae*; 42 – *Myosotido sylvaticae-Pinetum sylvestris*.

Рис. 5. Отношение (К) числа видов с высокой интенсивностью спороношения к числу видов с редким/отсутствующим половым размножением в регионе

сообществах (асс. *Myosotido sylvaticae-Pinetum sylvestris*, *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris*).

В бриокомпоненте условно-коренных лесов Башкортостана приблизительно 40 % видов размножаются в основном за счет спор, 1/3 этих видов имеют еще и специализированные органы вегетативного размножения. Виды с редким или отсутствующим в регионе половым размножением составляют приблизительно 60 % от всей бриофлоры лесов, причем около 2/3 из них не имеют специализированных органов вегетативного размножения, то есть могут считаться видами с низким репродуктивным усилием. Данные показатели подсчитаны для всей бриофлоры лесов, без учета постоянства видов в сообществах. Если же проанализировать бриокомпонент конкретных ассоциаций, то виды с интенсивным спороношением, как правило, имеют высокое постоянство и обилие в лесах с доминированием лиственных пород. Большинство видов с низким репродуктивным усилием обычно имеют низкое постоянство и отмечены в темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесах.

Коэффициент соотношения количества видов с высокой интенсивностью спороношения к числу видов, которые размножаются в основном вегетативным путем, косвенно позволяет судить о длительности ненарушенного существования сообществ, но необходимо учитывать субстратную приуроченность видов. Такие данные, наряду с анализом флористического состава, могут быть полезны для оценки сходства экологической структуры лесных бриоценофлор и мониторинга за состоянием лесных сообществ.

3.6.5. Жизненные стратегии видов

Специфика организации гаметофита мохообразных – небольшие размеры, слабое развитие ризосферы, примитивная проводящая система и пр. [Абрамов, Абрамова, 1978; Игнатов, Игнатова, 2003], предполагает и отличные от других высших растений экологические особенности. Эволюция мохообразных шла в направлении расширения их экологической сферы и связана с реализацией жизненной стратегии, заключающейся в уклонении от конкуренции (приспособленность к эпифитному и эпилитному образу жизни, заселение пионерных местообитаний) и повышении степени

устойчивости к неблагоприятным факторам среды обитания: перегреванию субстрата, недостатку и переизбытку влаги, дефициту минеральных веществ и пр. [Бойко, 1990; Рыковский, 1989; Ахминова, 1983 и др.].

Интегральная характеристика видов – их эколого-фитоценологические стратегии (ЭФС), т.е. способ выживания в условиях разных экотопов, сообществ и режимов экзогенных нарушающих воздействий. Знание ЭФС видов и учет соотношения видов с разными стратегиями является необходимым условием для понимания и построения моделей фитоценозов [Миркин, Наумова, 1998]. Общими чертами предложенных на настоящий момент функциональных классификаций [Раменский, 1938; Grime, 1974; Greenslade, 1983 и пр.] являются качество и продолжительность стабильного существования местообитания или ниши, которую организм занял в результате естественного отбора [Grime et al., 1990].

Как правило, при определении типа стратегий растений учитываются такие признаки, как отношение к степени благоприятности абиотических условий среды, способность переживать нарушения, жизненная форма, уровень взаимоотношений растений, способ регуляции плотности популяции, возрастной состав популяции, степень репродуктивного усилия и пр. [Миркин, Наумова, 1998]. В отношении бриофитов определить некоторые этих признаков на практике очень сложно. Например, одна спора часто дает начало нескольким побегам, выросшим из почек на протонеме, далее этот эффект может усилиться за счет вегетативного размножения. Возникает вопрос, что считать индивидуумом при популяционных исследованиях, как определять их численность, плотность, возрастной состав и т.п. [During, 1979]. Аналогичные трудности возникают при определении скорости роста, ежегодной продуктивности видов мохообразных, которые более менее успешно удается определить лишь в сообществах с высоким участием бриофитов – например, в водно-болотных экосистемах [Гончарова, 2004; Grosvernier et al., 1997; Ilyashuk, 2002]. Очень мало информации о фитоценологической роли, взаимовлиянии и конкурентоспособности видов [During, 1979; Grime et al., 1990; Økland, 1994; Черепанова, Ипатов, 2003].

Использование системы ЭФС Макклиода-Пианки, основанной на представлениях о R- и K-отборе [MacArthur, Wilson, 1967; Pianka,

1970 и др.], по отношению к бриофитам показало, что в рамках этой одномерной системы виды кратковременно существующих местообитаний и многолетние виды, типичные для климаксовых сообществ, находятся на разных полюсах. Однако недостаток информации о процессах, определяющих причины отмирания побегов, механизмах взаимосвязи плотности популяций и смертности особей и прочих малоизученных особенностях популяционной динамики бриофитов не позволяет оценить перспективность этой системы для мохообразных [Slack, 1977].

В соответствии с двумерной моделью Раменского-Грайма [Раменский, 1938; Grime, 1974; Grime et al., 1990] мохообразные могут быть отнесены к категориям рудералов (например, *Leptobryum pyriforme*, *Tortula truncata*, *Funaria hygrometrica*) и стресс-толерантов (*Grimmia pulvinata*, *Andreaea rupestris*), включая многочисленные переходные типы. В рамках этой системы иногда могут выделяться дополнительные категории – например, фитоценологических и экотопических пациентов [Бойко, 1990]. В качестве виолентов иногда рассматриваются эдификаторы моховых сообществ, обладающие сильно выраженным вегетативным ростом и умеренным спороношением [Андреева, 2002]. Существует и другая точка зрения, утверждающая, что конкуренты *sensu stricto* среди бриофитов не встречаются [Grime et al., 1990]. В соответствии с ней представители таких родов, как *Sphagnum*, *Polytrichum*, *Pleurozium*, *Brachythecium* и др. доминанты болот, влажных лугов и бореальных лесов, не являются конкурентами, т.к. доминирование является следствием их способности к высокоэффективному использованию ресурсов, а не конкурентной борьбы. Эти виды способны доминировать лишь в тех условиях, когда истинные конкуренты – представители сосудистых растений отсутствуют, т.к. физико-химические условия местообитания выходят за пределы их толерантности [Grime et al., 1990]. Тем не менее экспериментальным путем было установлено, что морфологическая пластичность и скорость роста (являющиеся косвенными показателями более высокой конкурентоспособности) у напочвенных видов лесов, лугов и нарушенных местообитаний, были значительно выше, чем у эпилитов. Причина этого, вероятно, состоит в том, что в таких экстремальных, бедных питательными веществами местообитаниях, как скальные выходы, для бриофитов характерны медленные, периодически приостанав-

ливающиеся процессы роста и обновления тканей и клеток, что обуславливает низкий прирост биомассы. Поэтому приспособления к изменениям окружающей среды у бриофитов, являющихся стресс-толерантами, проявляются не за счет морфогенетической пластичности, а в результате быстрых и обратимых физиологических процессов [Grime et al., 1990; Furness, Grime, 1982; Rincon, Grime, 1989].

В настоящее время в Европе популярна система жизненных стратегий бриофитов, одним из ключевых критериев которой является их реакция на изменения окружающей среды, выражающиеся в продолжительности существования и степени вероятности появления пригодных для мохообразных местообитаний [During, 1979, 1992]. В соответствии с этой системой на первый план выходит зависимость жизненных стратегий бриофитов от комплекса абиотических факторов по сравнению с фитоценотическими отношениями. При определении типа стратегии вида учитываются такие признаки, как продолжительность жизни гаметофита, размер спор и степень репродуктивного усилия. Для классификации жизненных форм мохообразных используется система форм роста бриофитов [Gimingham, Robertson, 1950]. Ниже приведена краткая характеристика основных типов стратегий этой системы.

1. Виды-беженцы (fugitives)

Данный тип стратегии характерен для непредсказуемых кратковременных изменений окружающей среды. Виды-беженцы часто являются первыми поселенцами при вторичных сукцессиях. Для них свойственны короткая продолжительность жизни (обычно менее 1 года), высокая активность полового воспроизведения при почти полном отсутствии вегетативного размножения. Споры маленькие, менее 20 мкм, долго сохраняющие свою жизнеспособность. Форма роста – преимущественно открытая дернина (Open Turf). Этот тип стратегии довольно редко встречается среди мохообразных, один из немногочисленных примеров – *Funaria hygrometrica* [During, 1979].

2. Виды-колонисты (colonists)

Стратегия видов-колонистов часто встречается в местообитаниях, возникающих непредсказуемо во времени и пространстве, но более-менее предсказуемо меняющихся через несколько лет (через небольшое количество генераций). Колонисты характерны

для начальных стадий первичных и вторичных сукцессий. Продолжительность жизни – средняя, скорость роста – небольшая, степень репродуктивного усилия – высокая, причем вегетативное размножение в основном осуществляется на ранних стадиях жизни (зачастую с нескольких месяцев), спорофиты образуются позже (с 1)–2–3 лет), но чаще. Споры маленькие, меньше 20 мкм, у большинства видов хорошо сохраняющиеся. В пределах этой группы выделяются истинные колонисты (colonists s.s.) – например, *Bryum argenteum*, а также колонисты с пионерным характером (pioneers)–представители родов *Andreaea*, *Grimmia*. Форма роста – низкая дернина (Short Turf), реже – открытая дернина (Open Turf) или ковер (Thalloid Mat). Примеры видов: *Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Marchantia polymorpha*. Два последующих типа стратегии не ограничены конкретными стадиями сукцессии, так как могут быть представлены на любой стадии.

3. Однолетние виды-челноки (annual shuttle)

Этот тип стратегии характерен для местообитаний, которые существуют только короткий период (1–2 года и менее) на одном участке, но часто возобновляются в пределах одного и того же сообщества или по соседству. Жизненный цикл этих видов зачастую строго детерминирован сезонными флюктуациями и некоторым стрессовым неблагоприятным периодом, который возможно пережить только на стадии спор. Для них характерны малая продолжительность жизни (до 1 года), высокая активность полового размножения (спороношение начинается с ранних периодов жизни, обычно ранее 1 года). Вегетативное размножение преимущественно отсутствует. Споры большие, 25–50 (–200) мкм, сохраняют жизнеспособность в течение нескольких лет. Форма роста – открытая дернина или таллоидный ковер, редко – низкая дернина. Этот тип стратегии встречается в таких условиях, как, например, следы копыт, отпечатки подошв вдоль ручьев, на тропинках, экскрементах крупных животных, на некоторых ложбинках в сухих кальцефильных злаковниках. Примеры: *Physcomitrium pyriforme*, *Tortula acaulon*.

4. Краткоживущие виды-челноки (short-lived shuttle)

Этот тип стратегии очень сходен с предыдущим, но виды отличаются более продолжительным периодом жизни (несколько лет), более поздними сроками первого спороношения (в 2–3 года). Споры большие, 25–50 (100) мкм. Форма роста – низкая дернина или тал-

лоидный ковер. Условия, в которых растут виды с этим типом стратегии, могут быть те же, что и у предыдущего типа, но отсутствует строгое избегание (пережидание на стадии спор) неблагоприятных сезонов и, кроме того, время существования подходящих местообитаний продолжительнее – 2–3 года и более. Некоторые виды растут на временно открытых пятнах в возвышенных частях засоленных болот, кочках животных (*Tetraplodon mnioides*) и кальцефитных лугах.

5. Многолетние виды-челноки (long-lived shuttle)

Виды этой стратегии приспособлены к стабильным условиям среды, подходящие им местообитания многочисленны в сообществах (например, стволы деревьев), но предсказуемо исчезают через определенный период. Для этих видов характерны большая продолжительность жизни, умеренная, до отсутствующей, активность полового и вегетативного размножения. Возраст, в котором начинается вегетативное размножение, разный, в норме – превышает 1–2 года; возраст начала спороношения – гораздо выше (более 5 лет). Споры (у регулярно спороносящих видов) крупные, более 25 мкм, сохраняют жизнеспособность недолго, вегетативные диаспоры также крупные. Формы роста – подушки (*Cushions*), грубые коврики (*Rough Mats*), гладкие коврики (*Smooth Mats*). Пример – многие эпифиты (*Leucodon sciurooides*, *Frullania bolanderi*, некоторые представители родов *Orthotrichum*, *Ulota*). Нередок тип стратегии, промежуточный между этим типом и видами-колонистами. Различия между этим типом и следующим также не всегда четкие.

6. Многолетние стайеры (perennial stayers)

Наиболее распространенный тип стратегии в сообществах последних стадий сукцессии: в более-менее постоянных, длительно сохраняющихся условиях, или в регулярно флюктуирующих условиях, к изменениям которых растения толерантны. К этому типу относится большинство видов болот и лесной подстилки. Они характеризуются большой продолжительностью жизни (многолетники), низкой активностью полового и вегетативного размножения. Первое спороношение обычно начинается через несколько лет. Споры маленькие, менее 20 мкм; продолжительность жизнеспособности разная. Жизненные формы: дендроидная, коврики, крупные подушки. В пределах этой группы выделяются так называемые конкурентные многолетники (*competitive perennials*)

и многолетние стресс-толеранты (stress-tolerant perennials). Примеры – *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Climacium dendroides*, представители родов *Drepanocladus*, *Brachythecium*.

7. Доминанты (dominants)

К этой категории предложено отнести виды с большой продолжительностью жизни, крупными (более 20 мкм) спорами и низким репродуктивным усилием. Автор отмечает, что данный тип встречается редко, примером могут служить некоторые представители рода *Sphagnum*.

Следует отметить, что данная система ЭФС в основном применима для видов умеренной зоны, т.к. в тропиках наблюдается более высокое разнообразие форм роста и адаптационных характеристик бриофитов [During, 1992; Thiers, 1988; Kürschner, 2000].

Анализ спектров ЭФС бриофитов различных территорий может быть перспективен при оценке степени антропогенного воздействия на природные экосистемы. Исследования показали, что высокая представленность напочвенных видов со стратегиями беженцев (*Funaria hygrometrica*), истинных колонистов (*Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*), а также конкурентных многолетников (*Brachythecium rutabulum*) является следствием интенсивного освоения территории; сокращающаяся численность эфемерных колонистов и однолетних челноков обусловлена интенсивными методами ведения сельского хозяйства. Изменение методов хозяйствования и выпадение кислотных дождей привели к уменьшению доли пионерных и короткоживущих челночных видов и возрастанию роли многолетних конкурентов на меловых злаковниках в Дании [During, Willems, 1986]. Достаточно интересные результаты были получены при сопоставлении спектров массовых и редко встречающихся видов Венгрии и Великобритании [Orbán, 1992; Longton, Hedderson, 2000], старовозрастных и молодых еловых лесов Норвегии [Frisvoll, 1997], видов, растущих на разных типах субстратов в контрастных по экологическому режиму местообитаниях [Kürschner, 2004].

Анализ спектра жизненных стратегий мохообразных условно-коренных лесов Башкортостана выявил существенные отличия по этому показателю у видов разных субстратных групп (табл. 6).

Среди эпифитов и эпиксиллов преобладают виды со стратегией колонистов и челноков, среди эпигейных и эпилитных видов – многолетние стайеры. Это связано с тем, что период существова-

Характеристики субстратных групп мохообразных условно-коренных лесов РБ

Субстратные группы	Эпифиты и эпиксилы	Напочвенные виды	Эпилиты
Количество видов	60	102	52
Бокоплодные мхи	48%	36%	40%
Верхоплодные мхи	22%	53%	52%
Печеночники	30%	11%	8%
Половые типы			
1-домные виды	54%	23%	40%
2-домные виды	43%	71%	60%
Многодомные виды	3%	6%	–
Жизненные стратегии			
Колонисты	62%	23%	25%
Челноки	13%	10%	12%
Многолетние стайеры (стресс-толеранты)	25%	28%	63%
Многолетние стайеры (конкуренты)	–	27%	–
Доминанты	–	13%	–
Особенности размножения			
Виды с частым спороношением	63%	35%	20%
Виды с наличием специализированных органов вегетативного размножения	50%	14%	23%

ния стволов деревьев и гнилой древесины ограничен несколькими годами или десятилетиями, поэтому стратегия выживания эпифитных и эпиксильных видов направлена на активное расселение. В то же время доля колонистов и челноков среди напочвенных и эпилитных лесных видов невысока, так как продолжительность существования их субстратов намного дольше.

Высокая (более 50% бриоценофлор ассоциаций) доля колонистов в основном характерна для изолированных, фрагментированных сообществ, часто представленных фрагментами в лесостепи или среди сельхозугодий. Это сообщества ксоромезофитных дубовых и липово-кленово-дубовых лесов и пойменных сероольшаников. Как правило, виды-колонисты (*Stereodon pallescens*,

Sciuro-hypnum reflexum, *Pylaisia polyantha*) имеют высокое постоянство в сообществах.

Разнообразие видов-челноков может являться индикатором стабильного режима освещенности и увлажнения в пределах лесного сообщества. Особенно много челноков среди видов рода *Mnium* и печеночников. Вероятно, это связано с тем, что в местообитаниях с высоким уровнем влажности воздуха, на которые приходится основное распространение печеночников (тропические области, болота, тундры, влажные скалы в ущельях гор и пр.), складываются условия, благоприятные для спороношения. Как правило, печеночники (за исключением юнгерманниевых и рода *Marchantia*) имеют большие споры размером 30–90 (200) мкм. Крупный размер спор, а также специфический характер вскрытия коробочек печеночников обуславливает выпадение большей части спор вблизи родительского растения и ограничивает возможности их распространения ветром [Потемкин, 2007].

В Башкортостане повышенное разнообразие видов со стратегией челноков (*Pylaisia selwynii*, *Frullania bolanderi*, *Leucodon sciuroides*, *Dicranum fragilifolium*, *Mnium lycopodioides* и др.) отмечено в сообществах старовозрастных широколиственно-темнохвойных и высокоотравных темнохвойных лесов долин горных рек Уфимского плато и Южного Урала (асс. *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae*, *Violo collinae-Piceetum obovatae*, *Adenophoro lilifoliae-Piceetum obovatae*, *Equiseto scirpoidis-Piceetum obovatae* и др.). Авторы считают, что в регионе к этому же типу стратегии следует относить *Dicranum viride*, *D. flagellare*, *Orthotrichum obtusifolium* и некоторые другие виды, которые, хоть и имеют споры небольшого размера, но на Южном Урале размножаются преимущественно вегетативно, поэтому их диаспоры не могут распространяться на большое расстояние.

Напочвенные виды лесных мхов представлены видами с разными типами стратегий. Небольшую часть среди них составляют колонисты (*Leptobryum pyriforme*, представители рода *Dicranella*, *Ceratodon purpureus* и др.), заселяющие обнаженную минеральную почву на вывалах, обочинах лесных дорог, около нор животных и в других микроместообитаниях. Присутствие лесных пионерных видов в сообществах зависит от нарушений умеренной интенсивности, обеспечивающих постоянный приток пригодных субстра-

тов. После того, как эти субстраты со временем разрушаются, они заселяются бриосообществами средних сукцессионных стадий. Исследования в еловых лесах Орегона показали, что в старовозрастных лесах (>200 лет) вывалы были в два раза чаще, чем в спелых (>100–150 лет), при этом ряд видов колонистов, заселяющих обнаженную минеральную почву, были отмечены только в старовозрастных лесах и отсутствовали в 50-летних древостоях (Rambo, 2001). Доля этих видов в сообществах условно-коренных лесов Башкортостана невысока, наиболее характерны они для ельников, в которых часты вывалы старых деревьев.

Основная часть напочвенных лесных бриофитов имеют стратегию многолетних стайеров (*Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Polytrichum formosum*, *P. pallidisetum* и др.). Высокой долей стайеров в бриоценофлоре характеризуются в основном сообщества темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесов. В старовозрастных лесах ассоциаций *Bistorto majoris-Piceetum obovatae*, *Zigadeno sibirici-Pinetum sylvestris*, *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae*, *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* на долю стайеров приходилось более 45% бриоценофлор ассоциаций.

Проведенное сравнение показало, что при анализе экологического режима, степени нарушенности и фрагментированности лесных сообществ довольно эффективными методами анализа является изучение спектра жизненных стратегий бриофитов и выявление соотношения в бриоценофлорах видов с разной степенью репродуктивного усилия. Для лесных сообществ с неразвитым напочвенным моховым покровом и отсутствием выходов камней, использование этих методов анализа может иметь существенные ограничения.

Наиболее высокое богатство бриокомпонента отмечено в старовозрастных лесах. Оно складывается в основном из видов, имеющих низкое постоянство, невысокую репродуктивную активность и ограниченные способности к расселению. Период длительного ненарушенного существования леса обеспечивает для них гетерогенность местообитаний и самое главное – время, необходимое для успешной колонизации новых субстратов. Выявление и охрана таких территорий является основным условием для сохранения биоразнообразия бриофитов в регионе.

Глава 4. БРИОКОМПОНЕНТ ВТОРИЧНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО УРАЛА И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ФОРМИРОВАНИЯ

На рубеже тысячелетий в науке о растительности отмечается резкое повышение интереса к изучению динамики растительных сообществ [Крышень, 2006; Уланова, 2006 и др.]. Это объясняется возрастающим воздействием человека на природные экосистемы, следствием которого являются нарушения различного масштаба [Миркин, Наумова, 2012]. Растительность лесов испытывает особенно сильный антропогенный пресс, в связи с высоким уровнем вовлеченности в хозяйственную деятельность, загрязнением окружающей среды и рекреационной нагрузкой. В то же время лесные экосистемы характеризуются высоким уровнем биологического разнообразия, в формирование которого вносят свой вклад условия произрастания, набор лесообразующих пород и флористический состав нижних ярусов, пространственная и возрастная структура древостоя, наличие в пределах лесных сообществ ограниченных мезо- и микроместообитаний (ручьев, скальных выходов и пр.), история растительности и многие другие факторы [Выявление и обследование..., 2009 а]. В связи с этим изучение восстановительных сукцессий на вырубках представляет особый научный интерес как для мониторинга биоразнообразия, так и для оценки экологических функций производных сообществ.

Начиная с 18 века леса Башкортостана подвергались интенсивной эксплуатации, в результате чего лесистость современной территории республики снизилась с 70 до 40%. Кроме того, в результате ведения экстенсивного лесного хозяйства в последние полвека площади естественных лесов резко сократились, замещаясь производными березовыми и осиновыми древостоями [Попов, 1980; Мартыненко и др., 2014].

Антропогенная трансформация лесных местообитаний влияет на все компоненты лесных сообществ, включая мохообразные. На месте рубок в процессе естественного возобновления существенно изменяется разнообразие напочвенного покрова, формируются

длительно производные леса другого типа, с сильно отличающимся составом древостоя и экологическим режимом [Широких и др., 2013; Ivanova, 2014; Yan et al., 2013 и др.]. Известно, что многие виды лесных бриофитов чувствительны к флуктуациям микроклиматических условий, особенно к излишне высоким показателям освещенности, температуры и аэрации местообитаний [Marschall, Proctor, 2004], но в Башкортостане влияние рубок на разнообразие мохообразных было практически не изучено [Baisheva et al., 2015a].

В соответствии с генетической лесной типологией Б.П. Колесникова [1974] все леса (экосистемы), представляющие определенную стадию восстановительной или возрастной сукцессии, должны быть объединены в один динамический тип леса, развивающийся в определенном типе лесорастительных условий [Ivanova, Zolotova, 2014]. На основе этого подхода особое значение приобретает изучение изменений бриокомпонента сукцессионных сообществ, которые формируют цикл в одном типе лесорастительных условий. Это позволяет на ландшафтном уровне оценить потенциальное изменение разнообразия бриофитов, которое может произойти после вырубки того или иного типа леса, а также спланировать мероприятия по охране лесных видов мхов и печеночников.

На основе метода хроносиквенсов проводились исследования естественных восстановительных процессов, проходящих на месте рубок горных лесов Южного Урала [Кунафин и др., 2011; Широких и др., 2012 а, 2012 б и др.]. Было установлено, что ход восстановительной сукцессии не является строго детерминированным. Например, в зависимости от того, в какое время проводилась рубка – зимой или летом, ход и стадии сукцессии могут сильно различаться. После зимней рубки, когда напочвенный покров нарушается в меньшей степени, процесс лесовосстановления идет быстрее, и через 2–5 лет на вырубках начинают появляться первые всходы семян деревьев. При летних рубках происходит сильная трансформация травяного и мохового яруса вследствие трелевки бревен и сжигания порубочных остатков. В этом случае ход восстановительной сукцессии может существенно замедлиться, так как эти участки часто зарастают луговыми сообществами с плотным травяным ярусом, который в течение длительного периода (до 20 и более лет) препятствует развитию семян деревьев. Подобные сообщества относят к ингибирующим стадиям сукцессии [Широких и др., 2013].

Следует отметить, что авторами исследования процессов лесовосстановления в РБ начаты недавно. В силу объективных причин не для всех типов лесной растительности удалось описать все стадии сукцессии. Наиболее полно был реконструирован сукцессионный ряд только на месте рубок сосняков-зеленомошников. Для темнохвойных травяно-зеленомошных и травяных лесов ранние сукцессионные стадии не были выявлены, потому что эти леса интенсивно вырубались на склонах хребтов Нары, Машак, Кумардак, Зигальга 40–80 лет назад. После учреждения Южно-Уральского государственного природного заповедника рубки на этой территории прекратились, поэтому сделать репрезентативную выборку описаний сообществ начальных стадий сукцессии не удалось [Кунафин, 2014]. Также не удалось описать ранние стадии сукцессии и для широколиственно-темнохвойных лесов на Уфимском плато. Представленные результаты исследований носят предварительный характер, авторы не претендуют на полноту и охват всех типов лесовосстановительных процессов, проходящих на территории республики.

В представленных ниже разделах вначале приводится характеристика бриоценофлор спелых и приспевающих вторичных лесов, затем обсуждается динамика бриокомпонента в ходе восстановительной сукцессии.

4.1. Сообщества на месте рубок травяно-зеленомошных сосновых лесов

На месте рубок сосновых чернично-зеленомошных лесов ассоциации *Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003 (союз *Dicrano-Pinion*) описаны длительно-производные вторичные травяные сосново-березовые леса субассоциации *Vupleuro longifolii-Pinetum sylvestris betuletosum pendulae* Kunafin 2014 (иерархическое положение этого и последующих синтаксонов, представляющих сообщества спелых и приспевающих вторичных лесов, дано в разделе 3.1). Исследования проводились в районе светлохвойных лесов центральной части Южного Урала [Реестр..., 2010] на территории Белорецкого района РБ. Сообщества описаны в верхних частях северных склонов с крутизной 3–15° в диапазоне высот 450–700 м над ур. м.

Среднее проективное покрытие древесного яруса – 60%. Первый ярус сформирован *Betula pendula*, высота деревьев – 28 (32) м, диаметр стволов – 32–40 см, стволы ровные. Возраст берез первого яруса – 100–120 лет. Второй ярус слабо развит и представлен единичными деревьями березы и сосны высотой 16–20 м, диаметр стволов – 10–15 см. Подрост и подлесок развиты слабо, проективное покрытие не превышает 5%. В подросте доминируют *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*, в подлеске – *Sorbus aucuparia*. Средний возраст подроста сосны – 10–13 лет. Кустарниковый ярус представлен одиночными экземплярами *Chamaecytisus ruthenicus*. В травяном ярусе доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex digitata*, содоминирует *Rubus saxatilis*. Среднее проективное покрытие травостоя – 70%, средняя высота – 30 см. [Кунафин, 2014].

На 17 пробных площадях выявлено 37 видов мохообразных. Эпифиты практически отсутствуют. На основаниях стволов и гнилой древесине высокое постоянство имеют *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Stereodon pallescens*, *Callicladium haldanianum*, *Sanionia uncinata*, *Platygyrium repens*. Бореальные виды *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium* и др. растут преимущественно на валеже и основаниях стволов, изредка встречаясь на почве. Выходы камней немногочисленны, на каменистых субстратах единично отмечены *Paraleucobryum longifolium* и *Eurhynchiastrum pulchellum*. Покрытие напочвенных мхов очень низкое, 1–2%. На почве и подстилке изредка встречаются *Sciuro-hypnum curtum*, *Atrichum undulatum*, *Rhodobryum roseum*, *Brachythecium salebrosum* и др. виды [Baisheva et al., 2015].

Проведенные исследования позволили восстановить ход сукцессии в течение 1–120 лет после рубки (табл.7). Исходный тип леса – условно-коренные сообщества субассоциации ***Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris molinietosum caeruleae*** Kunafin 2014 prov. Это старовозрастные (>110 лет) травяно-чернично-зеленомошные сосновые леса с небольшим участием березы и лиственницы. В травяном ярусе доминируют *Vaccinium myrtillus* и *Rubus saxatilis*. Проективное покрытие мохового покрова 50%, преобладает *Pleurozium schreberi*, высокое постоянство имеют *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Ptilium crista-castrensis*. Наиболее часто встречающимися

**Показатели бриокомпонента (БК) сукцессионных сообществ,
возникших на месте вырубki травяно-зеленомошных
сосновых лесов на Южном Урале**

Тип сообщества	Возраст сообщества / время после рубки, лет	Число видов мхов	Уровень сходства с БК исходного типа леса (к-т Жаккара)
Условно-коренной травяно-чернично-зеленомошный сосновый лес	>110	40	1
Сукцессионные сообщества			
Осоково-вейниковый луг	1–2	29	0.6
Зарастающий березой вейниковый луг с <i>Melampyrum pratense</i>	3–5	13	0.26
Зарастающий березой вейниковый луг с <i>Aegopodium podagraria</i>	5–10	22	0.38
Молодой вейниково-осоковый березняк	10–15	34	0.61
Осоково-вейниковый сосново-березовый лес	40–120	37	0.75
Ингибирующие стадии			
Вейниковый луг	3–20	33	0.43
Высокотравное сообщество с иван-чаем	1–20	14	0.32

видами на основаниях стволов деревьев и гнилой древесине являются *Dicranum montanum*, *Ptilidium pulcherrimum* и *Stereodon pallescens*. Эпилитные и эпифитные виды встречаются редко [Широких и др., 2013; Кунафин, 2014; Baisheva et al., 2015].

Если во время рубки напочвенный покров был нарушен в не очень сильной степени, то через 1–3 года на вырубке формируется осоково-вейниковое сообщество. В этот период вследствие высокой освещенности напочвенного покрова покрытие бореальных мхов резко сокращается (с 80% до 40%) в отличие от *Calamagrostis arundinacea* и *Carex rhizina*, которые увеличивают свое обилие

очень быстро (от 5 до 15–25%). Бореальные травы и мхи в основном группируются вокруг пней и оснований отдельно стоящих деревьев, которые оставлены в качестве источников семян для возобновления древостоя.

Через 2–3 года осоково-вейниковые луга начинают зарастать березой. В районе исследований данный тип сообществ обычно представлен 2 вариантами, сменяющими друг друга в ходе сукцессии: с содоминированием *Melampyrum pratense* (3–5 лет после рубки) и *Aegopodium podagraria* (5–10 лет после рубки).

Луговое сообщество варианта *Melampyrum pratense* характеризуется плотным (ОПП 40–60%) и высоким (20–80 см) травяным ярусом, в котором доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Carex rhizina*, *Rubus saxatilis*, а также появлением значительного количества проростков деревьев [Кунафин, 2014]. Состав мохообразных беден и сильно отличается от бриокомпонента вырубленного леса вследствие слабой представленности эпиксильных видов. Напочвенный ярус мхов продолжает сокращаться, относительно высокое обилие сохраняют только *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

Сообщества варианта *Aegopodium podagraria* характеризуются активным ростом подроста березы, сосны и изредка ели (высота молодых деревьев 1–3 м), продолжающимся сокращением покрытия напочвенных мхов (до 10%) и возрастанием покрытия осок и злаков (*Calamagrostis arundinacea*, *Molinia caerulea*, *Carex rhizina* и др.). Бореальные травы представлены слабо, бриофиты растут в основном на гнилой древесине, пнях и порубочных остатках.

Через 10–15 лет на вырубке формируется молодой березняк с небольшим участием сосны. В травяном ярусе этих лесов доминируют *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex rhizina*, *Rubus saxatilis*. По сравнению с сообществами предыдущей сукцессионной стадии проективное покрытие травяного яруса немного снижается вследствие затенения со стороны древостоя (ОПП деревьев 35–40%, высота 3–6 м). Это положительно сказывается на моховом покрове (ОПП 25–60%, в среднем 35%), в котором доминируют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

Гемибореальные травяные сосново-березовые леса субассоциации *Bupleuro longifoliae-Pinetum sylvestris betuletosum pendulae* Kunafin 2014 prov. формируются через 25–40 лет после рубки

и могут существовать до 100 и более лет (фото 16). В травяном ярусе этих лесов доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis* и *Carex rhizina*. Проективное покрытие травяного яруса достигает 55–70%, подавляя развитие бриофитов и возобновление деревьев хвойных пород. Покрытие напочвенных мхов низкое (3%), виды в основном растут на основаниях стволов берез и гнилой древесине.

В данной сукцессионной серии было описано два типа ингибирующих сообществ: высокотравные луга и сообщества с доминированием иван-чая (*Chamaenerion angustifolium*). Луговые сообщества характеризуются высоким видовым богатством, в их составе представлено высокотравье, разнотравье, злаки и осоки, доминируют *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex rhizina* и др. виды. Проективное покрытие мохообразных невысоко (до 5%). Состав бриофитов гетерогенный, в нем сочетаются бореальные виды (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и др.), рудеральные светолюбивые виды-колониисты (*Dicranella heteromalla*, *Leptobryum pyriforme*, *Pohlia nutans* и др.) и эпиксилы (*Dicranum montanum*, *Brachythecium salebrosum* и др.), растущие на порубочных остатках и пнях.

Заросли иван-чая занимают сильно нарушенные участки небольшого размера (15–30 м²), на которых, как правило, проходило сжигание порубочных остатков. Высокий травяной покров *Chamaenerion angustifolium* и содоминанта *Urtica dioica* (180–220 м высотой). Моховой покров имеет низкое проективное покрытие (2%), состав видов исключительно беден (относительно высокое постоянство имеют только *Pleurozium schreberi* и *Sciuro-hypnum curtum*). Наблюдения показывают, что участки, занятые ингибирующими сообществами, очень медленно зарастают лесом. Зарастание, как правило, связано с затенением, ослабляющим рост и развитие трав, и идет от края близлежащего невырубленного лесного участка или при расширении куртин подроста, единично сохранившегося при рубке [Широких и др., 2013].

В ходе лесовосстановительной сукцессии видовое богатство бриофитов вначале резко снизилось (приблизительно на 70% в течение 3–5 лет после рубки), но затем начало постепенно восстанавливаться. Количество эпиксилы через 3–5 лет после рубки сократилось на 75–80%, но уже в 20-летнем березовом лесу большинство

видов восстановило свое обилие и постоянство. У напочвенных мхов через 3–5 лет после рубки разнообразие сократилось почти наполовину, в то время как проективное покрытие снижалось более постепенно (с 80 до 10% в течение 10 лет после рубки). Самые низкие показатели покрытия напочвенных мхов (1–3%) отмечены при завершении формирования спелого вторичного березового леса и в ингибирующих стадиях сукцессии.

Подводя итоги, следует отметить, что на месте рубок травяно-зеленомошных сосняков сформировался длительно-производный вторичный сосново-березовый лес, который отличается от вырубленного леса составом древостоя, более высокими показателями покрытия травяного яруса, слабо развитым моховым покровом и др. [Широких и др., 2013; Vaisheva et al., 2015a]. По количеству видов бриокомпоненты вторичного и исходного типов леса близки, но флористический состав не идентичен, значения коэффициента Жаккара не превышают 0.75 (табл. 7). Большинство видов, которые имели высокое постоянство в травяно-зеленомошных сосновых лесах, присутствуют и во вторичных березняках. Ксеромезофильные мхи, растущие на основаниях стволов и гнилой древесине (*Stereodon pallescens*, *Dicranum montanum* и др.) сохраняют или даже увеличивают свое постоянство. Бореальные напочвенные виды (*Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium* и др.) снижают свое обилие, но сохраняются во вторичном лесу, выживая на гнилой древесине и основаниях стволов берез. Различия в составе бриокомпонента исходного и вторичного типа леса в основном заключаются в отсутствии видов, имеющих низкое постоянство в сообществах (*Mnium spinosum*, *Cephaloziella hampeana*, *Chiloscyphus minor* и др.).

4.2. Сообщества на месте рубок высокотравно-зеленомошных пихтово-еловых лесов

На месте рубок условно-коренных темнохвойных травяно-зеленомошных лесов ассоциации *Bistorta majoris-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov. (союз *Piceion excelsae*), были изучены сообщества вторичных вейниково-разнотравно-зеленомошных и вейниково-чернично-зеленомошных березняков. Описания выполнены

на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника в Ямантауском районе темнохвойных лесов и высокогорной растительности [Реестр..., 2010] на хребтах Машак и Кумардак в Белорецком районе РБ. Местообитания сообществ – средние и верхние части склонов гор и хребтов. Для сообществ ассоциации характерны хорошо увлажненные слаборазвитые горнолесные почвы, многочисленные выходы камней, наличие горных ручьев и участков с небольшим застойным увлажнением [Широких и др., 2012б].

Вейниково-разнотравно-зеленомошные березовые леса субассоциации *Bistorta majoris-Piceetum obovatae betuletosum pubescentis* Shirokikh et al. 2012 prov. описаны на склонах северной и северо-западной экспозиции с крутизной 5–30° в диапазоне высот 700–1000 м над ур. м.

В первом ярусе древостоя доминирует *Betula pubescens*, изредка встречается *Picea obovata*. Возраст деревьев первого яруса – 65–80 лет. Среднее проективное покрытие древесного яруса – 70%, данный показатель может варьировать от 45 до 85%, в зависимости от площади выходов камней и крутизны склона. Средняя высота древостоя составляет 20–25 м, средний диаметр стволов – 23 см. Отдельные старые деревья на крутых склонах, которые, по всей вероятности, избежали рубки и остались в качестве семенников, могут достигать высоты 36 м при диаметре стволов 60 см.

В этих сообществах наблюдается массовое возобновление темнохвойных пород. Во втором и третьем ярусах доминируют *Picea obovata* и *Abies sibirica*, меньшее обилие имеет *Betula pubescens*. Среднее проективное покрытие подъярусов составляет 10–20%. Кустарниковый ярус слабо развит, сформирован *Rubus idaeus*, *Atragene speciosa*, *Ribes spicatum* и *R. nigrum*.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 20 до 65%, составляя в среднем 45%. Доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Bistorta major*, *Hieracium albocostatum*, высокое постоянство имеют *Cerastium pauciflorum*, *Milium effusum*, *Equisetum sylvaticum*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium sylvaticum*, *Melica nutans*, *Rubus saxatilis* и др. Обычны таежные кустарнички и мелкотравье (*Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa* и др.). Под пологом елей и пихт часто разрастается *Oxalis acetosella* [Широких и др., 2012б].

В лесах субассоциации отмечено 59 видов мохообразных. Единично отмечены эпифиты *Pylaisia polyantha*, *Orthotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*. На основаниях стволов и гнилой древесине часто встречаются *Dicranum montanum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. starkei*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Chiloscyphus profundus* и др. На камнях высокое постоянство и обилие имеет *Paraleucobryum longifolium*.

Ярус напочвенных мхов хорошо развит, его среднее проективное составляет 50%, но при большой площади выходов камней, а также в сообществах, граничащих с субальпийским редколесом, может снижаться до 10%. Доминируют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, высокое постоянство имеют *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum*, *Sciuro-hypnum curtum*.

Вейниково-чернично-зеленомошные березовые леса субассоциации *Bistorto majoris-Piceetum obovatae dianthetosum superbutis* Shirokikh et al. 2012 пров. распространены в верхних частях склонов крутизной 10–40°, а также на пологих вершинах в диапазоне высот 1000–1200 м над ур. м. (фото15).

Проективное покрытие древостоя варьирует от 45 до 70%, составляя в среднем 60%. В первом ярусе доминирует *Betula pubescens*. Деревья со сбежистыми стволами, их высота – 8–14 м, средний диаметр стволов – 16–20 см. Возраст деревьев первого яруса составляет 50–60 лет. Второй и третий ярусы развиты слабо, сформированы *Betula pubescens*, *Picea obovata* и *Abies sibirica*. В подлеске часто встречается *Sorbus sibirica*. Кустарниковый ярус представлен единичными экземплярами *Atragene speciosa* и *Juniperus sibirica*.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 30 до 60%, в среднем составляя 50%. Основными доминантами являются *Vaccinium myrtillus* и *Calamagrostis arundinacea*, содоминируют *Rubus saxatilis*, *Anemonastrum biarmiense*, *Hieracium albocostatum*. Высокое постоянство имеют виды таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*) и некоторые виды травяных гемибореальных лесов (*Adenophora lilifolia*, *Angelica sylvestris*, *Dianthus superbus*, *Pleurospermum uralense* и др.) [Широких и др., 2012].

В сообществах выявлено 44 вида мохообразных. Эпифиты практически отсутствуют. На основаниях стволов и гнилой древесине

**Показатели бриокомпонента (БК) сукцессионных сообществ,
возникших на месте вырубки высокотравно-зеленомошных
пихтово-еловых лесов на Южном Урале**

Тип сообщества	Возраст сообщества / время после рубки, лет	Число видов мхов	Уровень сходства с БК исходного типа леса (к-т Жаккара)
Условно-коренной травяно-зеленомошный темнохвойный лес	>100	67	1
Сукцессионные сообщества			
Вейниково-разнотравно-зеленомошный березовый лес	65–80	59	0.59
Вейниково-чернично-зеленомошный березовый лес	50–60	44	0.45

наиболее высокое постоянство отмечено у *Sanionia uncinata*, *Stereodon pallescens*, *Dicranum montanum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. starkei*, *Chiloscyphus profundus*. В сообществах данного типа наблюдаются множественные выходы больших валунов. Среди эпилитных видов чаще всего встречаются *Paraleucobryum longifolium*, а также *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и др. бореальные виды, растущие на слое мелкозема и опада, покрывающем поверхность камней.

В зависимости от площади выхода камней, проективное покрытие яруса напочвенных мхов варьирует от 10 до 85%. Доминируют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*.

В районе исследования не удалось выявить и описать сообщества, представляющие ранние стадии восстановительной сукцессии на месте рубок травяно-зеленомошных темнохвойных лесов. Поэтому сопоставление бриокомпонента условно-коренных и вторичных лесов было проведено только на примере двух описанных выше типов леса.

По сравнению с составом мохообразных условно-коренных лесов ассоциации *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* (использова-

ны данные по 25 пробным площадям), бриоценофлора вейниково-разнотравно-зеленомошных березовых лесов субассоциации *B. m.-P. o. betuletosum pubescentis* характеризуется сокращением видового богатства (на 12%) и низким уровнем сходства бриоценофлор (коэффициент Жаккара 0.59). Для вейниково-чернично-зеленомошных березовых лесов субассоциации *B. m.-P. o. dianthetosum superbutis* эти показатели составляют соответственно 34% и 0.45 (табл.8). Обеднение видового состава мохообразных произошло среди видов всех субстратных групп, что, вероятно, связано с сильным изменением экологического режима леса.

4.3. Сообщества на месте рубок травяных темнохвойных лесов

На месте рубок елово-пихтовых травяных лесов ассоциации *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. ex Martynenko et al. 2008 (союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*) могут формироваться леса разных типов, но наиболее часто – вейниково-разнотравные березняки и широколиственные осинники. Сообщества описаны в нижних и средних частях склонов с крутизной 5–20°, в диапазоне высот 400–900 м над ур. м. Леса формируются на горных слаборазвитых, хорошо увлажненных почвах, подстилаемых магматическими породами [Флора и растительность..., 2008; Мартыненко, 2009]. Исследования проведены в Южно-Уральском государственном природном заповеднике в Белорецком районе РБ, а также на территории Катав-Ивановского района Челябинской области.

Вторичные вейниково-разнотравные березовые леса субассоциации *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae betuletosum pubescentis* Shirokikh et al. 2012 описаны на хребтах Машак и Кумардак (фото 14). Общее проективное покрытие древесного яруса варьирует от 45 до 80%, составляя в среднем 60%. В первом ярусе доминирует *Betula pubescens*, изредка встречаются *Larix sukaczewii* и *Populus tremula*. Древостой средней продуктивности. Стволы прямые, с хорошо развитой кроной, высота деревьев – 25–30 м, средний диаметр стволов – 20–25 см. Во втором и третьем ярусах доминируют *Picea obovata*, *Abies sibirica* и *Betula pubescens*, единично

встречаются *Populus tremula* и *Larix sukaczewii*. Возраст деревьев первого яруса – 65–80 лет. Кустарниковый ярус развит слабо, представлен единичными экземплярами *Rubus idaeus*, *Atragene speciosa*, *Daphne mezereum*, *Rosa majalis*, *Ribes spicatum* и *R. nigrum*.

Среднее проективное покрытие травяного яруса 50%, средняя высота – 30–40 см. Доминируют *Calamagrostis obtusata* и *C. arundinacea*. Флористический состав травостоя сложный, с проективным покрытием 5–10% встречаются *Brachypodium pinnatum*, *Aconitum lycocotum*, *Filipendula ulmaria*, реже – *Bistorta major* и *Rubus saxatilis*. Высокое постоянство также имеют виды бореального мелкотравья, которые развиваются под пологом *Picea obovata* и *Abies sibirica* (*Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium* и *Oxalis acetosella*). На участках с повышенным увлажнением высокое постоянство могут иметь *Calamagrostis purpurea*, *C. obtusata*, *Equisetum sylvaticum*, *Sanguisorba officinalis*, *Ranunculus repens* и др.

В сообществах вейниково-разнотравных березняков выявлено 77 видов мохообразных. Эпифиты имеют низкое постоянство – на стволах *Populus tremula* единично встречены *Pylaisia polyantha*, *Orthotrichum speciosum*, *Serpoleskea subtilis* и др. виды. На гнилой древесине высокое постоянство имеют *Dicranum montanum*, *Stereodon pallescens*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Callicladium haldanianum*. Среди эпилитных видов чаще всего встречается *Paraleucobryum longifolium*.

Среднее проективное покрытие напочвенных мхов составляет 20%, этот показатель может варьировать от 5 до 55%, в зависимости от площади выходов камней. Бореальные напочвенные мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylacomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum polysetum* и *D. scoparium* образуют небольшие куртины на почве и покрывают валуны.

Широкотравные осинники субассоциации *Cerastio pauciflori-Picetum obovatae populetosum tremulae* Shirokikh et al. 2012 встречаются небольшими массивами в диапазоне высот 750–1000 м над ур. м. Сообщества описаны на основаниях хребтов и в нижних частях склонов северо-западной экспозиции. По сравнению с предыдущим типом сообществ, широкотравные осинники формируются в более мезофитных условиях [Широких и др., 2012б].

Среднее проективное покрытие древесного яруса – 60%, но покрытие травостоя может сильно варьировать – от 40 до 80%. Дре-

востой, как правило, одновозрастный, подъярус практически отсутствуют. Доминирует *Populus tremula*, изредка встречается *Betula pubescens*. Стволы прямые, с узкой кроной, высота деревьев составляет 22–25 м, диаметр стволов – 20–25 см. Возраст деревьев первого яруса – 65–80 лет. В подлеске с высоким постоянством присутствует *Sorbus sibirica*. Кустарниковый ярус представлен в основном *Rubus idaeus*, изредка встречаются *Atragene speciosa*, *Daphne mezereum* и *Rosa majalis*, проективное покрытие кустарников в окнах полога может достигать 20%. Следует отметить, что в данном типе леса практически полностью отсутствует возобновление ели и пихты. Очевидно, это связано с ингибирующим воздействием травяного яруса, в котором преобладает широколиственная, препятствующее прорастанию семян и развитию сеянцев. Возобновление коренных пород на таких участках, как правило, начинается по периферии вырубki и происходит очень медленно, в течение 100 и более лет.

Травяной ярус сложный, полидоминантный и состоит преимущественно из *Crepis sibirica*, *Aconitum lycoctonum*, *Bistorta major*, *Pteridium aquilinum*, *Aegopodium podagraria*, *Campanula latifolia*, *Stellaria bungeana*. С высоким постоянством присутствуют *Cicerbita uralensis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Paris quadrifolia*, *Lathyrus vernus*, *Dryopteris filix-mas* и др. Высота травяного яруса составляет 50–80 см, проективное покрытие варьирует от 50 до 95%, составляя в среднем 65% [Широких и др., 2012б].

В сообществах выявлено 75 видов мохообразных. Эпифитный комплекс представлен *Pylaisia polyantha*, *Orthotrichum speciosum*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Pseudoleskeella subtilis*, *Platygyrium repens* и др. видами. На гнилой древесине и основаниях стволов обычны *Sciuro-hypnum reflexum*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum montanum*, *Brachythecium salebrosum*, *Amblystegium serpens*, *Stereodon pallescens* и др. На выходах камней отмечены *Paraleucobryum longifolium*, *Oxystegus tenuirostris*, *Sciuro-hypnum populeum*. Бореальные виды напочвенных мхов (*Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens* и др.) с небольшим постоянством и обилием встречаются на гнилой древесине, основаниях стволов и валунах. Ярус напочвенных мхов слабо развит, его среднее проективное покрытие составляет 5%. В его состав входят *Plagiomnium cuspidatum*, *Sciuro-hypnum curtum*, *Oxurhynchium hians* и др. виды, характерные для широколиственных и смешанных лесов.

**Показатели бриокомпонента (БК) сукцессионных сообществ,
возникших на месте вырубки травяных темнохвойных лесов
на Южном Урале**

Тип сообщества	Возраст сообщества / время после рубки, лет	Число видов мхов	Уровень сходства с БК исходного типа леса (к-т Жаккара)
Условно-коренной елово-пихтовый травяной лес	>100	80	1
Сукцессионные сообщества			
Лес с доминированием <i>Betula pubescens</i>	65–80	77	0.53
Лес с доминированием <i>Betula pendula</i>	60–90	35	0.43
Лес с доминированием <i>Tilia cordata</i>	40–90	46	0.42
Лес с доминированием <i>Populus tremula</i>	65–80	75	0.54
Ингибирующая стадия			
Послелесный луг, зарастающий осиной	3–12	22	0.27

Изучение сукцессионных сообществ, возникших на месте рубок темнохвойных травяных лесов *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. ex Martynenko et al. 2008 (союз *Aconito-Piceion*) показало, что исчезновение мощного темнохвойного эдификатора позволяет проявиться экотопическим различиям, поэтому сукцессионные сообщества, формирующиеся на месте рубок елово-пихтовых лесов характеризуются высоким разнообразием. Вырубки могут зарастать лесами разных типов: березняками с доминированием *Betula pendula* или *Betula pubescens*, широколиственными осинниками, липняками, изредка – ивняками с доминированием *Salix caprea*. Доля участия того или иного доминанта во многом зависит от того, насколько близко расположен источник обсеменения или образования поросли. После летних рубок на освободившихся участках часто формируются вторичные послелесные луга с доминированием *Carex pilosa*, *C. pallescens*, *Calamagrostis arundinacea*. Во всех перечисленных типах сообществ идет процесс возобнов-

ления темнохвойных видов, который наиболее активно проходит под пологом березняков и гораздо медленнее – в широколиственных осинниках [Широких и др., 2013; Кунафин, 2014].

Как уже отмечалось, в районе исследования не удалось описать типы сообществ, охватывающие весь временной ряд возобновления леса, поэтому в табл. 9. приведены данные лишь по отдельным стадиям сукцессии.

По сравнению с исходным типом темнохвойного леса видовое богатство бриокомпонента спелых и приспевающих вторичных лесов существенно ниже, особенно в березняках с доминированием *Betula pendula* и в липняках. Низким является и уровень сходства флористического состава мохообразных – значения коэффициента Жаккара не превышали 0.54, что значительно ниже аналогичного показателя в сукцессионной серии, возникающей после рубки соснового леса.

4.4. Сообщества на месте рубок высокотравных широколиственно-темнохвойных лесов

На месте рубок высокотравных широколиственно-темнохвойных лесов ассоциации *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunova 2007 на Уфимском плато в Караидельском районе РБ были описаны сообщества широколиственных осиновых лесов субассоциации *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae populetosum tremulae* Martynenko et al. 2014 prov. (союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*). Сообщества описаны в долинах горных рек на относительно пологих участках в средних и нижних частях склонов гор на высоте 200–350 м над ур. м. (фото 13). Данный тип леса формируется на относительно богатых серых лесных почвах с обильным увлажнением [Водоохранный-защитные..., 2007; Мартыненко и др., 2014].

Проективное покрытие древостоя варьирует от 45 до 70%, составляя в среднем 60%. В первом древесном ярусе доминирует *Populus tremula*, с невысоким обилием встречается *Betula pubescens*, возраст деревьев первого яруса составляет 60–80 лет. Для второго и третьего подъярусов характерно присутствие темнохвойных и широколиственных пород: *Abies sibirica*, *Acer platanoides*,

Tilia cordata, *Ulmus glabra*. Средняя высота древостоя составляет 22 м, средний диаметр стволов – 18 см (у отдельных деревьев высота и диаметр стволов могут составлять 30 м и 45 см соответственно). Кустарниковый ярус представлен такими видами, как *Lonicera xylosteum* и *Rubus idaeus*. Его проективное покрытие составляет 1–3%.

Вследствие благоприятного режима увлажнения и относительно высокого богатства почв в данных местообитаниях формируется полидоминантный травяной ярус, состоящий преимущественно из видов теневыносливого лесного широколиственного травяного яруса варьирует от 35 до 80%, составляя в среднем 55%.

Доминируют *Aegopodium podagraria*, *Aconitum lycoctonum*, *Crepis sibirica*, *Asarum europaeum*, *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis arundinacea*, *Stellaria bungeana*. С высоким постоянством встречаются *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Ajuga reptans*, *Angelica sylvestris*, *Cacalia hastata*, *Dryopteris carthusiana*, *D. filix-mas*, *Chrysosplenium alternifolium* и др.

На 19 пробных площадях выявлено 47 видов мохообразных. Эпифитный комплекс представлен *Pylaisia polyantha*, *Serpoleskea subtilis*, единично отмечены *Orthotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Neckera pennata*. На гнилой древесине и основаниях стволов высокое постоянство имеют *Callicladium haldanianum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Dicranum montanum*, *Brachythecium salebrosum*, *Amblystegium serpens*, *Stereodon pallescens* и др. Бореальные виды напочвенных мхов (*Dicranum scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и др.) в основном встречаются на гнилой древесине.

Среднее проективное покрытие напочвенных мхов составляет 1–2%. Наиболее высокое постоянство имеет *Plagiomnium cuspidatum*, растущий также на основаниях стволов и гнилой древесине, единично встречаются *Rhodobryum roseum*, *Plagiomnium medium*, *Cirriphyllum piliferum*, *Atrichum undulatum* и др. виды, характерные для темнохвойно-широколиственных лесов.

По сравнению с условно-коренными сообществами бриокомпонент вторичных осинников характеризуется значительным сокращением видового богатства (почти на треть) и невысоким уровнем сходства бриоценофлор (коэффициент Жаккара 0.50).

4.5. Особенности изменений бриокомпонента сукцессионных сообществ при естественном лесовозобновлении

Проведенные исследования показали, что состав мохообразных условно-коренных и спелых вторичных лесов, возникающих на месте их рубки, имеет существенные различия. Изменения затрагивают как общее видовое богатство бриоценофлор, так и количественную представленность видов разных субстратных групп.

Во всех изученных сукцессионных сериях было отмечено обеднение видового состава бриоценофлор. В большей степени снижение разнообразия мохообразных характерно для производных лесов, замещающих широколиственно-темнохвойные и темнохвойные леса, в меньшей – для сосняков-зеленомошников. Южноуральские сосновые травяно-зеленомошные леса подвержены влиянию периодических естественных нарушений, особенно низовых пожаров, которые являются ключевым фактором возобновления этого типа леса [Martynenko, 2002; Мартыненко и др., 2003]. Бриокомпонент этих лесов адаптирован к нарушениям и, с одной стороны, включает значительное количество видов с высокой активностью размножения, с другой – характеризуется низкой долей редких видов, чувствительных к нарушениям. Например, в темнохвойных лесах доля редких видов мохообразных составляет 9%, а в сосняках-зеленомошниках – всего 1%.

Уровень сходства состава мохообразных условно-коренных лесов и соответствующих производных типов леса не очень высок – коэффициент Жаккара варьировал от 0.43 до 0.59, за исключением серии сосняки-зеленомошники – сосново-березовые травяные леса (коэффициент Жаккара 0.75). Тем не менее сходство было выше, чем у разных типов условно-коренных лесов (табл. 3).

Расчет мер взаимовключения [Семкин, Комарова, 1985], позволяющий сопоставить бриоценофлоры условно-коренных и замещающих их вторичных лесов (табл. 10), показал, что наименее специфичны бриокомпоненты сосновых (1) и вторичных сосново-березовых лесов (2), которые более чем на 80% перекрываются не только друг с другом, но и с лесами других типов. Бриоценофлоры условно-коренных темнохвойных и широколиственно-темнохвойных травяных лесов, наоборот, более самобытны. Это наиболее богатые

Матрица мер взаимовключения бриоценофлор условно-коренных (УК) и вторичных горных лесов Южного Урала

←											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
↓	1	1	0.89	0.51	0.56	0.70	0.46	0.44	0.46	0.47	0.68
	2	0.83	1	0.48	0.51	0.58	0.44	0.40	0.43	0.46	0.64
	3	0.85	0.86	1	0.80	0.79	0.69	0.65	0.64	0.66	0.72
	4	0.83	0.81	0.70	1	0.86	0.57	0.65	0.62	0.59	0.70
	5	0.75	0.68	0.51	0.63	1	0.44	0.49	0.47	0.46	0.55
	6	0.93	0.97	0.84	0.78	0.84	1	0.71	0.72	0.80	0.81
	7	0.85	0.84	0.75	0.85	0.88	0.68	1	0.72	0.68	0.74
	8	0.88	0.89	0.73	0.80	0.84	0.68	0.71	1	0.75	0.87
	9	0.90	0.95	0.75	0.76	0.81	0.75	0.68	0.75	1	0.87
	10	0.80	0.81	0.51	0.56	0.60	0.47	0.45	0.54	0.54	1

Типы сообществ: Травяно-зеленомошный сосновый лес (1) – вторичный сосново-березовый лес на месте его рубки (2). Травяно-зеленомошный елово-пихтовый лес (3) – вторичные березняки на месте его рубки; вейниково-разнотравно-зеленомошный (4) и вейниково-чернично-зеленомошный (5). Высокоотравный елово-пихтовый лес (6) – вторичные леса на месте его рубки: вейниково-разнотравный березняк (7) и широкоотравный осинник (8). Высокоотравный широколиственно-темнохвойный лес (9) – вторичный широкоотравный осинник на месте его рубки (10). Стрелка указывает на направление включения. Например, бриокомпонент условно-коренных широколиственно-темнохвойных лесов (9) включен в бриокомпонент вторичных осинников на месте его рубки (10) на 54%, а (10) в (9) – на 87%. Серым цветом обозначены условно-коренные типы леса.

в бриологическом отношении типы лесов Башкортостана, для которых характерна существенная доля видов, требовательных к стабильности режима освещенности и увлажнения. Сплошные рубки наносят значительный ущерб разнообразию их бриокомпонента.

Субстратные группы лесных бриофитов по-разному реагируют на нарушение растительного покрова. Ксеромезофильные эпиксильно-эпиризные виды (*Dicranum montanum*, *Stereodon pallescens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata* и др.) не сокращают, а иногда даже увеличивают свое постоянство во вторичных сообществах, формируя бриосообщества

на основаниях стволов и гнилой древесине берез. На ранних стадиях восстановительной сукцессии многие из этих видов растут на порубочных остатках и пнях. Большинство из них имеют стратегию колонистов [During, 1992], образуют значительное количество мелких (до 20 мкм) спор и способны быстро расселяться.

Устойчивость бореальных мхов к последствиям сплошной рубки различается. Через 25–40 лет после рубок бореальные мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium* и др. сокращают свое обилие и выживают на основаниях стволов и гнилой древесине. Устойчивость *Pleurozium schreberi* к нарушениям связана с широкой экологической амплитудой и высокой скоростью вегетативного размножения вида [Frego, 1996], по всей вероятности, это справедливо и для *Hylocomium splendens* [Hylander, Johnson, 2010; Økland, 1995]. Виды *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum polysetum*, *Rhytidiadelphus triquetrus* значительно более уязвимы. Также следует отметить, что перечисленные выше виды обычны в сообществах горных тундр (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, и др.) и редколесий (*Dicranum montanum*, *Stereodon pallescens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Ptilidium pulcherrimum*, etc.), поэтому они толерантны к высокой освещенности на свежих вырубках.

Напочвенные виды со стратегией колонистов – *Dicranella schreberiana*, *Leptobryum pyriforme*, *Pogonatum urnigerum* и др. имеют высокое постоянство в первые 3–20 лет после рубки, но через 50–60 лет, в связи с восстановлением высокого проективного покрытия травяного яруса, вновь переходят в разряд единично встречаемых, в основном произрастая на вывалах, по обочинам дорог и других почвенных обнажениях.

В ходе сукцессии в течение первых лет после рубки видовое богатство мохообразных резко сокращается, в некоторых случаях на 50–70%. Особенно интенсивно процесс обеднения бриокомпонента происходит в случае летней рубки, сопровождающейся сильным нарушением напочвенного покрова. В дальнейшем при возобновлении древостоя и возрастании затенения со стороны деревьев разнообразие мохообразных начинает повышаться, но исходных показателей не достигает. Даже через 60–90 лет после рубки уровень сходства бриокомпонентов условно-коренного и вторичного леса остается низким, в то время как показатели видового богат-

ства травяного яруса практически полностью восстанавливаются [Кунафин, 2014].

Обеднение видового богатства бриоценофлор в основном происходит за счет видов, которые не являются массовыми в сообществах условно-коренных лесов. Учитывая то, что значительная доля видов мохообразных в составе лесных бриоценофлор имеет низкое обилие и рассеянное распространение, не всегда представляется возможным достоверно доказать, является ли исчезновение каждого конкретного таксона следствием вырубki или каких-то других причин. Тем не менее полученные данные позволили уточнить возможность использования ряда видов в качестве индикаторов старовозрастных лесов региона. Например, среди видов, которые считаются индикаторами старовозрастных лесов северо-запада европейской части России [Максимов, Максимова, 2006; Выявление..., 2009б], в южноуральских горных вторичных осиновых и березовых лесах были отмечены *Hylocomiastrum umbratum*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Barbilophozia lycopodioides*, *Orthocaulis attenuatus*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Dicranum flagellare* (два последних вида даже немного увеличивали свое постоянство при возрастании освещенности на вырубках). Во вторичных осинниках были встречены *Anomodon longifolius*, *A.viticulosus*, *Homalia trichomanoides*, *Neckera pennata*, *Leucodon sciuroides*, *Orthotrichum obtusifolium*, *Platygyrium repens*, также считающиеся видами-индикаторами широколиственных старовозрастных лесов [Выявление..., 2009б].

Только в сообществах условно-коренных лесов были отмечены *Dicranum fragilifolium*, *Tritomaria exsectiformis*, *Anastrophyllum minutum*, *Lejeunea cavifolia*, *Polytrichum pallidisetum*, *Iwatsukiella leucotricha*, *Myurella sibirica*, *Plagiomnium confertidens*, *Eurhynchium angustirete*. Большинство этих видов имеют стратегии многолетних стайеров или челноков.

По мнению авторов, бриофиты могут быть использованы в качестве индикаторов участков леса, представляющих ценность для охраны, но на основании наличия или отсутствия отдельных таксонов объективные выводы делать сложно, важно оценивать общее количество видов-индикаторов, присутствующих на конкретном участке леса.

Глава 5. КЛАССИФИКАЦИЯ БРИОСООБЩЕСТВ

5.1. Особенности классификации группировок мохообразных

Многочисленные исследования показывают, что виды мохообразных обладают довольно высокой автономностью, а их распространение связано не столько с конкретными типами растительных сообществ, сколько с определенными экотопами (гнилая древесина, стволы, камни и др.), представленными в широком круге ассоциаций и даже формаций растительности [Бойко, 1978; Улычна и др., 1989; Коротков, Морозова, 1989 и др.]. В большинстве растительных сообществ бриофиты формируют своеобразный, экологически и часто пространственно обособленный компонент фитоценоза, со своей особой структурой, составом жизненных форм и взаимосвязями между видами. Это нашло свое отражение в разных системах классификации растительности, в которых сообщества мхов часто выделялись в отдельные единицы. Например, А. Каяндер объединял моховые и лишайниковые ассоциации в отдельный класс, наряду с древесной растительностью, гидрофитными и травянистыми ассоциациями. В экологической системе формаций Брокман-Ероша и Рюбеля растительность скал, стволов деревьев, состоящая из сообществ мхов, водорослей и лишайников, входила в класс формаций *Saxideserta* [Александрова, 1969].

5.1.1. Синузальный подход

Определение синузии

Чаще всего группировки мохообразных рассматривают как синузии – пространственно и экологически обособленные части фитоценоза [Арискина, 1962; Улычна, 1958, 1989; Бойко, 1978; Норин, 1979; Отнюкова, 1985, 1986 и др.]. Основоположник этого понятия Х. Гамс [Gams, 1918] предлагал выделять синузии трех типов:

Синузии первого порядка – сообщества растений или животных, самостоятельные компоненты которых принадлежат к одной жизненной форме и к одному виду.

Синузии второго порядка – сообщества, самостоятельные компоненты которых принадлежат к разным видам одной жизненной формы и в основном одного аспекта.

Синузии третьего порядка – сообщества животных и растений, самостоятельные компоненты которых принадлежат к разным классам жизненных форм и аспектам, но объединены в экологическое целое на одном целостном местообитании в силу прочных корреляций [Gams, 1918; Ниценко, 1970].

Х. Гамс подчеркивал, что диагноз синузии должен состоять из полного качественного и количественного анализа ее состава, указания на соотношения между видами, а также видами и средой, выявления распространения по площади и в пространстве, а также выяснения общности синузий, т.е. выяснения, в какие синузии она перейдет при изменении условий среды, и с какими другими синузиями она входит в состав сообщества [Gams, 1932; Корчагин, 1976]. Под сходной жизненной формой он понимал отчасти экологические группы, отчасти формы К. Раункиера. Мхи, лишайники и кустарнички он относил к одной «широкой жизненной форме». Впоследствии им была разработана система «главных жизненных форм» бриофитов, в соответствии с которой выделялись следующие группы видов: *Natantia* – мхи, плавающие в стоячих водах и не закрепленные ризоидами в грунте; *Adnata* – мхи, зафиксированные ризоидами на твердом субстрате; *Eripetria* – произрастающие на скалах; *Eriphytia*, *Erixytia*, *Eriphytia* – произрастающие на коре, гнилой древесине и листьях соответственно [Gams, 1932; Бойко, 1978].

Применительно к группировкам мохообразных синузии первого порядка могут быть представлены ценопопуляцией в смысле Е.М. Лавренко [1959], синузии второго порядка (совместно или диффузно произрастающие, регулярно встречающиеся в данном сочетании виды) – моховыми группировками на разных типах субстратов при условии постоянного сочетания видов. Примером синузии третьего порядка может быть мохово-кустарничковый ярус в сосновом лесу. С этой точки зрения синузии являются абстрагированными, выделенными из конкретных смешанных сочетаний, группами экологически сходных видов, которые часто и законо-

мерно встречаются в одних и тех же местах. В некоторых случаях синузии являются самостоятельной частью растительного покрова, в других – лишь структурной частью сообщества, не всегда пространственно ограниченной [Ниценко, 1970; Корчагин, 1976].

Как отмечал Б.Н. Норин [1979], расплывчатость данного Х. Гамсом определения синузии и неясность того, как оценить связь и прочность взаимосвязи ее компонентов, привели к разным трактовкам этого термина: 1) как пространственно необособленной экологической группы растений в фитоценозе и 2) как элементарной единицы растительности.

Взгляды Х. Гамса на синузию как на синэкологическую единицу, основными признаками которой являются экологическая близость и корреляционная связь ее компонентов, принадлежность к одной или нескольким близким жизненным формам и гомогенность местообитания положили начало направлению в понимании синузий, которое А.А. Корчагин [1976] называет эколого-биологическим. Для такого понимания синузии пространственная ограниченность не является обязательной. Сходные взгляды на понимание синузии разделяли многие отечественные исследователи [Алехин, 1935; Быков, 1978; Корчагин, 1976 и др.]. По мнению Б.Н. Норина [1979], недостатком этого подхода является то, что при выделении синузии по формальному признаку сходства жизненных форм утрачивается основной признак: определенная приспособленность входящих в нее растений к совместному существованию, проявляющийся в прочности связей между видами и повторяемости синузий. Состав синузии из одной или разных жизненных форм использовался Гамсом для того, чтобы подчеркнуть экологический смысл понятия, так как разные жизненные формы имеют разную экологию. Но сущность синузии этим не исчерпывается, так как растения одной жизненной формы могут иметь разную экологию, особенно при широкой трактовке жизненных форм по К. Раункиеру [Норин, 1979].

Достаточно широкое распространение получило и другое понимание синузии – как элементарной единицы растительности. В этой трактовке в отечественной фитоценологии наиболее популярны два во многом противоречивых подхода к определению синузии, основателями которых были Т. Липпмаа и В.Н. Сукачев.

В.Н. Сукачев (1961) рассматривал синузии только как части неразделимого целого – фитоценоза и определял как структурные

части фитоценозов, характеризующиеся определенным экологическим характером видов, их составляющих и пространственной обособленностью, а следовательно, и особой фитоценотической средой (микросредой), создаваемой растениями данной синузии. Признавая важными такие признаки синузии, как флористическую, экологическую, фитоценотическую и особенно пространственную или во времени обособленность, В.Н. Сукачев [1935, 1950] критиковал принцип выделения синузий на основе сходства жизненной формы. Биоморфа, или жизненная форма – это понятие не фитоценотическое, а эколого-биологическое, и поэтому, с точки зрения В.Н. Сукачева, не могла быть использована для выделения ценотической группировки. Отмечая определенную фитоценологическую обособленность синузий и необходимость в процессе исследования их выделять, отдельно анализировать и сопоставлять, он выступал против выделения синузий в качестве основного объекта классификации, утверждая, что необходимо создать рациональную систему фитоценозов, а не заменять ее классификацией синузий.

Синузии, по мнению В.Н. Сукачева, в природе выделяются легко, так как соответствуют различным экологическим условиям или нишам. Но иногда решить вопрос о том, является ли данная группировка растений сообществом или синузией, трудно. Так, группировку лишайников в лесу на валуне нельзя считать синузией этого леса, так как ее развитие не связано с характером растительности леса, хотя и находится под его влиянием [Сукачев, 1961]. В качестве примера синузий он приводил растительность эпифитных лишайников на стволах деревьев [Сукачев, 1964]. В данной трактовке не все типы группировок мохообразных, представленных в лесных фитоценозах и подверженных его влиянию, имеют одинаковый статус: эпилитные группировки являются самостоятельными сообществами, а эпифитные и эпиксильные – можно считать синузиями.

Эстонский ботаник Т. Липпмаа понимал синузии как одноярусные ясно очерченные компоненты фитоценоза, гомогенные в доминирующей жизненной форме, местообитание которых гомогенно и ограничено. Он считал, что отдельные ярусы самостоятельны и связаны между собой лишь тем, что одни создают определенные экологические условия для других. При выделении синузий важными признаками он считал доминирующую жизненную форму и гомогенность местообитания. Для детального изучения фитоце-

ноза он считал необходимым классифицировать синузии, т.е. выявлять их состав, взаимоотношения, морфологию, экологию и развитие [Lippmaa, 1933; Норин, 1979].

Таким образом, с точки зрения Т. Липпмаа, синузии обладают некоторой самостоятельностью, могут существовать вне сообщества, выделяются по сходству жизненных форм и характерным видам, могут служить в качестве исходного объекта исследования в фитоценологии. Сущность метода классификации синузий заключается в разделении единицы растительности (фитоценоза) на элементарные структурные части и построении отдельной классификационной системы синузий с использованием особых синузидальных таксонов [Lippmaa, 1939].

Возможность применения такого индуктивного подхода к изучению ярусно-дифференцированных сообществ обсуждалась многими исследователями [Александрова, 1969; Трасс, 1964, 1976; Миркин и др., 1989 и др.]. Например, в некоторых типах леса при сходном наборе доминирующих древесных пород состав травяного яруса может очень варьировать. В таких случаях можно выделять и отдельно описывать в качестве синузид более-менее устойчивые повторяющиеся сочетания травянистых растений, кустарничков и мохообразных. Отнесение участка леса к какому-либо типу производится «наложением» напочвенной синузиды, называемой обычно по доминирующим видам, на древесный ярус, что упрощает процедуру классификации и облегчает ее практическое использование. По сходному принципу были выделены близнецовые ассоциации боров зеленомошников, черничников, долгомошников, кисличников и др. [Сукачев, 1975], инкубационные серии лесотундровых фитоценозов [Сочава, 1930], вейниково-сфагновые, осочково-зеленомошные, сфагновые кедровники [Горожанкина, 1973] и др. В то же время отмечалось, что эффективность метода падает в тех случаях, когда сочетание синузид в фитоценозе уникально [Миркин и др., 1989].

Впоследствии принцип выделения синузид с учетом сходства жизненных форм использовался многими отечественными исследователями [Трасс, 1964, 1970; Норин, 1965, 1979 и др.], а в качестве определения синузиды часто приводилось определение Х. Трасса: «синузиды ... общее выражение для всех элементарных, более или менее гомогенных по составу жизненных форм, экологически и структурно обособленных растительных группировок, которые

обыкновенно являются частями в той или иной мере сложных фитоценозов» [Трасс, 1964].

Б.Н. Норин [1979] признавал возможность существования синузий разного типа: тесно связанных с другими ценоэлементами фитоценоза и относительно автономных, более зависящих от экотопа, считая необязательной фитоценологическую обусловленность синузий в сообществе. Внутренним содержанием синузии, по его мнению, является наличие взаимодействий входящих в нее растений. Группировки лишайников на скалах и камнях он также считал синузиями, так как из-за неблагоприятных условий среды другие синузии не могут здесь поселиться. Им были выделены 4 типа ассоциированности синузий:

1) конгломеративные (сочетания, обусловленные только экотопом, с сильно варьирующими количественными соотношениями);

2) агломеративные (обусловленные экотопом, но со слабыми и неустойчивыми ценотическими связями);

3) комбинативные (с ценотическими связями между частью синузий и обусловленной экотопически другой частью: от эдификатора зависит лишь часть синузий);

4) ассоциативные (ценотически взаимосвязанные, зависящие от эдификаторной синузии, образуют фитоценоз) [Норин, 1979].

Т.А. Работнов [1983] считал, что предложенная схема сложна и следует различать экотопически и ценотически обусловленные сочетания и переходы между ними.

В отечественной ботанике группировки мохообразных часто рассматривались в качестве синузий и использовались для аргументации тех или иных теоретических положений [Петровский, 1961; Дохман, 1963; Норин, 1965; Миняев, 1963 и др.], но работ, посвященных непосредственно изучению бриосинузий, немного. Существует три основных подхода к выделению синузий: 1) по характеру местообитания; 2) по биоморфам; 3) по видовому составу и соотношению покрытий видов.

Согласно первому подходу, выделялись синузии напочвенные, эпифитные, на гнилой древесине, на скальных, горных ручьевых местообитаний, напочвенных болотных группировок [Улична, 1958]. Иногда эпифитные синузии подразделялись на синузии оснований стволов и стволов, на скальных – на синузии обнаженных скал и камней, синузии расщелин и трещин [Маматкулов,

1966]. Принципа выделения синузий по характеру экотопа придерживались Л.В. Бардунов [1958, 1961], Н.П. Арискина [1962], Л.Я. Партика [1966], Г.П. Симонов [1972], Л.Б. Любарская [1973] и др. Названия синузиям давались по доминирующим видам, например, хилокомиево-плевроциевая, политрихово-лишайниковая синузии [Арискина, 1962], синузия *Hypnum cupressiforme*, синузия *Hylocomium splendens*+*Dicranum scoparium* [Партика, 1966], или описание синузий проводилось без названия, с перечислением часто встречающихся видов [Маматкулов, 1966]. Некоторые авторы считали одной синузией все напочвенные мхи луговых или лесных фитоценозов [Слука 1972, 1974, 1980].

Л.В. Бардунов [1958], объясняя целесообразность объединения группировок мохообразных по экотопам, считал неправильным выделять в лесу столько моховых синузий, сколько там практически существует моховых группировок, и называть их по доминирующим видам, подобно названиям ассоциаций. Противники этой точки зрения утверждали, что, с одной стороны, синузии являются структурными частями всех ценозов, а не только лесных, а с другой – указывали на то, что если принимать все напочвенные мхи фитоценоза за одну синузию, понятие напочвенной моховой синузии подменяется понятием мохового покрова [Бойко, 1978]. К.О. Улычна [Улична, 1958] отмечала, что понятие моховой синузии не должно сводиться к понятиям мохового покрова или яруса, поскольку в одной растительной ассоциации напочвенный покров может быть неоднороден, включая участки разной степени затенения и увлажнения, в связи с чем моховый ярус в разных местах образован разными видами. Следует отметить, что работы сторонников выделения синузий по экотопам приходится в основном на 1950–1960-е гг., и авторы этих работ придерживались определения синузии, данного В.Н. Сукачевым, где подчеркивалась пространственная обособленность синузии, и не уделялось значения гомогенности состава жизненных форм ее компонентов.

С появлением работ Х. Трасса [1964, 1970] и А.А. Корчагина [1976], где в качестве одного из признаков синузии приводилась принадлежность составляющих ее растений к одной или близким жизненным формам, некоторые бриологи сочли целесообразным выделять синузии с учетом биоморф [Улычна, 1973, Улычна и др., 1989; Бойко, 1978]. Для классификации жизненных форм

мохообразных использовалась система форм роста бриофитов [Gimingham, Robertson, 1950], которая учитывает строение всей дерновинки мха, тесно связанное с условиями всей среды обитания [Улычна и др., 1989]. Чаще всего выделяется 5 основных морфологических типов синузий: дернины, подушки, дендроидного типа, ковры, сплетения. В пределах некоторых типов К.О. Улычна [Улычна, 1970] предлагала различать разновидности по плотности, по степени приподнятости над субстратом и пр.

М.Ф. Бойко [1978] охарактеризовал типы синузий Левобережного Полесья УССР и выделял, например, синузии дернистого типа, образованные листостебельными верхоплодными мхами и некоторыми видами печеночников с прямостоячими побегами. В пределах этого типа разделялись рыхлодернистые синузии, образованные сфагновыми или политриховыми мхами, и плотнодернистые синузии, состоящие из видов с плотным ризоидным войлоком, скрепляющим стебли (*Dicranum polysetum*, *Aulacomnium palustre* и др.). Также он предложил различать синузии подушковидно-дернистого, подушковидного, коврового, дендроидного типов и типа сплетений.

При обозначении синузий К.О. Улычна [1973] использовала название биоморфы. Например, эпифитные обрастания, состоящие из одновидовых и смешанных переплетений *Pyloisia polyantha* и *Leskea polycarpa*, назывались плоскоковровой пилезиево-лескеевой синузией (или синузией плоского ковра соции *Pyloisia polyantha* – *Leskea polycarpa*). К преимуществам метода выделения синузий по биоморфам относилась возможность обследования моховых группировок без использования микроскопии в полевых условиях, при маршрутных обследованиях растительности с дифференцированной структурой [Улычна и др., 1989]. В то же время отмечалось, что при резких изменениях экологической обстановки, при быстрой перестройке мохового яруса необходим более детальный качественный анализ строения синузий или наблюдение за поведением каждого вида в отдельности [Улычна, 1961].

Классификация синузий

После признания синузий элементарными обособленными структурными частями фитоценозов неизбежно возник вопрос об их отдельном изучении и классификации. В соответствии с ре-

комендациями VI Ботанического конгресса 1935 г. в качестве синузидальных таксонов были рекомендованы понятия, предложенные Г.Е. Дю Риэ (Du Rietz) в согласовании с Х. Гамсом: социетет, унион, федерация [Александрова, 1969; Трасс, 1964; Корчагин, 1976]. Основными принципами выделения этих единиц считались различие и доминирование видового состава с учетом верных и дифференцирующих видов. Федерации и унионы выделялись по различию в качественном составе растительности и характеризовались дифференциальными, а если возможно и характерными (верными) видами. Социетет (низшая единица) выделялся по различию в сравнительном доминировании и характеризовался по доминантам, константам, а если возможно и по дифференцирующим видам [Du Rietz, 1965; Корчагин, 1976]. Дю Риэ предлагал также объединение синузидов более высоких рангов: субформион, формион и панформион и создал целую иерархию односинузидальных таксонов. Однако большинством исследователей применялась упрощенная трехчленная классификация [Трасс, 1964; Корчагин, 1976].

Подробная общая классификация синузидов была разработана Т. Липпмаа [Lippmaa, 1939; Корчагин, 1976]. Основной классификационной единицей он считал унион, объединявший синузиды, сходные по характерным видам одной и той же жизненной формы (в понимании К. Раункиера), а также по флористическому составу, особенно характерным и константным видам, устанавливаемым по степени постоянства, общему покрытию и жизненности видов. В пределах униона Т. Липпмаа выделял географические отклонения – фации, различающиеся по видовому составу (составу доминант жизненных форм). Фация подразделялась на варианты униона (или социеты), выделявшиеся по доминирующему виду и связанные с определенными условиями местообитания и определенным флористическим составом. Подчеркивалось, что каждый унион имеет свой особый ареал и свою историю формирования. Унионы Т. Липпмаа группировал в отдел унионов, который устанавливал по жизненным формам К. Раункиера. В пределах отдела унионов принимались классы по географическим зонам. Классы делились на ряды, ряды – на семейства (причем эти таксоны выделялись то по физиономическому типу растений, то по экологии). Семейства делились на род унионов, устанавливаемый по почвенно-грунтовым условиям и преобладающей жизненной форме. А.А. Корчагин

отмечал, что достоинство классификации Т. Липпмаа состоит в сочетании эколого-биологических и географических признаков, в учитывании зональности высших единиц синузий. К недостаткам системы он относит большое количество единиц и вариабельность критериев классификации [Корчагин, 1976].

В дальнейшем вопросами изучения и классификации синузий занимались многие отечественные и зарубежные ботаники, предлагая и другие варианты классификации синузий [Лавренко, 1962; Ахминова, 1970; Корчагин, 1976; Норин, 1979; Гудошников, 1978 и др.]. Х. Трасс [1964], отмечая, что трехчленный ряд синузиальных таксонов применяется большинством ученых, считал нецелесообразным введение новых синузиальных таксономических названий. Он лишь дополнил таксонный ряд ранее предложенными Дю Риэ единицами – формоном и панформоном и завершил его типом синузиальной растительности. Эта классификация была признана многими отечественными ботаниками [Норин, 1965; Улычна и др., 1989; Отнюкова, 1985, 1986; Александрова, 1969 и др.].

Несмотря на большое количество работ по теоретическому обоснованию понятия и метода синузий, конкретным изучением синузиального состава и анализом сообществ занимались очень мало [Корчагин, 1976]. Исключением являлись лишь группировки мохообразных и лишайников. В качестве примера можно привести труды Х. Гамса [Gams, 1930, 1932], работы по изучению эпифитной лишайниковой растительности [Du Rietz, 1945], моховых и лишайниковых группировок в лесных сообществах Прибалтики [Lippmaa, 1939] и др.

В настоящее время в Европе в качестве синузий классифицируются маловидовые группировки мохообразных, которые образуют почти сплошной (до 100%) покров в определенных лесных или болотных формациях, особенно в бореальных областях тундры или тайги, а также в приокеанических областях. Такие группировки не являются сообществами в смысле Браун-Бланке, а виды напочвенных мхов описываются наравне с сосудистыми растениями и иногда входят в состав диагностических блоков [Hübshmann, 1986]. В том случае, когда такие группировки бриофитов классифицируются в виде синузий, их объединяют в отдельные союзы. Так, например, к союзу *Hylocomion* Herzog 1943 относятся синузии бореальных лесных напочвенных мхов с доминированием *Pleurozium schreberi*,

Hylocomium splendens, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Thuidium tamariscinum*, *Plagiothecium undulatum*, *Polytrichum formosum*, *Polytrichum juniperinum* и др. Союз **Eurhynchion** Waldheim 1944 объединяет характерные для широколиственных лесов бриосинузии с доминированием *Oxyrrhynchium hians*, *Cirriphyllum piliferum*, *Oxyrrhynchium schleicheri*, *Brotherella lorentzianae* и пр. К союзу **Mnio-Climacion** v. Krusenstjerna 1945 относятся синузии мхов различных болотных сообществ классов **Oxycocco-Sphagnetea** и **Utricularietea intermedio-minoris** с участием различных видов *Sphagnum*, а также *Plagiomnium medium*, *Climacium dendroides*, *Pseudobryum cinclidoides*, *Calliergonella cuspidata*, *Scorpidium scorpioides*, *Tomenthypnum nitens* и пр. [Hübschmann, 1986].

В то же время для классификации других типов группировок мохообразных система синузиальных таксонов практически не используется. Некоторые униионы эпифитных мхов, описанных Т. Lippmaa [1935], L. Laasimer [1946, 1965], Н. Gams [1932], были включены в состав ассоциаций моховой растительности, выделенных в соответствии с подходом Браун-Бланке [Hübschmann, 1986]. Возможно, одной из причин, по которым исследователи предпочли систему синтаксонов Браун-Бланке синузиальным таксонам, была расплывчатость определения и многообразие трактовок синузии. Это приводило к разному пониманию объема синузий и синузиальных таксонов. Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова [2012] отмечают, что в современной фитоценологии синузиальный подход используется крайне редко, замена классификации растительных сообществ классификацией синузий неоправданна, а в понятии «синузия» нет необходимости.

5.1.2. Классификация бриосообществ на основе подхода Браун-Бланке

Ж. Браун-Бланке считал, что в растительном покрове существуют независимые и зависимые сообщества, между которыми нет резкой границы и принципиального различия. В сложных сообществах, особенно лесных, имеются группы растений, не представляющие собой ярусы, но хорошо флористически и экологически отграниченные (малые сообщества). Своим существованием они обязаны наличию специфических, как правило, небольших участков

с особыми экологическими условиями: стволы, ветви, пни, выходы камней и пр. Они структурно и фитоценологически очень разнообразны и могут быть либо строго приурочены к одному типу окружающего сообщества, либо встречаться в пределах двух или нескольких крупных сообществ или даже существовать самостоятельно [Braun-Blanquet, 1964; Корчагин, 1976]. В данной трактовке содержание понятия «сообщество мохообразных» отличается от понятия «растительное сообщество» в традиционном понимании, принятом в отечественной геоботанике [Сукачев, 1975; Шенников, 1964; Корчагин, 1976; Работнов, 1983].

С точки зрения современной теории фитоценологии группировки мохообразных представляют собой пространственно (не всегда территориально) и экологически обособленные части фитоценоза – ценоэлементы. В соответствии с этим синузией является любая реально существующая в сообществе более-менее обособленная группировка мохообразных, вне зависимости от типа субстрата, на котором она произрастает, и связи с типом фитоценоза [Миркин и др., 1989]. В этом контексте термины «сообщество мохообразных» («бриосообщество») и «синузия мохообразных» («бриосинузия») признаются равнозначными, они характеризуют достаточно автономные, пространственно отграниченные, занимающие экологически однородные условия группы мохообразных, выделенные на основе флористического критерия [Шестакова, 2005].

В соответствии с подходом Браун-Бланке группировки или сообщества мохообразных («moss communities») классифицируются в виде самостоятельных ассоциаций, объединенных в союзы, порядки и классы [Braun-Blanquet, 1964, Корчагин, 1976]. Основной единицей бриосинтаксономии считается ассоциация, которая выделяется на основании анализа полного флористического состава сообществ и имеет собственную диагностическую комбинацию видов, включающую характерные и дифференцирующие виды. Каждая ассоциация имеет свои экологические и синдинамические особенности. В зависимости от влияния микроклиматических условий, т.е. степени освещенности, экспозиции, увлажнения и др., в пределах ассоциации могут различаться субассоциации, варианты, фации, выделяемые по дифференцирующим доминирующим видам [Hübschmann, 1986].

Ассоциации устанавливаются в результате сравнительной обработки геоботанических описаний. Размеры пробных площадей варьируют в зависимости от типа моховой растительности. Для некоторых напочвенных бриосообществ, произрастающих на полях, а также для большинства эпифитных и эпиксильных сообществ размеры пробных площадей невелики и составляют 40–100 см². При описании бриогруппировок на основаниях стволов старых деревьев, крупных камнях, скалах, каменных стенах пробные площади могут достигать 1–10 м² [Hübschmann, 1986].

Маловидовой состав и приуроченность к субстрату обуславливают специфику классификации сообществ мохообразных. При выделении низших синтаксонов большая роль отводится доминирующим видам, высшие единицы в основном соответствуют крупным группам экотопов (кора деревьев, камни, почва и пр.) и их экологическим вариантам [Баишева, Соломец, 1994]. В настоящее время известно свыше 500 работ, посвященных эколого-флористической классификации группировок мохообразных, которые охватывают около 80–85% территории Центральной Европы и Скандинавии [Gams, 1932; Barkman, 1958; Hübschmann, 1986; Marstaller, 1993, 2006 и др.].

Примером того, как метод эколого-флористической классификации может быть применен при оценке уровня биоразнообразия какой-либо территории могут послужить многочисленные работы по изучению флоры и растительности мохообразных Германии [Marstaller 1989, 1996, 2006 и др.]. Результаты исследования включают в себя полный список выявленной бриофлоры района с указанием частоты встречаемости видов, а также продромус бриосообществ, сопровождающийся их описанием, сравнением с аналогами из других зон, а также характеризующими таблицами низших синтаксонов. Полученная информация позволяет оценить инвентаризационное и дифференцирующее разнообразие бриофитов территории, а также провести его детальное сравнение с данными по другим регионам.

В России бриосинтаксономия находится на начальном этапе. Существуют отдельные работы, посвященные классификации бриосообществ Южного Урала [Baisheva et al., 1994; Baisheva, 1995; Баишева и др., 2004]; Сибири [Писаренко, 1997; Pisarenko, 1999]; Нижегородской области [Шестакова, 2005]; Юго-Западного Нечерноземья России [Анищенко, 2001, 2007 и др.]. На Украине выполнено

крупное обобщение по флоре и растительности мохообразных лесостепной зоны [Гапон, Байшева, 2002; Гапон, 2009, 2010, 2012, 2014 и др.]. По сравнению с западно- и центральноевропейскими аналогами, описанные в России бриосообщества имеют более бедный флористический состав, что выражается как в отсутствии ряда требовательных к условиям увлажнения видов с преимущественно океаническим распространением, так и в общем сокращении общего числа видов на пробных площадках. По всей видимости, это связано с большей континентальностью климата [Baisheva et al., 1994; Шестакова, 2005] и особенностями истории растительности изученных регионов России.

5.2. Синтаксономия лесных бриосообществ

В период с 1991 по 2015 год проводилось изучение и классификация эпифитных, эпиксильных, эпилитных и приручьевых бриосообществ, встречающихся в лесных экосистемах Башкортостана. Напочвенные лесные мхи описывались в качестве самостоятельного яруса в составе сообществ сосудистых растений, отдельно их группировки не рассматривались. Ниже приведен список выявленных бриосообществ и краткая характеристика синтаксонов.

5.2.1. Продромус бриосинтаксонов

КЛАСС *PLATHYHYPNIDIO – FONTINALIETEA ANTIPYRETICAE*
Philippi 1956

ПОРЯДОК *HYGROHYPNETALIA* Krajina 1933

СОЮЗ *Racomitrium acicularis* v. Krusenstjerna 1945

Акк. *Scapanietum undulatae* Schwickerath 1944

ПОРЯДОК *LEPTODICTYETALIA RIPARII* Philippi 1956

СОЮЗ *Brachythecion rivularis* Hertel 1974

Акк. *Brachythecio rivularis-Hygrohypnetum luridi* Philippi 1965

Акк. *Cratoneuretum filicini* Poelt 1954

СОЮЗ *Fontinalion antipyreticae* W. Koch 1936

Акк. *Fontinalietum antipyreticae* Kaiser ex Frahm 1971

КЛАСС *FRULLANIO DILATATAE – LEUCODONTETEA SCIUROIDIS*
Mohan 1978

ПОРЯДОК *ORTHOTRICHETALIA* Hadač in Klika & Hadač 1944

СОЮЗ *Leskeion polycarpae* Barkman 1958

Acc. *Syntrichio latifoliae-Leskeetum polycarpae* v. Hübschmann
1952

Acc. *Brachythecio salebrosi-Amblystegietum serpentis* Baisheva
& al. 1994

субасс. *B.s.-A.s. typicum*

субасс. *B.s.-A.s. plagiomnietosum cuspidati* Baisheva 1995

СОЮЗ *Syntrichion laevipilae* Ochsner 1928

Acc. *Pylaisiello to polyanthae-Leskeelletum nervosae* Baisheva
& al. 1994

Acc. *Pylaisietum polyanthae* Felföldy 1941

Acc. *Orthotrichetum speciosi* Barkman 1958

субасс. *O.s. orthotrichetosum obtusifolii* Baisheva 1995

Acc. *Orthotrichetum pallentis* Ochsner 1928

КЛАСС *CLADONIO DIGITATAE – LEPIDOZIETEA REPTANTIS*

Ježek & Vondráček 1962

ПОРЯДОК *CLADONIO DIGITATAE – LEPIDOZIETALIA*
REPTANTIS Ježek & Vondráček 1962

СОЮЗ *Nowellion curvifoliae* Philippi 1965

Acc. *Brachythecietum reflexi* Baisheva & al. 1994

Acc. *Plagiothecio laeti-Pohlietum nutantis* Baisheva & al. 1994

СОЮЗ *Tetraphidion pellucidae* v. Krusenstjerna 1945

Сообщ. *Tetraphis pellucida*

Сообщ. *Pohlia nutans-Plagiothecium denticulatum*

ПОРЯДОК *DICRANETALIA SCOPARII* Barkman 1958

СОЮЗ *Dicrano scoparii-Hypnion filiformis* Barkman 1958

Acc. *Ptilidio pulcherrimi-Hypnetum pallescentis* Barkman ex
Wilmanns 1962

субасс. *P.p.-H.p. typicum*

субасс. *callicladietosum haldaniani* Baisheva 1995

Acc. *Platygyrietum repentis* Le Blanc ex Marstaller 1986

Acc. *Orthodicrano montanii-Plagiothecietum laeti* Baisheva
et al. 1994

ПОРЯДОК *GRIMMIETALIA HARTMANII* Philippi 1956

СОЮЗ *Grimmion hartmanii-Hypnion cupressiformis* Philippi

1956

Сообщ. *Paraleucobryum longifolium*-*Barbiliphozia barbata*
КЛАСС **HYLOCOMIETEA SPLENDENTIS** Marstaller 1992
ПОРЯДОК **HYLOCOMIETALIA SPLENDENTIS** Gillet ex
Vadam 1990
СОЮЗ *Pleurozium schreberii* v. Krusenstjerna 1945
Acc. *Pleurozietum schreberi* Wiśniewski 1930

КЛАСС **GRIMMIETEA ALPESTRIS** Hadač & Vondráček in Ježek &
Vondráček 1962
ПОРЯДОК **GRIMMIETALIA ALPESTRIS** Šmarda 1944
СОЮЗ *Grimmion commutatae* v. Krusenstjerna 1945
Acc. *Hedwigietum albicantis* Allorge ex Vanden Berghen 1953

КЛАСС **GRIMMIETEA ANODONTIS** Hadač & Vondráček in Ježek
& Vondráček 1962
ПОРЯДОК **GRIMMIETALIA ANODONTIS** Šmarda & Vanek
in Klika 1948
СОЮЗ *Grimmion tergestinae* Šmarda ex Klika 1948
(Syn. *Schistidium apocarpi* Ježek & Vondráček 1962)
Acc. *Pseudoleskeelletum catenulatae* Ježek & Vondráček 1962

КЛАСС **NECKERETEA COMPLANATAE** Marstaller 1986
ПОРЯДОК **NECKERETALIA COMPLANATAE** Ježek &
Vondráček 1962
СОЮЗ *Neckerion complanatae* Šmarda & Hadač ex Klika
1948
Acc. *Anomodontetum longifolii* Waldheim 1944
Acc. *Anomodontetum rugelii* Peciar 1965

5.2.2. Бриосообщества русел и берегов ручьев и малых рек

Ручьевые сообщества обычно имеют небольшие размеры и, как правило, выпадают из поля зрения геоботаников. В то же время они представляют один из наиболее уязвимых типов растительности, особенно в регионах с развитым сельским хозяйством. Многие ручьи мелеют и пересыхают при сокращении площадей лесов. Из-за небольшого объема стока качественный состав воды в ручьях значительно изменяется даже при попадании малых количеств за-

грязняющих веществ антропогенного происхождения с окружающих полей и из атмосферы. Это является причиной стремительного сокращения популяций редких и стенотопных видов, а также нарушений структуры водных и прибрежно-водных сообществ. Синтаксономии ручьевых сообществ Европы посвящено немало работ [Maas, 1959; Philippi, Oberdorfer, 1977; Hadač, 1983; Hübschmann, 1986; Marstaller, 1987b; Hinterlang, 1992; Zechmeister, Mucina, 1994 и др.], но на Южном Урале работы по изучению растительности ручьев единичны [Соломещ и др., 1994; Баишева и др., 2004].

Класс *Plathyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae* Philippi 1956
Син.: *Fontinaletea antipyreticae* Hübschmann 1957

Диагностические виды: *Chiloscyphus polyanthos*, *Hygroamblystegium fluviatile*, *Dichodontium pellucidum*, *Brachythecium rivulare*, *Rhynchostegium riparioides*.

Класс объединяет водные и прибрежноводные бриосообщества ручьев равнинных и субальпийских регионов Европы [Hübschmann, 1986].

Порядок *Hygrohypnetalia* Krajina 1933
Син.: *Brachythecietalia plumosi* Philippi 1956

Диагностические виды: *Schistidium rivulare*, *Scapania undulata*.

Бриосообщества высокогорных и субальпийских ручьев, протекающих преимущественно среди силикатных пород.

Союз *Racomitrium acicularis* v. Krusenstjerna 1945
Син.: *Scapanion undulatae* Philippi 1956

Диагностические виды: *Codriophorus acicularis*, *Sciuro-hypnum plumosum*, *Fontinalis squamosa*, *Hygrohypnella ochracea*, *Dichelyma falcatum*, *Jungermannia pumila*.

Бриосообщества горных холодных ручьев со слабокислой реакцией воды.

Ассоциация *Scapanietum undulatae* Schwickerath 1944

Диагностический вид: *Scapania undulata*.

Ассоциация представляет сообщества, встречающиеся на кварцитах, изредка – на гнилой древесине со слоем мелкозема по берегам и в русле холодных быстротекущих ручьев и горных рек. Все описания выполнены в горно-лесной зоне Южного Урала в диапазоне

высот 400 – 860 м над ур. м. Среднее количество видов в описании – 4 (табл. 5.1 приложения).

При общем сходстве флористического состава южно-уральских и центральноевропейских сообществ [Hübschmann, 1986; Marstaller, 1987] между ними имеются некоторые количественные различия. В южноуральских сообществах этой ассоциации с более высоким постоянством встречаются *Ochyraea duriuscula*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Plectocolea obovata*, *Philotis fontana*, являющиеся диагностическими для другого союза – *Hygrohypnion dilatati* Krajina ex Plamadã 1974, представляющего сциофитные ненарушенные бриосообщества альпийских ручьев и водопадов Европы.

Порядок *Leptodictyetalia riparii* Philippi 1956

Диагностические виды: *Leptodictyum riparium*, *Fontinalis antipyretica*, *Hygroamblystegium tenax*, *Hygrohypnum luridum*.

Бриосообщества русел и берегов водоемов с нейтральной и слабощелочной реакцией воды на равнинах и в низкогорьях Европы.

Союз *Brachythecium rivularis* Hertel 1974

Диагностические виды: *Brachythecium rivulare*, *Conocephalum conicum*, *Cratoneuron filicinum*, *Rhizomnium punctatum*, *Hygrohypnum luridum*.

Водные и прибрежно-водные бриосообщества низкогорий, формирующиеся на влажных субстратах по берегам, реже – в русле водотоков. Как правило, периоды полного затопления этих сообществ кратковременны, большую часть времени они находятся выше уровня воды.

Ассоциация *Brachythecio rivularis-Hygrohypnetum luridi* Philippi 1965

Диагностические виды: *Brachythecium rivulare*, *Hygrohypnum luridum*.

Сообщества ассоциации встречаются на известняковых камнях, грунте, реже – на гнилой древесине в русле и по берегам ручьев и горных рек. В них доминирует *Brachythecium rivulare*. Из сопутствующих видов наиболее часто были встречены *Fontinalis antipyretica*, *Cratoneuron filicinum* и *Dichodontium pellucidum*. Среднее число видов в описании – 4 (табл. 5.1 приложения).

Сообщества приурочены к затененным местообитаниям в пойменных лесах восточных и западных предгорий Южного Урала

в диапазоне высот 250 – 700 м над ур. м. Экология и флористический состав сообществ ассоциации близки к аналогам из Центральной Европы [Marsteller, 1987б]. Южноуральские сообщества отличаются от них низким обилием *Hygrohypnum luridum*, отсутствием *Rhizomnium punctatum* и большей представленностью сосудистых растений.

Ассоциация *Cratoneuretum filicini* Poelt 1954

Диагностический вид: *Cratoneuron filicinum*.

Ассоциация представляет сообщества с доминированием *Cratoneuron filicinum* на гнилой древесине, известковых камнях, очень редко – на почве по берегам и в русле небольших ручьев с средней и медленной скоростью течения воды, часто пересыхающих летом. Среднее количество видов в описании – 3. Большинство описаний выполнено в предгорьях Южного Урала, в диапазоне высот 300–600 м над ур. м. (табл. 5.1 приложения).

В Европе сообщества этой ассоциации формируются в ручьях, протекающих исключительно среди известняков и имеющих высокое содержание извести в воде [Hübschmann, 1986]. На Южном Урале сообщества встречаются в сходных экологических условиях. Особенностью флористического состава южноуральских сообществ по сравнению с европейскими является отсутствие *Pellia epiphylla* и *P. endiviifolia*, а также слабая представленность *Rhizomnium punctatum*. Ассоциация на Южном Урале включает два варианта.

Вариант *Bryum pseudotriquetrum*. Сообщества варианта отличаются содоминированием *Bryum pseudotriquetrum*. В Европе *Bryum pseudotriquetrum* отмечен со средним постоянством (II–III) в сообществах союза *Hygrohypnion dilatati* [Hübschmann, 1986; Marsteller, 1987б] и класса *Montio-Cardaminetea* [Zechmeister, Mucina, 1994].

Вариант *typica* объединяет типичные сообщества ассоциации, в которых наиболее частым спутником *Cratoneuron filicinum* выступает *Brachythecium rivulare*.

Союз *Fontinalion antipyreticae* W. Koch 1936

Диагностический вид: *Fontinalis antipyretica*.

Союз объединяет погруженные водные бриосообщества стоячих и проточных вод, с отсутствующим или очень коротким

периодом пересыхания. Флористический состав сообществ, как правило, беден.

Ассоциация *Fontinalietum antipyreticae* Kaiser ex Frahm 1971

Диагностический вид: *Fontinalis antipyretica*.

Ассоциация представляет сообщества с доминированием *Fontinalis antipyretica*, произрастающие на камнях, иногда покрытых незначительным слоем мелкозема, в руслах небольших рек (преимущественно на перекатах и мелководье) и реке – ручьев. Скорость течения воды обследованных рек и ручьев – средняя и медленная. Пересыхания водоемов отмечено не было. На Южном Урале сообщества ассоциации были найдены только на известняках, в то время как в Центральной Европе они встречаются также на силикатах и гнилой древесине в руслах рек и ручьев [Hübschmann, 1986]. Флористический состав сообществ отличается бедностью и нестабильностью. Среднее количество видов в описании – 2 (табл. 5.1 приложения).

На Южном Урале в отличие от европейских сообществ в составе данной ассоциации представлены не только виды мхов, но и сосудистые растения – *Myriophyllum spicatum*, виды рода *Potamogeton*. Наиболее близким синтаксоном является ассоциация *Fontinali antipyreticae-Cardaminetum amarae*, также описанная на Южном Урале [Баишева и др., 2004]. От нее сообщества ассоциации *Fontinalietum antipyreticae* отличаются слабой представленностью группы видов класса *Montio-Cardaminetea*. Доминирование *Fontinalis antipyretica* в условиях отсутствия других константных видов является основным признаком данной ассоциации. Некоторые исследователи [Marstaller, 19876 и др.] считают ранг ассоциации для сообществ данного типа завышенным, так как спутниками доминанта являются самые разнообразные виды, в зависимости от геологических пород, типа ландшафта и т. п. Авторы разделяют точку зрения Hübschmann [1986] и рассматривают эти сообщества в рамках отдельной ассоциации, так как они легко узнаются в природе и отличаются от остальных сообществ классов *Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae* и *Montio-Cardaminetea* приуроченностью к руслам достаточно крупных рек.

Сравнение южноуральских сообществ классов *Montio-Cardaminetea* и *Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae* [Баишева и др., 2004] показало, что виды *Brachythecium rivulare* и *Cratoneuron*

filicinum с высоким постоянством встречаются в сообществах обоих классов, и входят в состав их диагностических видов. Более высокое обилие этих видов в сообществах класса *Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae*, по-видимому, связано с тем, что специалисты-бриологи при их описании закладывают площадки маленького размера, соответствующие «пятнам» с доминированием бриофитов. Низкая встречаемость сосудистых растений в описаниях бриологов также может быть связана с мелким размером их пробных площадей. В то же время при описании сообществ класса *Montio-Cardaminetea* геоботаники могут пропустить некоторые виды мхов, так как они работают на площадках более крупного размера и в большей степени ориентированы на выявление флоры сосудистых растений.

Несмотря на большое количество общих видов и то, что сообщества класса *Platyhypnidio-Fontinalietea* иногда могут рассматриваться как составная часть сообществ класса *Montio-Cardaminetea*, во многих случаях они существуют независимо друг от друга и могут быть интерпретированы как различные и вполне самостоятельные сообщества.

5.2.3. Эпифитные бриосообщества

Класс *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* Mohan 1978

Син.: *Hypneta cupressiformis* Ježek & Vondráček 1962

Диагностические виды: *Frullania dilatata*, *Radula complanata*.

Порядок *Orthotrichetalia* Hadač in Klika & Hadač 1944

Син.: *Leucodontetalia* v. Hübschmann 1952

Диагностические виды: *Leucodon sciuroides*, *Orthotrichum affine*, *Orthotrichum speciosum*, *Pylaisia polyantha*, *Pylaisia selwynii*, *Orthotrichum obtusifolium*.

Класс и порядок объединяют бриосообщества, произрастающие на стволах живых деревьев преимущественно с нейтральной реакцией коры, pH 6,2–7,6 [Barkman, 1958]. Описания были выполнены главным образом в сообществах широколиственных лесов класса *Quercu-Fagetea*.

Союз *Leskeion polycarpae* Barkman 1958

Диагностический вид: *Leskea polycarpa*.

Союз объединяет мезофитные эпифитные моховые сообщества, формирующиеся на коре *Ulmus laevis*, *Alnus incana*, *Padus*

avium, *Salix alba*, *Populus nigra* в пойменных лесах союзов *Alnion incanae* и *Salicion albae*.

Ассоциация *Syntrichio latifoliae* – *Leskeetum polycarpae*
v. Hübschmann 1952

(Syn. *Leskeetum polycarpae* Horvat ex Peciar 1965)

Субассоциация *S.l.-l.p. pylaisielletosum polyanthae* Baisheva & al. 1994

Диагностические виды: *Leskea polycarpa* (dom.), *Pylaisia polyantha*.

Сообщества ассоциации описаны в пойменных лесах на коре *Tilia cordata*, *Ulmus laevis*, *Populus tremula*, *Populus nigra* и др., встречаются преимущественно на основаниях стволов, могут расти на высоте до 0,5 м над поверхностью земли, также отмечены на остатках коры упавших деревьев. Количество видов на площадке варьирует от 2 до 8, составляя в среднем 4. Среднее проективное покрытие – 85% (табл. 5.2 приложения). Диагностический вид ассоциации *Leskea polycarpa* – базифильный эпифит, обычный для пойм, встречается также в тенистых широколиственных лесах союза *Aconito-Tilion*.

От аналогов, описанных в Германии, Нидерландах, Румынии и Словакии [Frahm, 1971; Mihai, 1976; Peciar, 1965; Marstaller, 1985; Hübschmann, 1986], южноуральские сообщества отличаются более бедным флористическим составом. В западноевропейских сообществах постоянным спутником и часто содоминантом *Leskea polycarpa* на коре живых деревьев выступает *Hypnum cupressiforme*. На Южном Урале его место занимает *Pylaisia polyantha*, также отсутствуют или значительно снижают свое постоянство *Bryum moravicum*, *Amblystegium serpens*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Radula complanata*, а также виды рода *Orthotrichum*. Это послужило основанием для выделения субассоциации *pylaisielletosum polyanthae* Baisheva & al. 1994 [Baisheva et al., 1994]. Наиболее близким синтаксоном является вариант *Pylaisia polyantha* субассоциации *typicum* ассоциации *Leskeetum polycarpae*, описанный в Тюрингии [Marstaller, 1985], от которого наша субассоциация отличается отсутствием группы перечисленных выше видов.

Ассоциация *Brachythecio salebrosi-Amblystegietum serpentis*
Baisheva & al. 1994

Диагностические виды: *Amblystegium serpens* (dom.), *Brachythecium salebrosum*.

Сообщества описаны на гнилой древесине в пойменных ольхово-черемуховых уремниках. Проективное покрытие мохообразных на площадках варьирует от 30 до 100%, составляя в среднем 90%, число видов на площадке – от 2 до 11, в среднем – 6. Южноуральские сообщества отнесены к двум субассоциациям – *B.s.-A.s. typicum* и *B.s.-A.s. plagiomnietosum cuspidati* Baisheva 1995 (табл. 5.2 приложения).

Сообщества субассоциации *B.s.-A.s. typicum* по составу высококонстантных видов близки к другим ассоциациям союза *Leskeion polycarpae*, однако отличаются по характеру субстрата и присутствию эпиксильных видов: *Brachythecium salebrosum*, *Sanionia uncinata*, *Chiloscyphus profundus* и *Stereodon pallescens*.

Субассоциация *B.s.-A.s. plagiomnietosum cuspidati* объединяет тене- и влаголюбивые бриосообщества, описанные в широколиственных лесах союза *Aconito-Tilion*, а также в пойменных уремниках на гнилой древесине в различных стадиях разрушения, часто с частицами почвы, реже – на основаниях стволов живых деревьев. Диагностический вид субассоциации *Plagiomnium cuspidatum* обычно произрастает на почве в широколиственных лесах, и его содоминирование в эпиксильных сообществах свидетельствует о минеральном богатстве субстрата. Сообщества субассоциации, возможно, представляют следующую стадию сукцессионного ряда, сопровождающего разрушение древесины. Р. Маршталлер [Marstaller, 2006], отмечает, что отнесение ассоциации *Brachythecio salebrosi- Amblystegietum serpentis* к союзу *Leskeion polycarpae* проблематично, так как она имеет высокое сходство с сообществами союза *Bryo-Brachythecion* Lecoинте 1975. Авторы согласны с замечанием, возможно, в дальнейшем положение этого синтаксона будет пересмотрено.

Союз *Syntrichion laevipilae* Ochsner 1928

Сyn.: *Tortulion laevipilae* Ochsner 1928

Диагностические виды: *Orthotrichum speciosum*, *Orthotrichum obtusifolium*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physconia grisea*, *Xanthoria parietina*.

В Центральной Европе союз представляет наиболее ксерофитные бриосообщества, характеризующиеся сокращением количества печеночников, обилием лишайников и доминировании апокарпных

мхов, большинство из которых способно быстро абсорбировать значительные количества дождевой воды. На Южном Урале к союзу относятся ксеромезофитные бриообщества, которые встречаются на коре *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* в широколиственных лесах союзов ***Lathyro-Quercion*** и ***Aconito-Tilion*** в лесных и лесостепных районах Южного Урала.

Ассоциация ***Pylaisiello to polyanthae – Leskeelletum nervosae***
Baisheva & al. 1994

Диагностические виды: *Pseudoleskeella nervosa*, *Pylaisia polyantha*.

Сообщества ассоциации описаны в широколиственных лесах на стволах *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Quercus robur*, иногда на начинающей разрушаться коре. Чаще всего сообщества встречаются на высоте 0,5–1 м над поверхностью грунта. Проективное покрытие на площадках – 80–100%, количество видов в описании 2–8, в среднем – 3 (табл. 5.2 приложения). Во флористическом составе сообществ значительная роль принадлежит базифильным и индифферентным к кислотности субстрата видам (*Pseudoleskeella nervosa*, *Leucodon sciuroides*, *Orthotrichum speciosum*, *Orthotrichum obtusifolium*, *Radula complanata*, *Pylaisia polyantha*, *Stereodon pallescens*). В сообществах ассоциации с высоким постоянством встречаются диагностические виды порядка и союза. От других ассоциаций союза ***Syntrichion laevipilae***, в сообществах которых доминирует *Pylaisia polyantha*, эти сообщества отличаются содоминированием *Pseudoleskeella nervosa* и *Leucodon sciuroides*.

Ассоциация ***Pylaisietum polyanthae*** Felföldy 1941

Диагностический вид: *Pylaisia polyantha* (dom).

Ассоциация объединяет сообщества с доминированием *Pylaisia polyantha*, широко распространенные в ксеромезофитных лиственных лесах Южного Урала в условиях с сильно варьирующим увлажнением и освещением. Среднее количество видов на площадке – 4, среднее проективное покрытие – 90% (табл. 5.2 приложения). Базовыми породами являются: *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Populus nigra*. Сообщества формируются на стволах живых деревьев от оснований до высоты 1,7 м.

При сравнении с сообществами этой ассоциации, описанными в Центральной Европе [Hübschmann, 1986], был выявлен ряд особенностей южно-уральских сообществ: отсутствуют *Hypnum cupressiforme*, *Bryum moravicum*, *B. capillare*, *Frullania dilatata*, *Orthotrichum diaphanum*, снижено участие *Amblystegium serpens*, *Ceratodon purpureus*, *Orthotrichum affine*. Печеночные мхи представлены с меньшим разнообразием и обилием (с невысоким постоянством отмечены *Radula complanata* и *Ptilidium pulcherrimum*). Сообщества ассоциации подразделяются: 1) вар. **typica**; 2) вар. ***Pseudoleskeella nervosa*** (базифильный вариант, наиболее маловидовой); 3) вар. ***Sanionia uncinata*** (описан на основаниях стволов и образован ацидонейтрофильными и индифферентными видами: *Sanionia uncinata*, *Stereodon pallescens*, *Callicladium haldanianum* и пр.).

Диагностический вид ассоциации *Pylaisia polyantha* в Башкортостане является широко распространенным эпифитом и встречается также в пойменных сообществах союза ***Leskeion polycarpae***: в ассоциациях ***Syntrichio latifoliae-Leskeetum polycarpae***, ***Brachythecio salebrosi-Amblystegietum serpentis***. От них данная ассоциация отличается доминированием *Pylaisia polyantha*, значительно более низким постоянством требовательного к условиям увлажнения вида *Leskea polycarpa* и более высоким постоянством ксерофильных мхов рода *Orthotrichum*, являющихся диагностическими видами союза.

Ассоциация ***Orthotrichetum speciosi*** Barkman 1958
subass. ***orthotrichetosum obtusifolii*** Baisheva 1994

Диагностические виды: *Ortotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*.

Сообщества были описаны во вторичных березово-осиновых и осиновых лесах, замещающих условно-коренные широколиственные и хвойно-широколиственные леса, а также в пойменных ольхово-черемуховых уремниках. Основная базовая порода – *Populus tremula*, реже сообщества встречаются на стволах лиственных деревьев других пород и на коре отмерших деревьев. Сообщества преимущественно отмечены на северных и северо-восточных сторонах стволов. Часто моховый покров формирует полосы шириной 15–20 см, поднимающиеся от комлей до 2 и более метров, и приурочен к той стороне ствола, по которой проходит сток дождевой воды. Среднее проективное покрытие 90% (табл. 5.2 приложения).

Во флористическом составе сообществ значительная роль принадлежит базифильным эпифитам – *Orthotrichum obtusifolium*, *O. speciosum*, *Leskea polycarpa*, а также диагностическому виду порядка – *Pylaisia polyantha*. В пределах субассоциации выделено: вар. **typica** и вар. ***Leskea polycarpa***, сообщества которого приурочены к пойменным лесам.

От описанных в Западной Европе сообществ ассоциации [Barkman, 1958; Mihai, 1976; Peciar, 1965; Hübschmann, 1986], южноуральская субассоциация отличается высоким постоянством *Orthotrichum obtusifolium*, *Leskea polycarpa*, *Hypogymnia physodes*, отсутствием *Hypnum cupressiiforme*, *Bryum moravicum*, *Orthotrichum affine*, *O. pumilum*, а также обедненным флористическим составом (среднее количество видов на площадке 4).

На Южном Урале наиболее близкими синтаксонами являются субассоциация ***pylaisielletosum polyanthae*** Baisheva et al. 1994 ассоциации ***Syntrichio latifoliae – Leskeetum polycarpae*** и ассоциация ***Pylaisietum polyanthae*** Felföldy 1941, от которых сообщества субассоциации ***O. s. orthotrichetosum obtusifolii*** отличает высокое постоянство и обилие *Orthotrichum obtusifolium*, приуроченность к узкому спектру древесных пород (в основном *Populus tremula* и *P. nigra*) и бедный флористический состав.

Ассоциация ***Orthotrichetum pallentis*** Ochsner 1928

Диагностический вид: *Orthotrichum pallens*.

Сообщества ассоциации описаны в мертвопокровных кленовых и липово-кленовых лесах на территории Давлекановского (окрестности озера Асылыкуль), Белебеевского и Илишевского районов РБ [Baisheva, 2000]. Позже аналогичные сообщества были выявлены на территории Национального парка «Башкирия» в Мелеузовском районе РБ. Базовые породы: *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Betula pendula*. Сообщества выявлены на старых деревьях с грубой пористой корой, часто на наклонных стволах, в той части, где проходит сток дождевой воды, на высоте до 130 см над уровнем грунта. Среднее проективное покрытие 80% (табл. 5.2 приложения).

В Швейцарии сообщества ассоциации встречены на основаниях стволов старых широколиственных деревьев в горных разреженных лесах с высоким уровнем освещенности и аэрации [Hübschmann, 1986]. На территории Башкортостана для сообществ

характерны более мезофитные затененные местообитания. От центральноевропейских аналогов южноуральские сообщества ассоциации отличаются слабой представленностью печеночников, отсутствием *Hypnum cupressiforme*, *Homalothecium sericeum* (в РБ эти виды в основном представлены на затененных известняках). Сходство сообществ заключается в содоминировании *Pseudoleskeella nervosa* и высоком постоянстве *Pylaisia polyantha*.

В Центральной Европе сообщества ассоциации *Orthotrichetum pallentis* Ochsner 1928 имеют статус редких и подлежат охране [Hübschmann, 1986]. Диагностический вид ассоциации включен в Красную книгу РБ [2011]. Очевидно, что эти сообщества следует рекомендовать к охране и на территории Башкортостана.

5.2.4. Эпиксилые бриосообщества

Класс *Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis* Ježek & Vondráček 1962

Syn.: *Lepidozio-Lophocoletea heterophyllae* Hübschmann 1976.

Диагностические виды: *Anastrophyllum minutum*, *Calypogeia integristipula*, *Cladonia coniocraea*, *Cephalozia bicuspidata*, *Cephalozia hampeana*, *Chiloscyphus profundus*, *Lophozia ventricosa*, *Plagiothecium laetum*, *Plagiothecium denticulatum*, *Scapania mucronata*, *Tritomaria exsecta*, *Tritomaria exsectiformis*.

Порядок *Cladonio digitatae-Lepidozietalia reptantis* Ježek & Vondráček 1962

Syn.: *Lophocoleetalia heterophyllae* Barkman 1958

Диагностические виды: *Blepharostoma trichophyllum*, *Callicladium haldanianum*, *Cladonia digitata*, *Cephalozia lunulifolia*, *Cephalozia connivens*, *Cephalozia pleniceps*, *Chiloscyphus minor* (per.), *Dicranum fuscescens*, *Dicranum flagellare* (per.), *Lophozioopsis longidens* (per.), *Lepidozia reptans*.

Порядок объединяет ацидофильные гигрофитные моховые сообщества, развивающиеся на гнилой древесине, а также на основаниях стволов деревьев с начинающей разрушаться корой. Сообщества порядка имеют широкое распространение и отмечены как в различных регионах Европы и Азии, так и в Северной Америке. Интервал pH характеризующих видов – 4,2–4,7 (5.6) [Barkman,

1958]. Порядок включает два союза: *Blepharostomion trichophylli* Barkman 1958 и *Tetraphidion pellucidae* v. Krusenstjerna 1945. В описанных на территории РБ сообществах с высоким постоянством встречаются некоторые диагностические виды класса и порядка *Plagiothecium laetum*, *Plagiothecium denticulatum*, *Chiloscyphus profundus*, *Callicladium haldanianum*, в то время как диагностические комбинации союзов представлены слабо.

Союз *Nowellion curvifoliae* Philippi 1965
Syn.: *Blepharostomion trichophylli* Barkman 1958

Диагностические виды: *Anastrophyllum hellerianum*, *Buxbaumia viridis*, *Herzogiella seligeri*, *Herzogiella turphacea*, *Lophozia longiflora*, *Riccardia latifrons*, *Chiloscyphus profundus*, *Ptilidium pulcherrimum*.

Союз объединяет сообщества гигрофильных эпиксильных мхов, распространенных в регионах с большим количеством осадков и относительно холодным летом: гиператлантические, бореальные, субарктические и горные районы Европы и Северной Америки [Barkman, 1958]. В европейских сообществах союза встречается большое количество печеночников.

Ассоциация *Brachythecietum reflexi* Baisheva et al. 1994.

Диагностический вид: *Sciuro-hynum reflexum*.

Сообщества ассоциации описаны в смешанных и широколиственных лесах горных и лесостепных районов РБ на основаниях стволов хвойных (*Abies sibirica*, *Picea obovata*) и лиственных (*Tilia cordata*, *Betula pendula*, *Padus avium*, *Ulmus laevis*) деревьев, реже на гнилой древесине и камнях. Проективное покрытие 90–100%, количество видов на площадке варьирует от 3 до 16, составляя в среднем 6 (табл. 5.2 приложения).

Флористический состав ассоциации нетипичен для сообществ союза *Nowellion curvifoliae* и ее синтаксономическое положение может быть пересмотрено. Р. Маршталлер [Marstaller, 2006] отмечает, что у этого синтаксона есть сходство с сообществами союза *Bryo-Brachythecion*.

Ассоциация *Plagiothecio laeti- Pohlietum nutantis*
Baisheva et al. 1994

Диагностические виды: *Pohlia nutans* (dom), *Plagiothecium laetum*.

Сообщества ассоциации были описаны на перегнившей, почти полностью разложившейся древесине, покрытой частицами почвы на болотах в северо-восточных и северо-западных районах Башкортостана. Число видов на площадке варьирует от 4 до 12 (в среднем 7), среднее проективное покрытие составляет 95% (табл.5.2 приложения).

Заболоченные леса, в которых были описаны сообщества, представляют собой результат антропогенной трансформации (после осушения) редких для Южного Урала сообществ класса *Vaccinietea uliginosi* (союз *Ledo-Pinion*). Так как преобладающей древесной породой в этих сообществах является *Betula pubescens*, можно предположить, что сообщества ассоциации *Plagiothecio-Pohlietum* были описаны на гнилой древесине *Betula pubescens*.

В качестве особенностей флористического состава сообществ следует отметить довольно высокое постоянство *Polytrichum juniperinum*, *Leptobryum pyriforme*, *Brachythecium mildeanum* и др. видов, характерных для напочвенного покрова.

Союз *Tetraphidion pellucidae* v. Krusenstjerna 1945

Syn.: *Tetraphido-Aulacomnion* (Krusenstjerna 1945) Barkman 1958

Диагностические виды: *Barbilophozia attenuata*, *Bazzania tricrenata*, *Dicranum flexicaule*, *Odonthoschisma denudatum*, *Tetraphis pellucida*, *Dicranella cerviculata*, *Plagiothecium curvifolium*, *Dicranodontium denudatum*.

В этот союз входят эпиксильные бриосообщества, развивающиеся на более сухих (по сравнению с сообществами союза *Nowellion*) субстратах. Они приурочены к гнилой древесине, а также к основаниям стволов живых деревьев с кислой реакцией коры в долинах рек субатлантических, континентальных и бореальных районов Европы, а также в ксеромезофитных лесах горной зоны. Общий уровень pH диагностических видов 4,4–4,7, средний уровень 3,9–5,9 [Barkman, 1958; Hübschmann, 1986].

Сообщество *Tetraphis pellucida*

Диагностический вид: *Tetraphis pellucida*.

Сообщества описаны на гнилой древесине последних стадий разрушения в смешанных хвойно-широколиственных, хвойных лесах, а также в заболоченных березняках. Во флористическом составе сообществ хорошо представлен диагностический блок класса,

а диагностические блоки союзов выражены слабо (табл. 5.2 приложения). Наиболее сходным западноевропейским синтаксоном является ассоциация *Lepidozio-Tetraphidetum pellucidae* (Barkman 1958) Maurer 1961 [Hübschmann, 1986], от которой описанные в Башкортостане сообщества отличаются отсутствием *Dicranodontium denudatum*, *Calypogeia neesiana*, *Plagiothecium curvifolium*, *Hypnum cupressiforme*, слабой представленностью *Lepidozia reptans*, высоким постоянством *Pohlia nutans*, *Stereodon pallescens*, *Callicladium haldanianum*, *Lophocolea minor*, *Cephalozia lunulifolia*. Поскольку диагностический вид сообщества *Tetraphis pellucida* входит в диагностический блок союза *Tetraphido-Aulacomnion*, данное сообщество было предварительно отнесено к этому союзу. Имеющихся данных недостаточно для определения уровня флористического своеобразия и синтаксономического ранга сообществ.

Сообщество *Pohlia nutans-Plagiothecium denticulatum*

Диагностические виды: *Pohlia nutans*, *Plagiothecium denticulatum*.

Сообщества были описаны на основаниях стволов *Betula pubescens* и *Alnus incana* в гигромезофитных лесах на западе республики в Чекамагушевском и Дюртюлинском районах РБ. Проективное покрытие 90%. Флористический состав сообществ в целом сходен с асс. *Plagiothecio laeti-Pohlietum nutantis*. Отличия состоят в доминировании *Plagiothecium denticulatum*, более высоком постоянстве *Stereodon pallescens*, *Chiloscyphus profundus* и слабой представленности лишайников рода *Cladonia* (табл. 5.2 приложения).

Порядок *Dicranetalia scoparii* Barkman 1958

Диагностические виды: *Frullania bolanderi*, *Callicladium haldanianum*.

Порядок объединяют эпифитные и эпилитные бриосообщества, развивающиеся на субстратах с кислой реакцией. В отличие от порядка *Cladonio-Lepidozietalia* сообщества данного порядка чаще встречаются на коре живых деревьев (*Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Betula pendula* и *B. pubescens*).

Союз *Dicrano scoparii-Hypnion filiformis* Barkman 1958

Диагностические виды: *Dicranum montanum*, *Callicladium haldanianum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Dicranoweisia cirrata*, *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum scoparium*, *Stereodon pallescens* (per.).

Союз объединяет преимущественно маловидовые эпифитные, реже эпилитные ксеромезофитные бриосообщества, формирующиеся на основаниях стволов деревьев, а также на силикатных породах. В южноуральских сообществах союза практически отсутствуют *Hypnum cupressiforme* и *Isothecium myosuroides*, характерные для западноевропейских сообществ порядка **Dicranetalia**, но значительно большее участие принимают *Sciuro-hypnum reflexum* и *Stereodon pallescens*, который включен в диагностический блок союза в качестве регионального диагностического вида.

Ассоциация ***Ptilidio pulcherrimi-Hypnetum pallescentis***

Barkman ex Wilmanns 1962

Диагностические виды: *Ptilidium pulcherrimum*, *Stereodon pallescens*.

Ассоциация объединяет широко распространенные на Южном Урале бриосообщества, произрастающие на основаниях стволов лиственных и хвойных деревьев, а также на гнилой древесине. Проективное покрытие на площадках изменяется от 40 до 100%, количество видов в описаниях варьирует от 3 до 11, составляя в среднем 7 видов (табл. 5.2 приложения).

Южноуральские сообщества ассоциации флористически близки к западноевропейским [Barkman, 1958; Hübschmann, 1986; Marstaller, 1986, 1989]. Небольшое отличие наших сообществ заключается лишь в отсутствии *Hypnum cupressiforme*, являющегося фоновым видом в западноевропейских сообществах. Сообщества ассоциации ***Ptilidio-Hypnetum pallescentis*** приурочены к северным и горным районам Западной Европы, где они произрастают на стволах хвойных деревьев родов *Pinus*, *Abies*, *Picea*, а также *Betula* [Barkman, 1958]. На Южном Урале сообщества встречаются главным образом на основаниях стволов *Betula pendula*, на гнилой древесине и лишь изредка – на коре *Abies sibirica*.

Наиболее близким синтаксоном является ассоциация ***Orthodicrano-Plagiothecietum laeti***, но имеются как экологические, так и флористические различия. Сообщества ассоциации ***Ptilidio-Hypnetum pallescentis*** встречаются почти во всех районах РБ и развиваются в более ксерофитных местообитаниях, преимущественно на стволах *Betula pendula*. В отличие от них сообщества

Orthodicrano-Plagiothecietum laeti были встречены только в тенистых темнохвойных и смешанных лесах северной части горно-лесной зоны республики. Из западноевропейских сообществ наиболее близкой, по всей видимости, является ассоциация *Orthodicrano-Hypnetum filiformis* Wiśniewski 1930 [Marstaller, 1986]. От нее южноуральские сообщества отличаются доминированием *Stereodon pallescens* и отсутствием *Hypnum cupressiforme*. Разнообразие сообществ отражено двумя субассоциациями: *P.p.-H.p. typicum* и *P.p.-H.p. calliclidietosum haldaniani* Baisheva 1995.

Сообщества субассоциации *P.p.-H.p. calliclidietosum haldaniani* Baisheva 1994 описаны в теневых широколиственных, смешанных и пойменных лесах на богатой минеральными веществами коре деревьев лиственных пород (*Betula pendula*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Alnus glutinosa*), а также на остатках коры отмерших деревьев. Чаще сообщества приурочены к основаниям стволов, но в более мезофитных условиях отмечены на высоте 70–130 см от уровня грунта. От субассоциации *P.p.-H.p. typicum* данные сообщества отличаются более мезофитным характером, а также высоким постоянством *Calliclidium haldanianum*.

Ассоциация *Platygyrietum repentis* Le Blanc ex Marstaller 1986
Диагностический вид: *Platygyrium repens*.

Ассоциация объединяет сообщества, описанные в широколиственно-хвойных и липовых лесах на коре *Tilia cordata*, *Quercus robur*, на упавших стволах, выступающих корнях *Pinus sylvestris* (табл. 5.2 приложения).

Для флористического состава сообществ характерно высокое постоянство и обилие *Platygyrium repens*, представленность диагностических видов порядка *Orthotrichetalia* (*Pylaisia polyantha*) и союза *Dicrano-Hypnion* (*Ptilidium pulcherrimum*, *Dicranum montanum*). От описанных в Европе аналогов [Marstaller, 1986] южноуральские сообщества отличаются высоким постоянством *Pylaisia polyantha*, *Sanionia uncinata*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Calliclidium haldanianum*, слабой представленностью диагностических видов класса *Cladonio-Lepidozietea*, лишайников, а также отсутствием *Dicranum viride* и *Dicranoweisia cirrata*. Типичными местообитаниями сообществ ассоциации в Западной Европе являются средние части стволов, а в районах с повышенным увлажнением – основания ветвей [Marstaller, 1986]. В Башкортостане сообщества

встречаются преимущественно на основаниях стволов (лишь одно описание сделано на высоте 1 м), моховый покров обычно не поднимается выше средней высоты травяного яруса леса (45–50 см).

Ассоциация *Orthodicrano montanii-Plagiothecietum laeti*

Baisheva et al. 1994

Диагностические виды: *Plagiothecium laetum* (dom), *Dicranum montanum* (dom).

Ассоциация объединяет бриосообщества, произрастающие в условиях повышенного увлажнения на сильно затененных основаниях стволов деревьев в центрально-возвышенной части Южного Урала. Описания выполнены на территории Белорецкого и Учалинского районов РБ. Базовые породы: *Abies sibirica*, *Larix sukaczewii*, *Betula pendula*. Сообщества описаны в пихтово-еловых лесах союзов *Piceion excelsae* и *Aconito-Piceion*. Проективное покрытие варьирует от 70 до 100%, в среднем составляя 90%. Среднее количество видов в описании – 6 (табл. 5.2 приложения).

На Южном Урале наиболее близкой ассоциацией является *Ptilidio-Hypnetum pallescentis*. Среди западноевропейских сообществ к данным сообществам наиболее близки *Orthodicrano-Plagiotheciellatum latebricola* Barkman 1958 и *Orthodicrano-Hypnetum filiformis* Wiśniewski 1930. От первой ассоциации сообщества *Orthodicrano montanii-Plagiothecietum laeti* отличаются отсутствием содоминанта *Plagiotheciella latebricola* и значительно более высоким постоянством *Sciuro-hypnum reflexum*. Сообщества ассоциации *Orthodicrano-Plagiotheciellatum latebricola* приурочены к листовным породам *Quercus robur*, *Q. sessiliflora*, в то время как сообщества *Orthodicrano-Plagiothecietum laeti* чаще встречаются на стволах хвойных деревьев. От ассоциации *Orthodicrano-Hypnetum filiformis* наша ассоциация отличается отсутствием *Hypnum cupressiforme*, *Plagiothecium denticulatum*, *Lepraria incana*, а также значительно более высоким постоянством и обилием *Plagiothecium laetum*.

Порядок *Grimmietalia hartmanii Philippi* 1956

Союз *Grimmio hartmanii-Hypnion cupressiformis* Philippi 1956

Союз объединяет эпилитные бриосообщества, формирующиеся на кислых и субнейтральных силикатных породах в затененных ксеромезофитных местообитаниях, обычно в горных лесах.

Диагностические виды порядка и союза: *Paraleucobryum longifolium*, *Cynodontium strumiferum*, *Grimmia hartmannii*, *Bazzania tricrenata*.

Сообщество ***Paraleucobryum longifolium-Barbilophozia barbata***

Диагностические виды: *Paraleucobryum longifolium*, *Barbilophozia barbata*.

Синтаксон объединяет сообщества, описанные на песчанике, изредка – на выступающих из лесной подстилки корнях хвойных деревьев в горных светлохвойных и темнохвойных лесах на территории Белорецкого района РБ (хребты Зильмердак и Машак) в интервале высот 500–1030 м над ур. м. Проективное покрытие варьирует от 30 до 90%, в среднем составляя 60%. Среднее количество видов в описании – 7 (табл. 5.2 приложения).

Эпилитные бриосообщества с доминированием *Paraleucobryum longifolium* и высоким участием *Plagiothecium laetum*, *Dicranum scorarium*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Hypnum cupressiforme* и др. видов, характерных для выходов силикатных пород в лесах Центральной Европы, относят к ассоциации ***Grimmia hartmannii-Hypnetum cupressiformis*** Stormer ex Philippi 1956, с которой, по мнению Р. Маршталлера [Marstaller, 2006], должны быть синонимизированы описанные ранее ассоциации ***Paraleucobryetum longifolii*** Stormer ex Ježek & Vondráček 1962 и ***Paraleucobryo longifolii-Barbilophozietum barbatae*** Neumaier 1971. Несмотря на сходство местообитаний (камни силикатных пород, полутень, умеренная влажность воздуха), южноуральские сообщества не могут быть отнесены к этому синтаксону в основном по причине отсутствия *Grimmia hartmannii* – вида, который в РБ редок, а в Центральной Европе обычен в подобных местообитаниях. В дальнейшем синтаксономическое положение данных сообществ может быть пересмотрено.

Класс *Hylocomietea splendidis* Marstaller 1992

Порядок *Hylocomietalia splendidis* Gillet ex Vadam 1990

Диагностические виды класса и порядка: *Hylocomiastrum umbratum*, *Plagiochila asplenioides* s. str., *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Союз *Pleurozium schreberii* v. Krusenstjerna 1945

Диагностические виды: *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberii*, *Barbilophozia barbata*,

Tritomaria quinquedentata, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum alpinum*,
Polytrichum formosum.

Ассоциация ***Pleurozietum schreberi*** Wiśniewski 1930

Syn.: ***Pleurozio schreberii-Ptilietum crista-castrensis***

Solometch in Baisheva et al. 1994

Диагностический вид: *Pleurozium schreberi*.

Ассоциация объединяет бриосообщества, развивающиеся на гнилой древесине в темнохвойных и смешанных лесах. Диагностическая комбинация союза ***Pleurozium schreberii*** включает основные виды таежных лесов, образующих в сообществах класса ***Vaccinio-Piceetea*** сплошной моховый напочвенный покров. В бриосинтаксономии ярус напочвенных мхов в таежных лесах рассматривается не как самостоятельное сообщество, а как моховая синузия, являющаяся составной частью лесного сообщества [Hübschmann, 1986].

На Южном Урале сообщества союза были описаны в неморально-травных темнохвойно-широколиственных лесах, в напочвенном покрове которых представлены неморальные и суббореальные виды (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Cerastium pauciflorum*, *Stellaria bungeana*, *Myosotis sylvatica*, *Cacalia hastata*, *Aconitum septentrionale* и др.), а бореальные мхи в напочвенном покрове практически отсутствуют. Поэтому группировки бореальных мхов, развивающиеся на гниющих стволах упавших деревьев, могут рассматриваться как самостоятельные бриосообщества [Baisheva et al., 1994]. В состав данных сообществ входит ряд диагностических видов порядка ***Dicranetalia***: *Dicranum scoparium*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Dicranum montanum* (табл. 5.2 приложения).

5.2.5. Эпилитные бриосообщества

Класс ***Grimmieta alpestris*** Hadač & Vondráček in Ježek & Vondráček 1962

Порядок ***Grimmietalia alpestris*** Šmarda 1944

Союз ***Grimmion commutatae*** v. Krusenstjerna 1945

Союз объединяет бриосообщества на силикатных породах (гранитах, гнейсах, порфиритах, сланцах, песчаниках) в средне- и высокогорных районах Европы. В основном данные группировки

распространены в центрально-возвышенной части Южного Урала и в Башкирском Зауралье.

Диагностические виды: *Bucklandiella microcarpa*, *Kiaeria* spp. *Grimmia muehlenbeckii*, *Orthotrichum rupestre*, *Hedwigia ciliata*.

Ассоциация *Hedwigietum albicantis* Allorge ex Vanden Berghen 1953

Диагностический вид: *Hedwigia ciliata*.

Объединяет бриосообщества, описанные преимущественно на кварцитах и песчанике в разреженных горных сосновых лесах, а также на открытых незалесенных участках на территории Белорецкого и Баймакского районов РБ (хребты Зильмердак и Ирендык, долина р. Белая) на высоте 400–500 м над ур. м. Проективное покрытие варьирует от 40 до 95%, в среднем составляет 70%. Среднее количество видов в описании – 6 (табл. 5.2 приложения).

От аналогов, описанных в горах Центральной Европы [Hübschmann, 1986; Schubert, 2009 и др.], южноуральские сообщества отличаются высоким постоянством *Cynodontium strumiferum*, *Paraleucobryum longifolium*, а также отсутствием *Bucklandiella heterosticha* – вида, который часто является содоминантом в европейских сообществах ассоциации.

Класс *Grimmieteae anodontis* Hadač & Vondráček in Ježek & Vondráček 1962

Порядок *Grimmietalia anodontis* Šmarda & Vanek in Klika 1948

Союз *Grimmion tergestinae* Šmarda ex Klika 1948

(Syn. *Schistidium apocarpi* Ježek & Vondráček 1962)

Объединяет эпилитные бриосообщества, формирующиеся на карбонатных породах в открытых, хорошо освещенных ксеромезофитных местообитаниях – крутых горных склонах южной и юго-восточной экспозиций, в остепненных лесах, редколесьях и степях.

Диагностические виды: *Didymodon rigidulus*, *Stereodon vaucheri*, *Orthotrichum alpestre*, *Schistidium crassipilum*, *S. apocarpum*, *S. dupretii*, *S. scandicum*, *S. submuticum*.

Ассоциация *Pseuoleskeelletum catenulatae* Ježek & Vondráček 1962

Диагностический вид: *Pseuoleskeella catenulata*.

Ассоциация объединяет эпилитные бриосообщества, описанные на открытых и полузатененных известняковых скалах на южных

и юго-восточных крутых склонах берегов р. Белая на территории Мелеузовского и Кугарчинского районов РБ. Сообщества встречаются в диапазоне высот 230–350 м над ур. м. Проективное покрытие варьирует от 50 до 100%, в среднем составляет 90%. Среднее количество видов в описании – 6 (табл. 5.2 приложения).

Флористический состав сообществ в целом сходен с аналогами, описанными в хорошо освещенных прогреваемых местообитаниях в среднегорьях Германии и Чехии [Hübschmann, 1986]. Небольшие различия состоят в отсутствии ряда видов, имеющих невысокое постоянство в европейских сообществах (*Syntrichia calcicola*, *Fissidens dubius*, *Camptothecium lutescens* и др.).

Класс *Neckeretea complanatae* Marstaller 1986

Порядок *Neckeretalia complanatae* Ježek & Vondráček 1962

Союз *Neckerion complanatae* Šmarda & Hadač ex Klika 1948

Объединяют сообщества, формирующиеся на известняке и щелочных вулканических породах, иногда – на коре лиственных деревьев в затененных местообитаниях с благоприятным режимом увлажнения.

Диагностические виды класса и порядка: *Serpoleskea subtilis*, *Homalothecium sericeum*, *Metzgeria furcata*, *Neckera pennata*, *Porella platyphylla*.

Диагностические виды союза: *Anomodon viticulosus*, *Brachythecium geheebii*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Homalia trichomanoides*, *Mnium stellare*, *Rhynchostegium arcticum*, *Thuidium recognitum*.

Ассоциация *Anomodontetum longifolii* Waldheim 1944

Диагностический вид: *Anomodon longifolius*.

Сообщества ассоциации описаны на известняке и стволах *Tilia cordata* в липово-кленово-вязовых лесах в средних и нижних частях залесенных склонов берегов р. Белая на территории Бурзянского и Кугарчинского районов РБ. Проективное покрытие варьирует от 40 до 100%, в среднем составляет 75%. Среднее количество видов в описании – 8 (табл. 5.2 приложения).

В Европе сообщества описаны в умеренно затененных и увлажненных местообитаниях на мелкозем у скал, на скальных выходах, стволах и корнях деревьев. Ассоциацию часто включают в число бриосинтаксонов, рекомендуемых к охране [Schubert, 2009;

Анищенко, 2007]. На Украине сообщества являются эпифитными, описаны на основаниях стволов и выступающих корнях *Quercus robur*, *Acer platanoides*, реже – *Fraxinus excelsior* [Гапон, 2009]. По сравнению с аналогами, описанными на Украине, южноуральские сообщества имеют более богатый флористический состав и выраженный блок эпилитных видов (*Tortella tortuosa*, *Encalypta streptocarpa*, *Homalothecium sericeum* и др.), а от центральноевропейских сообществ отличаются отсутствием *Homalia trichomanoides*.

Ассоциация *Anomodontetum rugelii* Peciar 1965

Диагностический вид: *Anomodon rugelii*.

Ассоциация объединяет мезофитные сообщества, описанные на известняковых валунах, редко – на основании ствола *Ulmus laevis* в пойменных липово-вязово-черемуховых лесах в нижних частях пологих склонов берегов р. Белая на территории Кугарчинского и Мелеузовского районов РБ на высоте 240–280 м над ур.м. Проективное покрытие варьирует от 80 до 100%, в среднем составляет 95%. Среднее количество видов в описании – 5 (табл. 5.2 приложения).

В Центральной Европе сообщества ассоциации встречаются нечасто, описаны на скалах и основаниях сволов старых широколиственных деревьев в полузатененных местообитаниях [Springer, 2009]. Флористический состав южноуральских и европейских сообществ обладает высоким сходством, небольшие различия состоят в наличии или отсутствии видов с низким постоянством.

Особенности синтаксономии бриосообществ

На настоящий момент синтаксономия бриосообществ, описанных в лесных местообитаниях, включает 20 ассоциаций и 2 безранговых сообщества, входящих в состав 7 классов, 10 порядков и 13 союзов моховой растительности.

Синтаксономия бриосообществ имеет ряд особенностей. По сравнению с другими типами растительности сообщества мохообразных отличаются флористической бедностью. Это ограничивает возможности выбора видов для диагноза низших синтаксонов. Значительная часть описанных в РБ ассоциаций имеет общие с высшими синтаксонами диагностические виды (*Plagiothecio*

laeti-Pohlietum nutantis, *Pylaisietum polyanthae*, *Orthotrichetum speciosi* и др.).

Наличие выраженного доминирования в бриосообществах и относительно широкая экологическая амплитуда многих видов влияют на специфику классификации моховой растительности. Как правило, для диагноза синтаксонов используют виды, средние показатели обилия которых составляют 3–5. В то же время из-за способности многих массовых видов к произрастанию на разных типах субстратов, использование одного лишь доминантного критерия, без учета всего флористического состава сообществ, может привести к выделению флористически неоднородных единиц и разному пониманию объема синтаксонов.

Нередки ситуации, когда при одном доминанте набор сопутствующих видов может различаться и представлять диагностические блоки разных союзов, порядков и даже классов. Р. Маршталлер [Marstaller, 1987a] отмечает, что многие ассоциации, ранее выделенные на основе доминирования одного вида (*Leucodontetum sciuroidis* Hilitzer 1925, *Hypnetum cupressiformis* Hilitzer 1925 и др.), часто объединяли сообщества, которые в настоящее время относятся к разным союзам и порядкам.

Описанные в Башкортостане сообщества с доминированием и содоминированием *Brachythecium reflexum* были включены в состав трех ассоциаций из разных порядков (*Brachythecio salebrosi-Amblystegietum serpentis*, *Ptilidio-Hypnetum pallescentis* и *Brachythecietum reflexi*) в соответствии с представленностью диагностических блоков порядков *Orthotrichetalia*, *Dicranetalia* и *Cladonio-Lepidozietalia*. Таким образом, в результате анализа всего флористического состава сообществ были выявлены и отражены на синтаксономическом уровне экологические различия этих сообществ.

Эффективность использования флористического критерия очевидна и при решении вопроса о положении бриосообществ, встречающихся на разных субстратах, поскольку деление высших синтаксонов на основе строгой специфичности субстрата часто вело к перекрыванию единиц и их чрезмерному дроблению (в качестве примера можно привести положение порядка *Dicranetalia*, относимого А. Хюбшманном и Р. Маршталлером к разным классам [Hübschmann, 1986; Marstaller, 2006]).

В то же время флористический критерий достаточно четко отражает различия в экологии сообществ, что показывает анализ высших единиц бриосинтаксономии. Большинство классов – высших единиц бриосинтаксономии соответствуют крупным группам экотопов (водной, эпифитной, эпиксильной, эпилитной моховой растительности). Порядки, по аналогии с синтаксономией других типов растительности [Миркин, Наумова, 2012], представляют собой экологические варианты классов и чаще всего отражают вариации кислотности субстрата, разные режимы освещенности и влажности местообитаний. Союзы представляют собой экологические или географические варианты порядков. Например, в порядке *Cladonio-Lepidozietalia* различаются союзы *Nowellion curvifoliae*, объединяющие сообщества, распространенные преимущественно в гиператлантических, бореальных, субарктических и горных районах Европы и Северной Америки, и *Tetraphidion pellucidae*, в который входят ксеромезофитные бриосообщества континентальных и бореальных районов Европы.

Основные сложности, возникающие при классификации бриосообществ, определяются тем, что многие виды могут расти на разных типах субстратов, а их обилие и постоянство могут сильно варьировать, потому что флористический состав многих сообществ в большей степени обусловлен экотопом, чем ценотическими связями. С этим связано огромное количество выделенных в Европе бриосинтаксонов, в том числе и перекрывающихся единиц [Marstaller, 2006], сопоставление которых зачастую требует значительных усилий. Тем не менее только использование единого унифицированного подхода к классификации дает возможность провести объективное сравнение состава и структуры бриосообществ разных регионов, изучить изменения экологии и ценотической приуроченности видов на экологическом и географическом градиентах, а также выявить динамику мохового покрова в течение времени.

Глава 6. БРИОФЛОРА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ РБ

6.1. История изучения

Растительный мир Южного Урала издавна привлекал внимание ботаников-исследователей. Во второй половине 18 века были организованы первые комплексные экспедиции по изучению природы Урала и прилегающих районов [Georgi, 1775; Pallas, 1773; Лепехин, 1772; Lessing, 1834], но основное внимание ботаников тех лет было сосредоточено на изучении сосудистых растений. К 1880 г. для Уфимской и Оренбургской губернии было известно всего 5 видов мхов [Georgi, 1775; Bunge, 1854; Meinshausen, 1859]. Первый значительный вклад в изучение мохообразных Южного Урала внес Юлиан Карлович Шелль, который указал 47 таксонов (в том числе 25 видов лесных мхов), большинство из которых было собрано в горах Иремель, Ямантау, окрестностях Белорецка и Тирляна, а также на территории современной Челябинской области [Шелль, 1883].

В 1891 и 1892 гг. Урал посетили Ольга Александровна и Борис Алексеевич Федченко, которые в работе «Материалы для флоры Уфимской губернии...» [Федченко, Федченко, 1894] привели данные о 30 видах мохообразных, определенных Эрнестом Васильевичем Цикендрат. Образцы были собраны в окрестностях южноуральских городов Златоуст, Усть-Катав, Миньяр, на хребтах Зигальга, Таганай, горе Сорочья и др. В этой сводке были данные для современных территорий Стерлитамакского и Белорецкого районов РБ: окрестностей Белорецкого завода и горы Большой Шелом на хребте Зигальга. Впервые для Башкортостана было указано 8 видов лесных мхов (*Amblystegium serpens*, *Hylocomiastrum umbratum*, *Pleurozium schreberi* и др.). В работах Э. В. Цикендрат [Zickendrath, 1895, 1900] для Уфы и Бирска приводится 15 видов со ссылкой на сборы О.А. и Б.А. Федченко.

Бриологические исследования территории Уфы и ее окрестностей проводил известный чешский ботаник Йозеф Подпера. На основе собственных сборов, а также определения коллекций уфимских ботаников И.А. Вереитинова, А.К. Носкова, В.А. Кондакова

и В.Лосиевского, он составил список из 155 видов мохообразных, в том числе 87 – встречающихся в лесных экотопах [Podpěga, 1921].

Существенный вклад в изучение бриофлоры заболоченных лесов района исследования внесли Д.А. Герасимов [Герасимов, 1926, 1931], а также ученые из Института ботаники АН Украины, работавшие в Башкортостане во время эвакуации в годы Великой Отечественной войны: Д.К. Зеров [1947], обобщивший сведения о 27 видах сфагновых мхов республики, и Елизавета Модестовна Брадис, которая в 1951 г. защитила докторскую диссертацию по теме «Торфяные болота Башкирии» [Брадис, 1951]. Украинский бриолог Анна Федоровна Бачурина опубликовала аннотированный список листостебельных мхов Башкирского Предуралья, состоящий из 65 видов листостебельных мхов, в котором 5 видов были указаны для лесов Башкортостана впервые [Бачурина, 1946].

Территория бывшего Башкирского государственного заповедника (в настоящее время – Государственный природный заповедник «Шульган-Таш» и Башкирский государственный природный заповедник) была обследована в 1945, 1946 и 1948 гг. сотрудником БИН РАН Е.А. Селивановой-Городковой. Она собрала свыше 1000 образцов мохообразных, которые были определены большей частью Романом Николаевичем Шляковым и Борисом Николаевичем Городковым. По результатам этой работы был опубликован ряд статей [Шляков, 1949; Селиванова-Городкова, 1956а; Селиванова-Городкова, Шляков, 1956], в которых было указано 52 вида лесных бриофитов, новых для республики. В работе «Материалы к изучению бриофлоры Южного Урала» [Селиванова-Городкова, 1956 б] дана физико-географическая характеристика территории заповедника, разделение на геоботанические районы, а также характеристика экологических групп мохообразных разных типов местообитаний. Отмечалось, что находки неморальных бриофитов подтверждают ценность Южного Урала как рефугиума, где сохранились представители третичной флоры.

Елена Анатольевна и Михаил Станиславович Игнатовы отмечают, что на момент составления первой сводки по флоре листостебельных мхов Башкирии было известно 211 видов. В 1993 г. была опубликована статья «Мхи Башкирии: предварительный список видов и фитогеографические заметки» [Игнатова, Игнатов, 1993], в которой приводился список из 302 видов листостебельных мхов, причем 264 вида были проверены авторами непосредственно по ма-

териалам собственных коллекций, гербариям ГБС и БИН РАН, а 38 – приводились по литературным данным. В этой работе впервые для территории РБ было указано 68 видов мхов, встречающихся в лесах.

Сведения о печеночниках в лесах РБ были указаны в первой сводке по гепатикофлоре республики [Баишева, Потемкин, 1998]. Впоследствии информация о новых для РБ лесных видах мхов и печеночников приводилась в статьях о флористических находках [Баишева, 2002; Баишева, Игнатова, 2009; Potemkin, Kalinauskaite, 2008; Потемкин, Баишева, 2009 и др.], а также в аннотированных списках бриофлор особо охраняемых природных территорий РБ [Водоохранно-защитные..., 2007; Флора и растительность..., 2008; 2010; Баишева и др., 2009; Baisheva et al., 2015б и др.].

Информация о распространении наиболее массовых видов мохообразных в разных типах растительности приводилась в геоботанических работах [Талиев, 1903; Носков, 1931, Бобров, 1928; Тюлина, 1931; Генкель, Осташева, 1933; Котов, 1947, 1959; Крашенинников, Кучеровская-Рожанец, 1941; Крашенинников, Васильев, 1949; Брадис, 1959; Горчаковский, 1954, 1972, 1975; Шарафутдинов, 1983; Ишбирдин и др., 1996 и др.].

Новым этапом в изучении бриокомпонента лесной растительности РБ стала публикация работ сотрудников лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского Института биологии РАН, которые, начиная с конца 1980-х гг., стали учитывать полный состав мохообразных на пробных площадях геоботанических описаний и включать эти данные в синтаксономический анализ [Мартыненко и др., 2003; Водоохранно-защитные..., 2007; Флора и растительность..., 2008; 2010 и др.]. Также был подготовлен ряд работ, посвященных обобщению сведений о бриоценофлоре отдельных типов лесной растительности РБ [Баишева, 2009, 2010, 2012; Баишева и др., 2011 и др.].

6.2. Конспект видов

Представленный список включает виды мохообразных, выявленные во всех типах лесной растительности РБ, включая заболоченные леса, которые не были охарактеризованы в главе 3 данной монографии. После названия вида указаны следующие сведения:

ссылка на литературный источник, в котором вид был впервые указан для современной территории РБ; частота его встречаемости на территории республики (Un – единичное местонахождение, Raг – вид собран в 2–3 пунктах, Sp – спорадически, вид собран в 4–9 пунктах, Fq – вид собран в 10–19 пунктах, Com – вид собран более чем в 20 пунктах); перечень природных районов, в которых были собраны образцы (согласно природному районированию РБ, охарактеризованному в главе 1); эколого-ценотическая и субстратная приуроченность вида. Для единично встреченных видов указаны данные о гербарном образце: координаты, высота над уровнем моря, номер в гербарии Уфимского Института биологии РАН (UFA), дата сбора и имя коллектора. Ссылки на работу Селивановой-Городковой [1956а] даются без информации об экологии видов по причине отсутствия этих данных в статье. Следует отметить, что в конспекте приведена информация о распространении бриофитов не только в лесных сообществах, но во всех типах местообитаний, где были собраны образцы вида на территории республики.

6.2.1. Печеночники

Отдел MARCHANTIOPHYTA Stotler & Crand.-Stotl.

Класс MARCHANTIOPSIDA Cronquist, Takht. & W. Zimm.

Порядок MARCHANTIALES Limpr.

Сем. MARCHANTIACEAE Lindl.

Marchantia polymorpha L. – Шелль, 1883. Fq. 2, 3, 9–11. В пойменных лесах, зеленомошных и высокотравных ельниках, зеленомошных сосняках, пихтовых и липовых лесах по берегам рек, ручьев, на кострищах. На почве, иногда – на камнях. С выводковыми телами, мужскими и женскими подставками.

Preissia quadrata (Scop.) Nees – Podpěra, 1921. Sp. 2, 3, 10. В ельниках-зеленомошниках на склонах, на слабозадернованных осыпях по берегам рек. На почве. С мужскими и женскими подставками.

Сем. CONOCEPHALACEAE Müll. Frib. ex Grolle

Conocephalum conicum aggr. – Podpěra, 1921. Fq. 1–3, 5, 6, 9, 10. В пойменных ольхово-черемуховых, елово-березовых лесах,

в темнохвойно-широколиственных лесах, в сосняках-зеленомошниках, на затененных приречных скалах, по берегам ручьев, рек. На почве, сланцах, гальке.

Сем. **RICCIACEAE** Rechenb.

Riccia rhenana Lorb. ex Müll. Frib. – Потемкин, Баишева, 2009. Уп. 4. Дуванский р-н, 5 км на юг от п. Дуван, Сосновое озеро. Заболоченный ольхово-березовый лес. На илистой почве. 55°39'32" с.ш., 57°51'52" в.д., 316 м над ур.м., № 5-09-1, 8.07.2009, Баишева Э.З.

Класс JUNGERMANNIOPSIDA Stotler & Crand.-Stotl.

Порядок PELLIALES Xiao L.He, Juslén, Ahonen, Glenny & Piippo

Сем. **PELLIACEAE** H. Klinggr.

Pellia endiviifolia (Dicks.) Dumort. – Podpěra, 1921. Sp. 2, 8, 9, 12–14. Sp. По берегам горных ручьев, на низинных болотах. На почве.

Pellia epiphylla (L.) Corda – Podpěra, 1921. Sp. 2, 9. По берегам рек и озер, в местах выходов ключей, в заболоченных березняках, пойменных уремниках. На влажной заболоченной и песчанистой почве, на камнях. С псевдопериянтиями и антеридиями.

Pellia neesiana (Gottsche) Limpr. – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 9, 11, 13. По берегам ручьев, на сфагновых болотах, в высокоотравном еловом редколесье. На почве и камнях. С псевдопериянтиями.

Порядок METZGERIALES Chalaud

Сем. **METZGERIACEAE** H. Klinggr.

Metzgeria furcata (L.) Dumort. – Селиванова-Городкова, 1956а. Раг. 10, 11. В старовозрастных кленово-липовых и дубовых лесах, в долинах рек Белая и Нугуш. На коре старых лип.

Сем. **ANEURACEAE** H. Klinggr.

Riccardia cf. chamedryfolia (With.) Grolle. – Потемкин, Баишева, 2009. Уп. 9. На осоково-сфагновом грядово-мочажинном болоте, в осоково-сфагновом березняке. В мочажинах. Учалинский район, юго-западная часть Тюлюкского болота. 54°35'06" с.ш., 58°59'28" в.д., 916 м над ур. м., № 152-08-3, 13.08.2008, Широких П.С.

Порядок PORELLALES Schljakov

Сем. PORELLACEAE Cavers.

Porella platyphylla (L.) Pfeiff. – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 2, 10, 11. В сосновых лесах на крутых склонах, на скалах. На известняке и щелочных вулканических породах.

Сем. RADULACEAE Müll. Frib.

Radula complanata (L.) Dumort. – Баишева, Потемкин, 1998. Com. 1–6, 8–13. В лишайниковых, зеленомошных и злаковых сосняках, широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, неморальнотравных и зеленомошных ельниках, сосново-березовых лесах, ольхово-черемуховых уремниках. На стволах лиственных деревьев, гнилой древесине и известняке. С выводковыми почками, периантиями и спорогониями.

Сем. FRULLANIACEAE Lorch

Frullania bolanderi Austin – Баишева, Потемкин, 1998. Fq. 3, 4, 8, 9. В широколиственных, темнохвойно-широколиственных, темнохвойно-ольховых, березово-липовых, елово-березовых лесах. На стволах деревьев лиственных пород. С выводковыми листьями.

Frullania dilatata (L.) Dumort. – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 8, 11, 12. На скальных выходах в темнохвойном и березово-сосновом лесу. На известняке, мраморе и порфиридах.

Сем. LEJEUNEACEAE Cavers.

Lejeunea cavifolia (Ehrh.) Lindb. – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 8, 9. В сосновых и темнохвойных лесах. На гнилой древесине, известняках. С периантиями.

Порядок PTILIDIALES Schljakov

Сем. PTILIDIACEAE H. Klinggr.

Ptilidium ciliare (L.) Hampe – Горчаковский, 1975. Sp. 1, 3, 4, 9. В горных тундрах и редколесьях, в темнохвойно-широколиственных и темнохвойных лесах. На почве, камнях, гнилой древесине. Изредка с периантиями.

Ptilidium pulcherrimum (Weber) Vain. – Баишева, Потемкин, 1998. Com. 1–5, 8–13. В лесах разных типов, особенно массо-

во в темнохвойно-широколиственных горных лесах и ельниках-зеленомошниках. На гнилой древесине, основаниях стволов деревьев лиственных пород, очень часто на березах. С периянтиями и спорогонами.

Порядок JUNGERMANNIALES H. Klinggr.

Сем. **PSEUDOLEPICOLEACEAE** Fulford & J. Taylor

Vlepharostoma trichophyllum (L.) Dumort. – Селиванова-Городкова, 1956а. Com. 1, 3, 4, 8, 9, 11, 13. В темнохвойных и смешанных лесах, заболоченных березняках. На гнилой древесине, основаниях стволов берез и пихт, кварцитах. С периянтиями и спорогонами.

Сем. **LEPIDOZIACEAE** R.M. Schust.

Lepidozia reptans (L.) Dum. – Баишева, Потемкин, 1998. Fq. 1, 3, 4, 8, 9, 11. В дубовых, темнохвойных, темнохвойно-широколиственных, сосновых, сосново-березовых и лиственных лесах. На гнилой древесине и основаниях стволов берез. Изредка с периянтиями.

Bazzania tricrenata (Wahlenb.) Lindb. – Селиванова-Городкова, 1956а. Rar. 8, 11. В широколиственно-темнохвойных лесах, на скальных выходах. На кварцитах.

Сем. **LOPHOCOLEACEAE** Vanden Berghen

Chiloscyphus fragilis (Roth) Schiffn. – Селиванова-Городкова, 1956а. Rar. 9, 11. По берегам горных ручьев. На почве. С периянтиями.

Chiloscyphus minor (Nees) J.J. Engel et R.M. Schust. – Баишева, Потемкин, 1998. Com. 1–6, 8–13. В лесах всех типов, особенно в широколиственных, темнохвойно-широколиственных и ельниках-зеленомошниках. На гнилой древесине, основаниях стволов, камнях. Почти всегда с выводковыми почками, редко – с периянтиями.

Chiloscyphus pallescens (Ehrh. ex Hoffm.) Dumort. – Смирнова, 1931. Sp. 2, 8, 12. По берегам рек и ручьев, на заливных прибрежных лугах. На почве, камнях и гнилой древесине.

Chiloscyphus polyanthos (L.) Corda – Селиванова-Городкова, 1956а. Com. 1, 4, 6, 9, 11–13. По берегам ручьев, в пойменных и заболоченных лесах, на влажных лугах, осоковых болотах. На почве и гнилой древесине.

Chiloscyphus profundus (Nees) J.J. Engel et R.M. Schust. – Баишева, Потемкин, 1998. Сом. 1–6, 8–13. В лесах всех типов, особенно часто в темнохвоно-широколиственных и ельниках-зеленомошниках. На гнилой древесине, основаниях стволов, камнях. Часто с периантиями и спорогонами.

Chiloscyphus rivularis (Schrad.) Hazsl. – Потемкин, Баишева, 2009. Уп. 9. Учалинский район, верховья р. Тюлюк. На почве по берегу горной реки вместе с *Pellia neesiana*. 54°34'48" с.ш., 58°55'14" в.д., 918 м над ур.м., №5-08-1, 13.08.2008, Баишева Э.З.

Сем. **PLAGIOCHILACEAE** Müll. Frib. & Herzog.

Plagiochila porelloides (Torr. ex Nees) Lindb. – Podpěra, 1921. Сом. 2, 4, 8, 9, 11, 13. В пойменных ольхово-черемуховых лесах, папоротниково-зеленомошных ельниках, пихтовых лесах, елово-пихтовых и елово-березовых лесах, на скальных выходах, по берегам ручьев. На почве, камнях, гнилой древесине.

Сем. **JAMESONIACEAE** Xiao L. He, Juslén,
Ahoonen, Glenny & Piippo

Jamesoniella autumnalis (DC.) Steph. – Смирнова, 1931. Sp. 2–4, 8, 9. В еловых, лиственничных, елово-пихтовых зеленомошных лесах, в вейниково-осочковом сосняке, по берегам ручьев. На гнилой древесине. Изредка с периантиями.

Сем. **CEPHALOZIACEAE** Migula

Cephalozia bicuspidata (L.) Dumort. – Podpěra, 1921. Fq. 3, 4, 8, 9. На болотах, в пойменных лесах, по берегам горных ручьев. На гнилой древесине, почве, камнях. С периантиями.

Cephalozia connivens (Dicks.) Lindb. – Potemkin, Kalinauskaitė, 2008. Уп. 9. Белорецкий район. Природный парк «Иремель» Тыгынское болото. Заболоченный сосняк, в моховой дернине. 54°31'01" с.ш., 58°52'60" в.д., 994 м над ур. м.

Cephalozia lunulifolia (Dumort.) Dumort. – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 3, 4, 9. В заболоченных березово-сосновых лесах, в осочково-злаковых старовозрастных ельниках, в пихтово-березовом лесу. На гнилой древесине.

Cephalozia pleniceps (Austin) Lindb. – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 1, 4, 9. В заболоченных березовых и сосново-березовых

лесах, на олиготрофных карстовых болотах, на низинных болотах. На гнилой древесине, в дернине мхов, на выступающих из воды корнях ольхи черной. С периянтиями.

Сем. **ODONTOSCHISMATACEAE** (Grolle) Schljakov

Odontoschisma denudatum (Mart.) Dumort. – Потемкин, Баишева, 2009. Уп. 4. По берегу ручья на минеротрофном болоте. На торфяном бугре в основании ствола березы опушенной. С выводковыми почками. Салаватский район, 2 км на северо-запад от д. Аркаулово. 55°25'20" с.ш., 57°56'04" в.д., 288 м над ур.м. № 1-09-1, 6.07.2009, Баишева Э.З.

Сем. **CEPHALOZIELLACEAE** Douin

Cephaloziella divaricata (Sm.) Schiffn. – Баишева, Потемкин, 1998. Раг. 8, 12. На камнях в смешанном лесу и в степи.

Cephaloziella elachista (J.B. Jack ex Gottsche & Rabenh.) Schiffn. – Потемкин, Баишева, 2009. Уп. 9. Учалинский район, юго-западная часть Тюлюкского болота сосняк чернично-зеленомошно-сфагновый. На гнилой древесине вместе с *Calypogeia neesiana* и *Cephalozia pleniceps*. 54°34'54" с.ш., 58°58'54" в.д., 913 м над ур.м., № 170-08-5, 16.08.2008, Широких П.С.

Cephaloziella hampeana (Nees) Schiffn. – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 4, 8, 9, 11. В чернично-зеленомошных и вейниковых сосняках, ельниках-черничниках, лиственничниках, дубово-березовых лесах, сосново-пихтовых лесах. На гнилой древесине, на оборелом пне. С периянтиями.

Cephaloziella rubella (Nees) Warnst. – Баишева, Потемкин, 1998. Раг. 4, 9. В заболоченных олиготрофных березняках. На гнилой древесине. С периянтиями.

Сем. **SCAPANACEAE** s.l.

Barbilophozia barbata (Schmidel ex Schreb.) Loeske – Баишева, Потемкин, 1998. Com. 3, 8, 9, 11, 12. В ельниках-зеленомошниках, темнохвойных вейниково-разнотравных, горцовых, папоротниковых, мелкотравно-осоковых лесах, осочковых сосняках, елово-пихтово-липовых лесах, на скальных выходах, осыпях, реже – в горных тундрах и на горцовых лугах. На почве, гнилой древесине, камнях.

Barbilophozia hatcheri (A. Evans) Loeske – Селиванова-Городкова, 1956а. Com. 9, 11. В зеленомошных и зеленомошно-высокотравных ельниках, в темнохвойно-широколиственных неморальнотравных лесах, в пихтово-березовых лесах, в горных тундрах, еловых редколесьях, реже – в осоково-сфагновых ельниках и березняках. На почве, камнях, основаниях стволов и валежнике. С выводковыми почками.

Barbilophozia lycopodioides (Wallr.) Loeske – Горчаковский, 1954. Com. 9, 11. В еловых, пихтовых и сосновых зеленомошных лесах, горцовых, хвощовых, зеленомошно-высокотравных и сфагново-осоковых ельниках, реже – в темнохвойно-широколиственных лесах, на горцовых лугах. На почве, камнях, изредка – на основании стволов берез и гнилой древесине.

Lophozia excisa (Dicks.) Konstant. & Vilnet – Селиванова-Городкова, 1956а. Rar. 11. В зеленомошных сосновых лесах.

Lophozia longidens (Lindb.) Konstant. & Vilnet – Селиванова-Городкова, 1956а. Fq. 3, 4, 8, 9, 11, 12. В еловых, пихтовых, лиственничных зеленомошных, осочково-зеленомошных, вейниково-зеленомошных и горцовых лесах, мохово-лишайниковых и чернично-зеленомошных сосняках, в сосново-липовом лесу, в еловых редколесьях, на курумах, изредка – в горных тундрах. На гнилой древесине и камнях. С выводковыми почками и периантиями.

Lophozia ventricosa (Dicks.) Dumort. – Селиванова-Городкова, 1956а. Com. 1, 3, 4, 8, 9, 11–13. В темнохвойных зеленомошных, вейниково-зеленомошных, осочково-зеленомошных, горцовых и хвощовых лесах, в осоково-сфагновом елово-березовом лесу, в ельнике морошковом, в горных пойменных ольхово-черемуховых уремниках, в горных дубняках, в темнохвойно-широколиственных лесах, в сосновых и сосново-березовых лесах, на каменистых осыпях по крутым склонам берегов горных рек. На гнилой древесине и камнях. С выводковыми почками и периантиями.

Schistochilopsis incisa (Schrad.) Konstant. – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 9. В пихтово-березовых и пихтово-еловых лесах, в дубняке стланниковом. На гнилой древесине.

Orthocaulis attenuatus (Mart.) A. Evans – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 9, 11. В зеленомошных еловых и елово-пихтовых лесах, в темнохвойно-широколиственных лесах, в березняке. На гнилой древесине и камнях. С выводковыми почками.

Orthocaulis kunzeanus (Huebener) H. Buch – Баишева, Потемкин, 1998. Раг. 3, 9. В сосново-еловом лесу, березняке осоково-сфагновом. На почве. С выводковыми почками.

Scapania mucronata H. Buch – Баишева, Широких, 2008. Раг. 9. В разреженном елово-березовом лесу на каменистой осыпи, в заболоченном темнохвойном лесу. На гнилой древесине. С выводковыми почками.

Scapania paludicola Loeske & Müll. Frib. – Potemkin, Kalinauskaite, 2008. Sp. 9. В осоково-сфагновых березняках и сосняках, горных тундрах. На почве, в мочажинах, в дернинах листостебельных мхов.

Scapania subalpina (Nees ex Lindenb.) Dumort. – Potemkin, Kalinauskaite, 2008. Sp. 9. На обочине тропы и по берегу ручья в горном елово-пихтовом лесу, в горных тундрах. На почве. С выводковыми почками.

Scapania undulata (L.) Dumort. – Селиванова-Городкова, 1956а. Com. 8, 9, 11. В русле и по берегам горных ручьев и рек в темнохвойных лесах. На почве, камнях, гнилой древесине.

Sphenolobus minutus (Schreb.) Berggr. – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 8, 9. В листовничнике зеленомошном, елово-березовом лесу, на каменистой осыпи, скальных выходах. На гнилой древесине и камнях. С выводковыми почками.

Tritomaria exsecta (Schmidel) Loeske – Баишева, Потемкин, 1998. Уп. 8. В темнохвойно-широколиственном лесу. На известняке. С выводковыми почками. Белорецкий район. Хребет Зильмердак в 7 км на восток от д. Зуяково. 54°23' с.ш., 57°29' в.д., 500 м над ур. м. № 4, 23.07.1995, Соломещ А.И.

Tritomaria exsectiformis (Breidl.) Loeske – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 3, 8, 9, 11. В еловых, сосновых и листовничных зеленомошных лесах, реже – в разнотравных и заболоченных ельниках, пихтово-березовых и пихтово-елово-широколиственных лесах, на осыпях. На гнилой древесине. С выводковыми почками.

Tritomaria quinquedentata (Huds.) H. Buch – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 3, 9, 11. В елово-пихтовом зеленомошном лесу, в сосново-еловом лесу. На скальных выходах и гнилой древесине. С выводковыми почками.

Сем. **CALYPOGEIACEAE** Arnell.

Calypogeia integristipula Steph. – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 3, 4, 8, 9. В заболоченных березняках, сосняках, в ельнике-зеленомошнике, в темнохвойно-широколиственном лесу. На сильно перегнившей древесине. С выводковыми почками.

Calypogeia muelleriana (Schiffn.) Müll. Frib. – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 4, 9. В осоково-сфагновых березняках. На гнилой древесине. С выводковыми почками.

Calypogeia sphagnicola (Arnell & J.Perss.) Warnst. & Loeske – Rar. 9. На осоково-сфагновом грядово-мочажинном болоте, в сосняке чернично-зеленомошно-сфагновом. В дернине сфагновых мхов, *Dicranum bonjeanii*. С антеридиями.

Сем. **JUNGERMANNIACEAE** Reichenbach

Jungermannia borealis Damsh. & Váňa – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 3, 4, 9. В русле и по берегам высокогорных ручьев в темнохвойных лесах. На кварцитах.

Jungermannia pumila With. – Баишева, Потемкин, 1998. Rar. 8, 9. В русле горных ручьев в темнохвойных лесах. На кварцитах.

Сем. **SOLENOSTOMATACEAE** Stotler & Crand.-Stotl.

Plectocolea obovata (Nees) Lindb. – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 8, 9. В русле и по берегам горных ручьев в темнохвойных лесах. На камнях. С периантиями.

Сем. **GEOCALYCACEAE** H.Klinggr.

Harpanthus flotovianus (Nees) Nees – Баишева, Потемкин, 1998. Sp. 9. В осоково-сфагновых ельниках, по берегам ручьев, текущих на болотах. На торфянистой почве.

6.2.2. Мхи

Отдел BRYOPHYTA

Класс SPHAGNOPSIDA Schimp.

Порядок SPHAGNALES C. Martius

Сем. SPHAGNACEAE Martynov

Sphagnum angustifolium (C.E.O.Jensen ex Russow) C.E.O.Jensen – Герасимов, 1926. Com. 1, 3, 9. На осоково-сфагновых болотах,

в сфагновых ельниках и березняках, на карстовых сфагновых болотах.

Sphagnum balticum (Russow) С.Е.О. Jensen – Зеров, 1947. Раг. 1, 6, 9. На заболоченном лугу по берегу озера, в осоково-сфагновом сосняке.

Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw. – Шелль, 1883. Com. 1, 3, 4, 8–10, 12. В сфагновых ельниках и ельниках-зеленомошниках на курумах, в заболоченных березняках, сосново-березовых редколесьях.

Sphagnum centrale С.Е.О. Jensen – Генкель, Осташева, 1933. Sp. 1, 9. В заболоченных сфагновых пихтовых, еловых и березовых лесах, на висячих сфагновых болотах, в ивняке сфагновом.

Sphagnum fallax (H. Klinggr.) H. Klinggr. – Подпёра, 1921. Fq. 1, 2, 9. В осоково-сфагновых березняках, ельниках, в сосново-березовых редколесьях, на открытых верховых болотах, в осочково-моховой горной тундре.

Sphagnum fimbriatum Wilson – Игнатова, Игнатов, 1993. Раг. 1, 9. В заболоченных березняках, ельниках, горной тундре.

Sphagnum flexuosum Dozy & Molk. – Подпёра, 1921. Fq. 1, 2, 3, 9, 12. На сплавинах по берегам зарастающих озер, в сфагновых березняках и ивняках, на олиготрофных сфагновых елово-березовых болотах.

Sphagnum fuscum (Schimp.) H. Klinggr. – Тюлина, 1931. Fq. 1, 2, 4, 9. На осоково-сфагновых и гипново-сфагновых болотах.

Sphagnum girgensohnii Russow – Тюлина, 1931. Com. 1, 3, 4, 9, 11. В заболоченных ельниках, березово-сосновом редколесье, на горных висячих сфагновых болотах.

Sphagnum magellanicum Brid. – Подпёра, 1921. Com. 1–4, 9, 11. В заболоченных березняках и ельниках, на открытых осоково-сфагновых верховых болотах, на сплавинах по берегам зарастающих озер.

Sphagnum palustre L. – Подпёра, 1921. Sp. 2, 9. В заболоченных ельниках.

Sphagnum riparium Ångstr. – Герасимов, 1926. Sp. 1, 9. В заболоченных березняках, в темнохвойных заболоченных лесах.

Sphagnum russowii Warnst. – Тюлина, 1931. Com. 1, 3, 4, 9. В осоково-сфагновых березовых, березово-сосновых и еловых лесах, в зеленомошном лиственничнике, на гольцовых лугах.

Sphagnum squarrosum Crome – Шелль, 1883. Sp. 1–4, 9, 12. В елово-пихтовых заболоченных лесах, в сосново-березовом

редколесье, в сфагновых березняках, на карстовых сфагновых болотах, на сплавинах зарастающих озер.

Sphagnum subsecundum Nees – Генкель, Осташева, 1933. Sp. 1, 9. В березняках осоково-сфагновых, на переходных болотах, по краю верховых болот.

Sphagnum teres (Schimp.) Ångstr. – Podpěra, 1921. Sp. 2–4, 9. На заболоченных берегах озер, на сплавинах, в ольшаниках, на карстовых сфагновых болотах.

Sphagnum warnstorffii Russow – Тюлина, 1931. Com. 3, 4, 9. В сфагновых ельниках, сосняках, березняках, елово-березовых лесах.

Sphagnum wulfianum Girg. – Тюлина, 1931. Sp. 1, 9. В сфагновых ельниках, в осочково-моховой горной тундре.

Класс ANDREAEOPSIDA Trevisan

Порядок ANDREAEALES Prantl

Сем. ANDREACEAE Dumort.

Andreaea rupestris Hedw. – Селиванова-Городкова, 1956а. Fq. 8–10, 12. В горных тундрах, на курумах, в редколесьях, сосновых лесах на крутых склонах. На скалах и камнях. Со спорогонами.

Класс POLYTRICHOPSIDA Ochyra, Żarnowiec & Bednarek-Ochyra

Порядок POLYTRICHALES M. Fleisch

Сем. POLYTRICHACEAE Schwaegr.

Atrichum flavisetum Mitt. – Селиванова-Городкова, 1956а. Fq. 3, 9–11. В приручьевых папоротниковых елово-березовых и елово-пихтовых лесах, осочковых сосново-липовых лесах, вейниково-костяничном липняке, зеленомошных сосняках, осоково-разнотравных ельниках, ольхово-черемуховых уремниках, в гольцовом поясе гор. На почве. Со спорогонами.

Atrichum undulatum (Hedw.) P. Beauv. – Podpěra, 1921. Fq. 2, 3, 8–11. В осочково-кисличных и чернично-зеленомошных темнохвойных лесах, неморальнотравных широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, вейниковых и зеленомошных сосняках, ольхово-черемуховых уремниках, елово-березовых, пихтово-березовых и пихтово-лиственничных лесах, реже – на горцовых лугах. На обнаженной почве. Со спорогонами.

Pogonatum urnigerum (Hedw.) P. Beauv. – Шелль, 1883. Rar. 9–11. В горных тундрах, на горных лугах, в заболоченных ельни-

ках, по берегам горных рек и на необлесенных склонах хребтов. На почвенных обнажениях.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G.L. Sm. – Тюлина, 1931. Com. 8, 9, 12. В горных тундрах, редколесьях, в подгольцовом поясе, в чернично-зеленомошных темнохвойных лесах, горцовых ельниках, заболоченных березово-сосновых лесах, на скалах. На почве и камнях. Со спорофитами.

Polytrichastrum formosum (Hedw.) G.L. Sm. – Баишева, 2002. Fq. 8, 9. В заболоченных и зеленомошных ельниках, ельниках на осыпях и в еловых редколесьях, зеленомошных сосново-пихтовых и сосновых лесах, в мохово-лишайниковой горной тундре, на осоково-сфагновых болотах. На почве. Со спорофитами.

Polytrichastrum longisetum (Sw. ex Brid.) G.L. Sm. – Игнатова, Игнатов, 1993. Fq. 3, 8, 9. В сфагновых, морошковых, зеленомошных, горцовых и папоротниковых ельниках, в ельниках на осыпях и еловых редколесьях, разнотравно-черничных пихтовых лесах, темнохвойно-широколиственных лесах, в травяных сосняках, осоково-сфагновых березняках, на гольцовых лугах. На почве. Со спорогонами.

Polytrichastrum pallidisetum (Funck) G.L. Sm. – Шляков, 1949. Sp. 8, 9. В папоротниково-осочковом елово-пихтово-березовом лесу, в елово-сосновом лесу, в папоротниковом ельнике, в темнохвойно-широколиственном лесу. На почве и сильно перегнившей древесине. Со спорогонами.

Polytrichum commune Hedw. – Georgi, 1775. Com. 1, 2, 4, 9. В горных тундрах, еловых редколесьях, заболоченных березняках, в зеленомошных, сфагново-хвощовых и морошково-сфагновых елово-пихтовых лесах, на карстовых болотах. На почве и торфе. Со спорогонами.

Polytrichum juniperinum Hedw. – Шелль, 1883. Com. 1–3, 7–13. В горных тундрах, редколесьях, на курумниках, осыпях, в чернично-зеленомошных темнохвойных лесах, горцовых ельниках, вейниковых и остепненных сосняках, зеленомошных лиственничниках, сосново-березовых лесах, пойменных темнохвойно-широколиственных и ольхово-черемуховых лесах, на горцовых и остепненных лугах. Со спорогонами.

Polytrichum piliferum Hedw. – Селиванова-Городкова, Шляков, 1956. Com. 8, 9, 11–14. В горных тундрах, на курумниках, в мохово-лишайниковых и злаковых сосняках на крутых склонах,

в каменистых степях, на остепненных лугах, скальных выходах. На почве и камнях.

Polytrichum strictum Brid. – Тюлина, 1931. Com. 1, 3, 9–12. В сфагновых и осочково-сфагновых березняках, в бруснично-зеленомошном ельнике, на гольцовых лугах и в горных тундрах, в каменистой степи, в черноольшанике, в сосново-березовых лесах. На почве и торфе. Со спорогонами.

Класс TETRAPHIDOPSIDA (M. Fleisch.) Goffinet & W.R. Buck

Порядок TETRAPHIDALES M. Fleisch.

Сем. **TETRAPHIDACEAE** Schimp.

Tetraphis pellucida Hedw. – Podpěra, 1921. Com. 1–4, 8–13. В еловых, елово-пихтовых, лиственничных, темнохвойно-широколиственных, пихтово-березовых лесах. На сильно перегнившей древесине. Со спорогонами и выводковыми почками.

Класс BRYOPSIDA Horan.

Порядок TIMMIALES (M. Fleisch.) Ochyra

Сем. **TIMMIACEAE**

Timmia austriaca Hedw. – Podpěra, 1921. Rag. 2, 10. На скальных выходах в широколиственных лесах. На мелкозем, покрывающем известняк.

Timmia bavarica Hessel. – Селиванова-Городкова, 1956a. Sp. 10. На скальных выходах, часто вблизи входов в пещеры. На известняке.

Timmia megalopolitana Hedw. Rag. 10. В привходовых зонах пещер в широколиственных лесах. На известняке.

Порядок FUNARIALES M. Fleisch.

Сем. **FUNARIACEAE** Schwaegr.

Funaria hygrometrica Hedw. – Федченко, Федченко, 1894. Com. По всем районам. По обочинам дорог, на пустырях, пойменных и горных лугах, по берегам рек, на кострищах, на вырубках. На обнаженной почве. Со спорогонами.

Порядок ENCALYPTALES Dixon

Сем. **ENCALYPTACEAE** Schimp.

Encalypta procera Bruch – Игнатов, Игнатова, 2003. Sp. 9, 10. На скальных выходах в горных остепненных сосняках,

в темнохвойно-широколиственных лесах, в ельнике-зеленомошнике. На известняке. Со спорогонами.

Порядок GRIMMIALES M. Fleisch.

Сем. GRIMMIACEAE Arn.

Bucklandiella microcarpa (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra – Шелль, 1883. Sp. 9. На скальных выходах вблизи верхней границы леса в еловом редколесье, в ельнике-зеленомошнике на курумах, горной тундре, зеленомошно-черничном сосняке. На скалах и камнях.

Codriophorus acicularis (Hedw.) P. Beauv. – Баишева, 2002. Уп. 8. На камнях в русле горного ручья в темнохвойном лесу. Белорецкий район. Хребет Зильмердак. 7 км на восток от д. Зуяково. 54°25' с. ш., 57°26' в. д., 200 м над ур. м., № 26, 23.07.1995, Баишева Э.З.

Codriophorus aquaticus (Brid. ex Schrad.) Bednarek-Ochyra & Ochyra – Баишева, 2002. Уп. 8. На камнях в русле горного ручья в темнохвойном лесу. Белорецкий район. Хребет Зильмердак. 7 км на восток от д. Зуяково. 54°25' с. ш., 57°26' в. д., 200 м над ур.м., №18, 23.07.1995, Баишева Э.З.

Grimmia anomala Hampe ex Schimp. – Золотов, Баишева, 2003. Раг. 10. На скальных выходах на открытом остепненном склоне, на каменистой осыпи в сосняке.

Grimmia elatior Bruch ex Bals.-Criv. & De Not. – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 9, 11, 12. На скальных выходах в ксерофитном мохово-лишайниковом сосняке и вейниково-разнотравном сосново-березовом лесу, на камнях в степи.

Grimmia hartmanii Schimp. – Золотов, Баишева, 2003. Sp. 10. На скальных выходах и валунах в старовозрастном кленово-липовом лесу, в разнотравном и стланиковом дубняках.

Grimmia incurva Schwägr. – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 9. В горной тундре, на скальных выходах в разреженных дубняках и липняках на вершинах хребтов.

Grimmia laevigata (Brid.) Brid. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 9, 11, 12. На скальных выходах в остепненных злаково-кустарниковых сосняках и березняках, на камнях в степях и на солонцеватых лугах.

Grimmia longirostris Hook. – Игнатов, Игнатова, 2003. Sp. 8–10, 12. В каменистой тундре, на скальных выходах в остепненных сосняках и степях, в сосново-березовом лесу, на открытых скалах.

Grimmia muehlenbeckii Schimp. – Селиванова-Городкова, Шляков, 1956. Sp. 10, 11, 12. На скальных выходах в березовом лесу на вершине горы, в мохово-лишайниковой тундре, на осыпях, на остепненных склонах. На скалах и камнях.

Schistidium apocarpum s. l. (Hedw.) Bruch et al. – Podpěra, 1921. Com. 2–4, 8–12. На скальных выходах, осыпях, валунах и небольших камнях в лесах разных типов, по берегам рек. Со спорогонами.

Schistidium boreale Poelt – Игнатов, Игнатова, 2003. Sp. 10, 11. На осыпях по берегам рек, на скальных выходах в сосняке на крутом склоне. На известняке. Со спорогонами.

Schistidium crassipilum Н.Н. Blom – Золотов, Баишева, 2003. Rar. 10. На скалах в остепненном карагановом сосняке на южном склоне. На известняке. Со спорогонами.

Schistidium dupretii (Thér.) W.A. Weber – Золотов, Баишева, 2003. Sp. 10. На остепненном склоне и в разреженных сосняках. На известняке и мелкозем, покрывающем камни. Со спорогонами.

Schistidium papillosum Culm. – Игнатов, Игнатова, 2003. Rar. 9, 12. На скальных выходах в остепненном вейниково-осочковом сосняке и на остепненном лугу. Со спорогонами.

Schistidium platyphyllum (Mitt.) Н. Perss. – Баишева, Игнатова, 2013. Un. 11. На известняке в вейниково-коротконожковом сосняке. Бурзянский р-н, Башкирский государственный природный заповедник. Квартал 26. 53°28' с.ш., 58°00' в.д., 600 м над ур. м. 23.06.1997. Мартыненко В.Б. Со спорогонами.

Schistidium pruinatum (Wilson ex Schimp.) G.Roth – Золотов, Баишева, 2003. Rar. 10. На известняковых скалах, на песчанике в разреженном ельнике. Со спорогонами.

Schistidium pulchrum Н.Н. Blom – Золотов, Баишева, 2003. Sp. 8–10, 12. На скальных выходах в остепненных сосняках, березово-сосновом лесу, на открытых склонах, на почвенном вывороте, на осыпях по берегам рек. Со спорогонами.

Schistidium scandicum Н.Н. Blom – Blom, Ignatova, Afonina, 2006. Rar. 10, 11. На известняковых скалах в сосновых и сосново-березовых лесах. Со спорогонами.

Schistidium submuticum Broth. ex Н.Н. Blom – Золотов, Баишева, 2003. Sp. 8–10, 12. На выходах известняка в остепненном сосняке и в степи. Со спорогонами.

Порядок DICRANALES H. Philib. Ex M. Fleisch.

Сем. **FISSIDENTACEAE** Schimp.

Fissidens adianthoides Hedw. – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 2, 4, 8, 9, 11, 12. По берегам горных рек и ручьев, в заболоченных лесах, на сплаvine. На кварцитах, гнилой древесине, почве.

Fissidens bryoides Hedw. – Podpěra, 1921. Sp. 2, 3, 10, 11. В липняке широколиственном, в сосняке вейниковом, в зарослях кустарника, на берегу реки. На почве.

Fissidens exiguus Sull. – Игнатов, Игнатова, 2003. Un. 4. В пойменном ольхово-черемуховом лесу. На гнилой древесине. Мечетлинский район. Старица р. Ай в окрестностях д. Сосновка. 55°58' с.ш., 58°07' в.д., 200 м над ур. м., № 116, 7.06.1993. Баишева Э.З.

Fissidens gracilifolius Brugg.-Nann. & Nyholm – Баишева, 2002. Un. 10. В пойменном лесу. На камнях. Мелеузовский район, 7 км выше по течению от д. Сыртланово. 53°00' с.ш., 56°36' в.д., 260 м над ур. м., № 386, 9.07.1993. Баишева Э.З.

Fissidens osmundoides Hedw. – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 8, 10, 11, 12. На скальных выходах, в пересохшем русле горного ручья, на заболоченном участке лесопарка, в ельнике-беломошнике, на ивово-осоковом болоте. На известняке и почве.

Fissidens pusillus (Wilson) Milde – Podpera, 1921. Un. 2. В широколиственном лесу.

Fissidens taxifolius Hedw. – Podpěra, 1921. Com. 2, 3, 9, 10. В широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, в липово-сосновом вейниковом лесу, в елово-ольховом лесу, на горцовом лугу, в лесопарках, в основании известняковых скал. На почве.

Сем. **DICRANACEAE** Schimp.

Dicranella grevilleana (Brid.) Schimp. – Золотов, Баишева, 2003. Un. 10. На почве берега реки. На правом берегу р. Урюк между устьями ручьев Исяшьелга и Маякташ.

Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 8, 10. В сосновых лесах на склонах, липняках, березняках, ельниках, на вырубках. На почве, мелкоземе, покрывающем камни, гнилой древесине. Со спорогонами.

Dicranella schreberiana (Hedw.) Hilf. ex H.A.Crum & L.E. Anderson – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 2, 10. По берегам рек, вблизи скал. На почве. Со спорогонами.

Dicranella varia (Hedw.) Schimp. – Podpěra, 1921. Sp. 2, 4, 10–12, 14. По берегам рек и ручьев, на ивово-осоково-тростниковом болоте. На почве. Со спорогонами.

Dicranum bonjeanii De Not – Шелль, 1883. Fq. 4, 9–12. В осоково-сфагновых березняках и ельниках, в мохово-кустарничковой горной тундре, в вейниковом сосняке, в сосново-лиственничном лесу, на низкотравном гольцовом лугу, в заболоченном березняке. На гнилой древесине и основаниях стволов берез, на почве.

Dicranum brevifolium (Lindb.) Lindb. – Селиванова-Городкова, 1956a. Sp. 10–12. В разнотравном ельнике, в сосняке, в вейниково-разнотравном березовом лесу. На лесной подстилке, валунах, в основаниях стволов берез.

Dicranum dispersum Engelm. – Игнатов, Игнатова, 2003. Rar. 11, 12. На скальных выходах в разреженных сосновых, березово-сосновых и лиственничных лесах.

Dicranum drummondii Muell. Hal. – Баишева, 2002. Sp. 9. В ельнике-зеленомошнике и сосняке бруснично-зеленомошном. На почве и кварцитах.

Dicranum flagellare Hedw. – Шелль, 1883. Com. 2–4, 8–11, 13. В осочково-разнотравных, вейниковых, зеленомошных, чернично-вейниковых сосняках, в широколиственных, осочково-разнотравных, зеленомошных ельниках, в зеленомошных лиственничниках. На гнилой древесине и основаниях стволов деревьев.

Dicranum flexicaule Brid. – Тюлина, 1931. Fq. 2, 9–12. В мохово-кустарничковых горных тундрах, на скалах, в горцовых, горцово-папоротниковых и чернично-зеленомошных ельниках, в заболоченных елово-березовых лесах, в зеленомошных сосняках, в темнохвойно-широколиственном лесу, на горцовых лугах. На почве и камнях, гнилой древесине.

Dicranum fragilifolium Lindb. – Селиванова-Городкова, 1956a. Fq. 3, 8–11. В чернично-зеленомошных и хвощово-папоротниковых ельниках и пихтарниках, в зеленомошном лиственничнике, в темнохвойно-широколиственных лесах. На гнилой древесине.

Dicranum fuscescens Turner – Com. 1, 3, 4, 8–13. В чернично-зеленомошных, осочково-кисличных, горцовых, вейниково-разнотравных, хвощовых и папоротниковых еловых и елово-пихтовых лесах, в чернично-зеленомошных сосняках, на камнях в елово-березовых редколесьях, на сфагновых болотах, в горных

тундрах, на курумниках, на скальных выходах. На основаниях стволов и гнилой древесине, камнях. Изредка со спорогонами.

Dicranum majus Turner – Горчаковский, 1975. Sp. 9, 10. В приручьевых и заболоченных зеленомошных, папоротниково-зеленомошных и сфагновых ельниках, пихтарниках, в елово-липовом лесу, в еловом редколесье. На почве.

Dicranum montanum Hedw. – Podpěra, 1921. Com. По всей территории. В лесах всех типов, особенно в темнохвойно-широколиственных и темнохвойных лесах, на осыпях. На гнилой древесине и основаниях стволов деревьев. Со спорогонами.

Dicranum muehlenbeckii Bruch et al. – Селиванова-Городкова, Шляков, 1956. Sp. 9, 11, 12. В сосняках на склонах, в пихтово-березовом лесу, в лиственничных редколесьях близ вершин гор. На почве, скальных выходах и гнилой древесине. Со спорогонами.

Dicranum polysetum Sw. – Zickendrath, 1895. Com. 1, 3, 4, 8–13. В сырых ельниках и сосняках-зеленомошниках, в ксеромезофитных зеленомошно-лишайниковых сосняках на крутосклонах, в вейниковых и вейниково-зеленомошных сосновых лесах, сосново-липовых лесах, на осыпях. На почве, редко – на гнилой древесине.

Dicranum septentrionale Tubanova & Ignatova – Tubanova & al., 2010. Rar. 11. В сосновом лесу на почве и камнях.

Dicranum schljakovii Ignatova & Tubanova – Ignatova & al., 2015. Rar. 9. В горном осоково-сфагновом ельнике и горной тундре.

Dicranum scoparium Hedw. – Шелль, 1883. Com. 1–5, 8–13. В лесах всех типов, особенно в ельниках и сосняках зеленомошниках, в темнохвойно-широколиственных неморальнотравных лесах, в редколесьях, в мохово-кустарничковых тундрах, на осыпях. На почве и гнилой древесине. Изредка со спорогонами.

Dicranum spadiceum J.E. Zetterst. – Игнатова, Игнатов, 1993. Com. 8, 9, 11, 12. В горных тундрах, редколесьях, еловых и сосновых чернично-зеленомошных лесах близ верхней границы леса, на скальных выходах. На камнях.

Dicranum undulatum Schrad. ex Brid. – Селиванова-Городкова, Шляков, 1956. Sp. 6, 9, 10. В горных тундрах, в сосняке вейниковом, в горном сосново-широколиственном лесу. На почве.

Dicranum viride (Sull. & Lesq.) Lindb. – Podpěra, 1921. Com. 2, 3, 8–10, 13. В широколиственных, темнохвойно-широколиственных и сосново-широколиственных лесах, в зеленомошных сосняках

и ельниках с примесью широколиственных пород. На основаниях стволов старых широколиственных деревьев и гнилой древесине.

Paraleucobryum longifolium (Hedw.) Loeske – Шелль, 1883. Com. 3, 8–13. В темнохвойных и светлохвойных лесах разных типов, в горных тундрах, на курумниках, на скальных выходах, осыпях. На камнях (кварцитах, песчаниках, мергелистых известняках, габбро, диоритах), несколько раз был отмечен на гнилой древесине и основании стволов берез, лип.

Сем. **RHABDOWEISIACEAE** Limpr.

Amphidium lapponicum (Hedw.) Schimp. – Баишева, 2002. Rar. 9, 12. На скалах в сосново-березовом лесу.

Amphidium mougeottii (Bruch et al.) Schimp. – Игнатов, Игнатова, 2003. Rar. 12. На скалах в злаково-разнотравном сосново-березовом лесу. На порфиритах.

Cnestrum schistii (F. Weber & D. Mohr) I. Hagen – Шляков, 1949. Rar. 10, 11, 12. На скалах в вейниковом ельнике и сосново-березовом лесу. На известняке, корнях ели, порфиритах.

Cynodontium strumiferum (Hedw.) Lindb. – Com. 8–12. На скалах, в чернично-зеленомошных, горцово-лабазниковых и хвощово-папоротниковых елово-пихтовых лесах, в сосняках, березняках, горных тундрах и редколесьях, на курумах, изредка – в горных каменистых степях. На гнилой древесине, кварцитовых песчаниках. Со спорогонами.

Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp. – Игнатова, Игнатов, 1993. Fq. 3, 9, 10. По берегам и в руслах горных рек и ручьев, на скальных выходах. На камнях.

Hymenoloma crispulum (Hedw.) Ochuga – Данилкив, 1984. Rar. 9. На камнях в руслах и по берегам горных ручьев. Со спорогонами.

Oncophorus virens (Hedw.) Brid. – Игнатова, Игнатов, 1993. Un. В ельнике по берегу реки. На почве рядом с водой. Белорецкий район. Природный парк «Иремель». Гора Малый Иремель. Верхняя часть склона. 54°34' с.ш., 58°45' в.д., 650 м над ур. м. № 2/46, 31.08.1990, Игнатова Е.А.

Oncophorus wahlenbergii Brid. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 3, 4, 11, 12. В зеленомошных ельниках и сосняках, в сосново-березовых лесах, по берегам ручьев, на скальных выходах. На гнилой древесине и камнях. Со спорогонами.

Rhabdoweisia crispata (Dicks. ex With.) Lindb. – Шляков, 1949. Rar. 8, 11. На скальных выходах.

Сем. **BRUCHIACEAE** Schimp.

Trematodon ambiguus (Hedw.) Hornsch. – Баишева, Игнатова, 2013. Rar. 11. На вырубках, в молодом вейниково-разнотравном безрезняке. На обнаженной почве. Со спорогонами.

Сем. **DITRICHACEAE** Limpr.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. – Zickendrath, 1895. Com. По всем районам. В горных тундрах, лесах разных типов, на скальных выходах, в степях, на лугах, на нарушенных местообитаниях. На почве, камнях, гнилой древесине. Со спорогонами.

Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch et al. – Podpěra, 1921. Com. 2–4, 8–12. В елово-пихтовых зеленомошно-папоротниковых лесах, в осочково-зеленомошных ельниках, липовых и елово-липовых лесах, сосняках зеленомошно-разнотравных, березово-сосновых злаково-разнотравных лесах, на осыпях и скальных выходах. На известняке. Со спорогонами.

Ditrichum flexicaule (Schwägr.) Hampe – Селиванова-Городкова, Шляков, 1956. Com. 3, 8–10, 12. В сосновых лесах на склонах, на скальных выходах, на каменистых осыпях и остепненных лугах. На известняке.

Saelania glauscens (Hedw.) Broth. – Селиванова-Городкова, Шляков, 1956. Rar. 11, 12. На скальных выходах в сосново-березовых лесах.

Сем. **POTTIACEAE** Schimp.

Barbula convoluta Hedw. – Игнатов, Игнатова, 2003. Sp. 2, 3, 10, 12. В зеленомошном сосново-еловом лесу, в березово-осиновом лесу, в сосняке на склоне, по краю болота. На камнях, скалах и почве.

Barbula unguiculata Hedw. – Podpěra, 1921. Com. 2, 6, 7, 10, 12, 14. На осыпях, на заливном галечниковом лугу, на ивово-осоковом болоте, на обочине дорог и троп, на бетонных плитах, остепненных лугах. На почве и камнях.

Bryoerythrophyllum recurvirostrum (Hedw.) P.C. Chen – Селиванова-Городкова, 1956a. Com. 3, 4, 8, 10, 11, 12. В сосновых, еловых,

темнохвойно-широколиственных и пойменных лесах, на открытых скалах и осыпях. На известняке. Со спорогонами.

Didymodon fallax (Hedw.) R.H. Zander – Podpěra, 1921. Sp. 2, 3, 9, 10, 12. На отменях, горных елово-березовых и зеленомошных сосновых лесах, по краю болота. На известняке и почве. Со спорогонами.

Didymodon rigidulus Hedw. – Podpěra, 1921. Fq. 2, 4, 5, 9–12. В остепненных сосняках на склонах гор, в липово-вязовом и дубовом лесу, на влажных осыпях по берегам рек, в щелях построек. На камнях, бетоне. Со спорогонами.

Gymnostomum aeruginosum Sm. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 6, 10. На известняковых скальных выходах в лесах.

Oxystegus tenuirostris (Hook. & Tayl.) A.J.E. Sm. – Podpěra, 1921. Sp. 8–11. В елово-пихтовых и темнохвойно-широколиственных лесах, в пойменных ольшаниках, липняках, кленовниках. На камнях.

Syntrichia ruralis (Hedw.) F. Web. & D. Mohr – Podpěra, 1921. Com. 4, 6–13. В каменистых степях, лиственничниках, сосняках, дубняках на крутых склонах, на скальных выходах, в дубовых колках, на остепненных лугах, осыпях. На почве и камнях.

Tortella fragilis (Hook & Wilson) Limpr. – Баишева, 2002. Sp. 2, 3, 8–10, 12. На скальных выходах в сосновых лесах и лугах, на осыпях. На известняке.

Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr. – Селиванова-Городкова, 1956a. Com. 2–4, 8–12. На скалах и камнях в лесах разных типов, особенно в карагановых остепненных сосняках, в каменистых степях, на осыпях. На известняке.

Tortula hoppeana (Schultz) Ochyra – Шелль, 1883. Rar. 9, 10. В остепненных сосняках на крутых склонах гор. На камнях.

Tortula mucronifolia Schwägr. – Игнатова, Игнатов, 1993. Rar. 11, 14. По берегам рек, на солонцеватых лугах. На почве и известняке. Со спорогонами.

Tortula muralis Hedw. – Бачурина, 1946. Rar. 2, 6, 10. На известняковых скалах в сосновых лесах. Со спорогонами.

Weissia controversa Hedw. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 9, 10–12. В степях, сосново-березовых и сосновых лесах на южных и восточных склонах. На почве.

Порядок SPLACHNALES (M.Fleisch.) Ochyra

Сем. **SPLACHNACEAE** Grev. & Arn.

Tayloria splachnoides (Schleich. ex Schwägr.) Hook. – Баишева, Игнатова, 2009. Уп. 9. На почве в сыром высокотравном ельнике. Белорецкий район. Природный парк «Иремель». Тропа к распадку между горами Большой и Малый Иремель. 54°32'24" с.ш., 58°51'46" в. д., 1100 м над ур.м., № 2-6а, 16.07.2006, Баишева Э.З.

Tayloria tenuis (Dicks. ex With.) Schimp. – Баишева, Широких, 2008. Уп. 9. В высокотравном еловом редколесье. На почве. Белорецкий район. Южно-Уральский заповедник. Урочище Куянтавские болота, 54°17' с.ш., 58°11' в.д., 980 м над ур.м., № 14, 29.06.1996, Мулдашев А.А.

Tetraplodon angustatus (Hedw.) Bruch et al. – Игнатова, Игнатов, 1993. Уп. 9. В горном темнохвойном лесу. На упавшем стволе березы. Со спорогонами. Белорецкий район. Гора Малый Иремель. 54°34' с.ш., 58°45' в.д., 650 м над ур.м., № 2/122, 31.08.1990, Игнатова Е.А.

Сем. **MEESIACEAE** Schimp.

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson – Podpěra, 1921. Com. По всей территории. На почвенных обнажениях, по обочинам дорог и лесных троп, на скальных выходах, на болотах, в березовых колках. Со спорогонами. На почве, гнилой древесине, торфяных наростах в основаниях стволов берез и сосен на болотах, на известняковом рухляке.

Порядок ORTHOTRICHALES Dixon

Сем. **ORTHOTRICHACEAE** Arn.

Orthotrichum affine Brid. – Podpěra, 1921. Sp. 2, 10. В широколиственных лесах. На коре вяза, дуба, липы. Со спорогонами.

Orthotrichum alpestre Hornsch. ex Bruch et al. – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 10, 11. На известняковых скальных выходах.

Orthotrichum anomalum Hedw. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 10, 12. На скальных выходах, в каменистой степи, в сосново-березовом лесу. На скалах и камнях. Со спорогонами.

Orthotrichum obtusifolium Brid. – Шелль, 1883. Com. 1–6, 9–11. В пойменных ольхово-черемуховых уремниках, осинниках, широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах. На стволах осины, дуба, липы, ивы. С выводковыми телами, изредка со спорогонами.

Orthotrichum pallens Bruch ex Brid. – Баишева, 2002. Com. 5, 6, 10. В широколиственных и осиновых лесах. На стволе липы, осины, дуба, изредка на известняках. Со спорогонами.

Orthotrichum pumilum Sw. ex anon. – Шелль, 1883. Rar. 2, 6, 9 [Подрёра, 1921; Бачурина, 1946].

Orthotrichum rupestre Schleich. ex Schwägr. – Селиванова-Городкова, 1956а. Rar. 11, 12. На скальных выходах в лесах и степях.

Orthotrichum speciosum Nees – Подрёра, 1921. Com. 1, 2–5, 7–11. В широколиственных, темнохвойно- и светлохвойно-широколиственных лесах, в пойменных уремниках. На коре деревьев широколиственных пород и рябины, редко на скальных выходах. Со спорогонами.

Порядок HEDWIGIALES Ochyra

Сем. HEDWIGIACEAE Schimp.

Hedwigia ciliata (Hedw.) P. Beauv. – Шелль, 1883. Com. 8–13. На скальных выходах, на камнях в лесах разных типов, в горных тундрах.

Порядок BRYALES Limpr.

Сем. BRYACEAE Schwaegr.

Bryum algovicum Sendtn. ex Müll.Hal. – Селиванова-Городкова, Шляков, 1956. Rar. 10, 11. В расщелинах известняковых скал. На мелкозем.

Bryum amblyodon Müll.Hal. – Подрёра, 1921. Rar. 2, 10. На скальных выходах. На гумусированном известняке.

Bryum argenteum Hedw. – Подрёра, 1921. Com. По всем районам. На скальных выходах, в каменистых степях, на залежах, на остепненных лугах, на пустырях, обочинах дорог. На почвенных обнажениях, известняке.

Bryum bimum (Schreb.) Turner – Игнатова, Игнатов, 1993. Rar. 10. На почве в расщелине скалы и на мокром известняке на скале.

Bryum caespiticium Hedw. – Шелль, 1883. Com. По всем районам. На каменистых осыпях, опушках леса, в остепненных сосновых и березовых лесах на склонах, в курумниках в подгольцовом поясе, в неселенных пунктах на пустырях, спортивных площадках. Со спорогонами.

Bryum capillare Hedw. – Подрёра, 1921. Com. 4, 6, 8–13. На скальных выходах, горных лугах, в березовом и еловом редколесье под-

гольцового пояса, на курумах, в широколиственных, сосновых, еловых, тополевых, ольхово-черемуховых лесах. На гнилой древесине, почве, основаниях стволов, камнях.

Bryum creberrimum Taylor – Podpěra, 1921. Fq. 2, 3, 7, 10, 11, 14. В еловых, елово-широколиственных, березово-сосновых лесах, осиновых колках, на курумниках, скальных обнажениях, почвенных выворотах. На гнилой древесине со слоем почвы, на почве, обнаженном и гумусированном известняке. Со спорогонами.

Bryum elegans Nees – Золотов, Баишева, 2003. Sp. 9, 10, 12. На скальных выходах, на остепненных лугах, по безлесным склонам среди камней, в сосново-березовом лесу, на курумниках в подгольцовом поясе. На известняке, кварцитах и почве.

Bryum lonchocaulon Müll. Hal. – Podpěra, 1921. Sp. 2, 10. На скальных выходах, на остепненном лугу, в сосново-березовом лесу, в пойменных лесах, по берегам рек. На известняке и мелкозем, покрывающем известняк, на почве. Со спорогонами.

Bryum moravicum Podp. – Podpěra, 1921. Com. 3, 6, 9, 10, 12. В широколиственных, темнохвойно-широколиственных и сосново-липовых разнотравных лесах, в ельниках-черничниках, на каменистых осыпях, скальных выходах. На гнилой древесине, основаниях стволов, гумусированном известняке и почве. С выводковыми веточками.

Bryum pallens Sw. ex anon. – Podpěra, 1921. Sp. 2, 9. На песчаных насыпях, по берегам рек, в темнохвойных лесах. На почве.

Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn., В. Mey. & Scherb. – Podpěra, 1921. Com. 1, 2, 4, 6, 8–10, 12–14. По берегам ручьев и рек, на болотах, на сырых лугах, в пойменных уремниках, на сплавинах. На почве, торфе, известняковом рухляке, на кварцитах.

Bryum turbinatum (Hedw.) Turner – Podpěra, 1921. Sp. 2, 10–12. По берегам рек и ручьев, на скальных выходах в сосново-березовом лесу. На почве и камнях.

Bryum weigelii Spreng. – Баишева, 2002. Sp. 9, 10. На горных и прибрежных лугах, в местах выходов ключей, на обочине тропы в темнохвойном горном лесу. На почве.

Rhodobryum ontariense (Kindb.) Kindb. – Игнатов, Игнатова, 2003. Sp. 10. В долинах горных рек, ущельях. На сыром известняке.

Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr. – Podpěra, 1921. Com. 1–4, 8–13. В папоротниковых, хвощово-папоротниковых, вейниково- и осочково-разнотравных еловых и елово-пихтовых лесах,

в осочково-разнотравных, вейниково-широколистных и зеленомошных сосняках, в ольхово-черемухово-ивовых уремниках, на горных лугах. На почве.

Сем. **MIELICHHOFERIACEAE** Schimp.

Pohlia andalusica (Höhn.) Broth. – Баишева, Игнатова, 2009. Уп. 9. На почве по обочине тропы в елово-пихтовом лесу. Белорецкий район. Природный парк «Иремель». Северо-западный склон горы Малый Иремель. 54°32'58" с.ш., 58°50'27" в.д., 950 м над ур. м., № 62, 16.07.2006, Баишева Э.З.

Pohlia annotina (Hedw.) Lindb. – Игнатова, Игнатов, 1993. Раг. 9. На почве троп в елово-пихтовых лесах.

Pohlia bulbifera (Warnst.) Warnst. – Баишева, Игнатова, 2009. Уп. 9. На почве в высокотравном заболоченном ельнике. Белорецкий район. Природный парк «Иремель». Северо-западная окраина Тыгынского болота. 54°31'35" с.ш., 58°52'56" в.д., 1038 м над ур. м., №5-16а, 17.07.2006, Баишева Э.З.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. – Селиванова-Городкова, Шляков, 1956. Сом. 3, 8–13. На скальных выходах в широколиственных, темнохвойных и темнохвойно-широколиственных лесах, в березовых и сосновых лесах на склонах гор, в заболоченных ельниках, на осыпях. На почве, известняке и гнилой древесине.

Pohlia drummondii (Müll.Hal.) A.L. Andrews – Баишева, Игнатова, 2009. Уп. 9. На почве тропы в елово-пихтовом лесу. Белорецкий р-н. Природный парк «Иремель». Западный склон горы Малый Иремель. 54°32'00" с.ш., 58°51'33" в.д., 1242 м над ур. м., № 76, 18.07.2006, Баишева Э.З.

Pohlia longicollis (Hedw.) Lindb. – Селиванова-Городкова, 1956а. Ср. 8, 11, 12. На скалах в темнохвойных и сосново-березовых лесах. На песчаных кварцитах, известняках, порфиридах. Со спорогонами.

Pohlia melanodon (Brid.) A.J.Shaw – Подпёра, 1921. Раг. 2, 9. На обочине тропы в елово-пихтовом лесу. На почве.

Pohlia nutans (Hedw.) Lindb. – Подпёра, 1921. Сом. По всем районам. В лесах всех типов, в горных тундрах, редколесьях, на горцовых лугах, курумах, пустырях, обочинах дорог. На почве и гнилой древесине. Со спорогонами.

Pohlia prolifera (Kindb.) Lindb. ex Broth. – Игнатова, Игнатов, 1993. Уп. 9. В темнохвойном лесу. На почве берега ручья. Бело-

рецкий район. Природный парк «Иремель». Гора Малый Иремель. 54°34' с.ш., 58°45' в.д., 650 м над ур. м., № 2/44, 31.08.1990, Игнатова Е.А.

Pohlia wahlenbergii (F. Weber & D. Mohr) A.L. Andrews – Podpěra, 1921. Com. 1, 2, 5, 9, 10, 12, 13. По берегам рек, ручьев, на минеротрофных болотах, влажных лугах. На известняке, почве, торфе.

Сем. **MNIACEAE** Schwaegr.

Mnium lycopodioides Schwaegr. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 9–11, 12. В лиственничниках разнотравных и зеленомошных, в старовозрастных кисличных разнотравных и папоротниковых ельниках, на скальных выходах. На почве, изредка – на камнях со слоем мелкозема.

Mnium marginatum (Dicks.) P. Beauv. – Podpěra, 1921. Sp. 8–12. На осыпях и скальных выходах в темнохвойных и темнохвойно-широколиственных лесах, березово-сосновых лесах. На известняке и порфиритах. Со спорогонами.

Mnium spinosum (Voit) Schwaegr. – Баишева, 2002. Fq. 9, 10, 12. В заболоченных ельниках, ельниках-черничниках, в елово-березовых, пихтово-липовых и пихтово-лиственничных лесах, на горных лугах. На камнях и почве.

Mnium spinulosum Bruch et al. – Баишева, 2002. Sp. 3, 8, 9, 12. В елово-липово-пихтовом лесу, в старовозрастном широколиственном лесу. На почве.

Mnium stellare Hedw. – Podpěra, 1921. Com. 1–6, 8–12. В елово-пихтовых широколиственных и горцовых лесах, в елово-сосновых лесах, в сосняках зеленомошно-разнотравных, в широколиственных лесах, в пойменных ольшаниках, на осыпях. На почве, известняке, основании ствола липы, гнилой древесине.

Plagiomnium affine (Blandow ex Funck) T.J. Кор. – Федченко, Федченко, 1894. Rag. 3, 12. В елово-пихтовых лесах. На почве.

Plagiomnium confertidens (Lindb. & Arnell) T.J. Кор. – Шляков, 1949. Sp. 2, 8, 9, 11. В ельнике крупнопапоротниковом, в липово-еловом зеленомошном лесу, на опушке липняка. На почве.

Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.J. Кор. – Zickendrath, 1895. Com. 1–6, 8–13. В лесах всех типов, кроме остепненных сосняков на южных склонах, на горных и прибрежных лугах, опушках. На почве, валеже и основаниях стволов. Со спорогонами.

Plagiomnium elatum (Bruch et al.) T.J. Кор. – Золотов, Баишева, 2003. Sp. 10, 12. В основании скалы, на берегу реки, в заболоченном березняке. На известняке и на почве.

Plagiomnium ellipticum (Brid.) T.J. Кор. – Бачурина, 1946. Com. 1–6, 9–13. В сырых горцово-разнотравных ельниках, елово-березовых лесах, в сосново-березовом редколесье, в черноольшаниках, по берегам горных ручьев, в заболоченных лесах, на минеротрофных и олиготрофных болотах. На почве и торфе.

Plagiomnium medium (Bruch et al.) T.J. Кор. – Подпёра, 1921. Com. 1–4, 8–13. В вейниково-разнотравных, кислично-вейниковых и зеленомошных темнохвойных лесах, в широколиственном кленовнике и широколиственно-вейниковом сосняке, елово-пихтовом широколиственном лесу, разнотравном липняке, на высокотравном горном лугу, на скалах в местах выходов ключей. На почве.

Plagiomnium rostratum (Schrad.) T.J. Кор. – Подпёра, 1921. Com. 2–6, 8–12. В сырых горцовых, папоротниковых и зеленомошно-кисличных еловых и елово-березовых лесах, в снытевом липняке, широколиственном осиннике, в ольхово-черемуховых уремниках, на сплавине зарастающего озера, на влажных прибрежных лугах, на горных лугах, по берегам ручьев. На почве.

Pseudobryum cinclidioides (Huebener) T.J. Кор. – Подпёра, 1921. Sp. 2, 9, 11. На каменистом берегу горного ручья, в заболоченном ельнике и на горцовом лугу, в пойменных ольховых и пихтово-березовых лесах. На почве.

Rhizomnium magnifolium (Horik.) T.J. Кор. – Баишева, Игнатова, 2009. Rag. 9, 12. В осоково-сфагновом березняке и черноольшанике. На почве.

Rhizomnium pseudopunctatum (Bruch & Schimp.) T.J. Кор. – Игнатова, Игнатов, 1993. Fq. 1, 3, 4, 9, 10, 12, 13. В зеленомошных, осочково-разнотравных еловых и пихтовых лесах, в темнохвойно-широколиственных лесах, пойменных уремниках, осочково-сфагновых березняках, по берегам ручьев, в мохово-лишайниковой тундре. На почве.

Rhizomnium punctatum (Hedw.) T.J. Кор. – Селиванова-Городкова, 1956a. Com. 1, 3, 4, 8–13. В приручьевых зеленомошных, хвощовых, папоротниковых и горцовых ельниках, в пихтово-березовых лесах, в широколиственных липняках и ольхово-черемуховых уремниках. На почве, камнях и гнилой древесине в руслах и по берегам ручьев, в местах выходов ключей.

Сем. **AULACOMNIACEAE** Schimp.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. – Шелль, 1883. Сом. 1, 2, 4, 9, 11–14. На болотах, в редколесьях и горных тундрах. На почве и гнилой древесине, торфяных наростах в основаниях стволов берез. С выводковыми листочками.

Сем. **BARTRAMIACEAE** Schwägr.

Bartramia pomiformis Hedw. – Селиванова-Городкова, Шляков, 1956. Sp. 8, 9, 12, 13. В зеленомошно-папоротниковом ельнике, в сосняке-зеленомошнике, в темнохвойно-широколиственном заболоченном лесу, в злаково-разнотравном березово-сосновом лесу, на берегу реки. На скальных выходах и камнях.

Philonotis fontana (Hedw.) Brid. – Селиванова-Городкова, Шляков, 1956. Сом. 8–12. По берегам ручьев и рек. На камнях.

Philonotis seriata Mitt. – Баишева, Игнатова, 2009. Ун. 9. На берегу ручья в осоково-сфагновом березняке. Белорецкий район, Южно-Уральский заповедник, Ямаштинское лес-во, северо-западный макросклон хр. Нары. 54°21'50" с.ш., 57°57'01" в.д., 1087 м над ур. м., №196, 11.07.2004, Мартыненко В.Б.

Plagiopus oederianus (Sw.) H.A.Crum & L.E.Anderson – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 8, 10, 11, 12. На скальных выходах в сыром елово-березовом, темнохвойно-широколиственном и березово-сосновом лесах. На известняке и порфиритах.

Порядок HYPNALES Dumort.

Сем. **AMBLYSTEGIACEAE** G.Roth

Amblystegium serpens (Hedw.) Bruch et al. – Федченко, Федченко, 1894. Сом. По всем районам. В лесах всех типов, особенно в пойменных ольхово-черемуховых уремниках, широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, в посадках, на деревянных постройках, на влажных лугах, на скальных выходах. На гнилой древесине, основаниях стволов, изредка – на камнях. Со спорогонами.

Campyliadelphus chrysophyllus (Brid.) R.S. Chopra – Подрёра, 1921. Сом. 2–4, 7–12, 14. На выходах известняков в лесах разных типов, на открытых скалах, осыпях, на известьсодержащей почве остепненных лугов, на известковом туфе минеротрофных болот.

Campylidium calcareum (Crundw. & Nyholm) Ochyra – Золотов, Баишева, 2003. Sp. 9, 10. На выходах известняков в ельнике-зеленомошнике, в сосново-липовом лесу, на почвенном вывороте на опушке липняка. Со спорогонами.

Campylidium sommerfeltii (Myrin) Ochyra – Шелль, 1883. Com. По всей территории. В лесах всех типов. На гнилой древесине, основаниях стволов, на скальных известняковых выходах. Со спорогонами.

Campylium stellatum (Hedw.) С.Е.О. Jensen – Селиванова-Городкова, 1956а. Com. 1, 4, 6, 9, 11–12, 14. В заболоченных лесах, на минеротрофных, сфагново-гипновых и тростниковых болотах, на сплавинах, по берегам рек, ручьев, на влажных лугах. На почве и торфе.

Cratoneuron flicinum (Hedw.) Spruce – Podpěra, 1921. Com. По всей территории. По берегам рек, ручьев, озер, в местах выходов ключей, на заливных лугах, в пойменных уремниках, на осоковых болотах. На почве и камнях.

Drepanium recurvatum (Lindb. & Arnell) G. Roth. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 8–10. В ельнике, сосняке-зеленомошнике, елово-широколиственном лесу, горной тундре. На камнях и почве.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. – Шелль, 1883. Com. По всем районам. На влажных лугах, в пойменных ольхово-черемуховых уремниках, в заболоченных березняках, на минеротрофных болотах, по берегам ручьев. На почве.

Hygrohypnum luridum (Hedw.) JENN. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 9, 10, 12. В руслах горных ручьев. На кварцитах, известняках, гнилой древесине.

Hygroambystegium humile (P. Beauv.) Vanderp., Goffinet & Hedenäs – Podpěra, 1921. Com. 1, 2, 4–6, 9–12, 14. На влажных лугах, по берегам рек, озер, в сосновых посадках в пойме, в пойменных лесах, в осиновых колках, в заболоченных березняках. На почве, основаниях стволов тополя, гнилой древесине. Со спорогонами.

Hygroambystegium fluviatile (Hedw.) Loeske – Игнатова, Игнатов, 1993. Un. На камнях по берегам ручьев.

Hygroambystegium varium (Hedw.) Mönk. – Podpěra, 1921. Fq. 1–5, 10–12. В пойменных уремниках, ивняках, тополевниках, на солонцеватом лугу, в населенных пунктах. На почве, гнилой древесине, известняке, асфальте. Со спорогонами.

Hygroamblystegium tenax (Hedw.) Jenn. – Игнатова, Игнатов, 1993. Rar. 4, 10, 12. На известняковых камнях в руслах ручьев и рек.

Ochyraea duriuscula (De Not.) Ignatov & Ignatova – Селиванова-Городкова, 1956a. Fq. 8–11, 12. На камнях в руслах горных рек и ручьев.

Palustriella commutata (Hedw.) Ochyra – Баишева, 2002. Sp. 6, 9, 10. По берегам ручьев в горно-лесной зоне. На почве и камнях.

Palustriella decipiens (De Not.) Ochyra – Баишева, 2002. Sp. 3, 4, 10. На берегах горных ручьев. На почве.

Serpoleskea subtilis (Hedw.) Loeske – Podpěra, 1921. Com. 1–11. В осинниках, в старых широколиственных лесах, на скальных выходах, известняковых валунах в лесах, на горных лугах. На известняке и стволах деревьев лиственных пород. Со спорогонами.

Serpoleskea confervoides (Brid.) Loeske – Podpěra, 1921. Rar. 2, 9, 11. На выходах известняков в широколиственных и хвойных лесах.

Leptodictyum riparium (Hedw.) Warnst. – Zickendrath, 1895. Com. По всей территории. В пойменных ольхово-черемуховых уремниках, осинниках, черноольшаниках, по берегам рек, ручьев, на болотах, на влажных лугах, в березовых и осиновых колках. На почве и гнилой древесине. Со спорогонами.

Myrinia pulvinata (Wahlenb.) Schimp. – Баишева, 2002. Un. 4. В пойменном ивняке. На стволе *Salix caprea*. Мечетлинский район. Старица р. Ай в окрестностях д. Сосновка. 55°58' с.ш., 58°07' в.д., 200 м над ур. м., № 118, 7.06.1993. Баишева Э.З.

Сем. ANOMODONTACEAE Kindb.

Anomodon attenuatus (Hedw.) Huebener – Podpěra, 1921. Sp. 2, 4, 10. В старовозрастных широколиственных лесах, в елово-широколиственном лесу, в ельнике неморальнотравном. На известняке, коре старых широколиственных деревьев.

Anomodon longifolius (Brid.) Hartm. – Podpěra, 1921. Com. 1–4, 5, 9–11. В широколиственных лесах, темнохвойно-широколиственных лесах, на скалах, в ельниках неморально-травных, в сосняке, в пойменном лесу. На стволах широколиственных деревьев, известняке, редко – на гнилой древесине.

Anomodon rugelii (Müll.Hal.) Keissl. – Шелль, 1883. Sp. 8, 9, 10. В горных уремниках, широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах в долинах горных рек. На известняке.

Anomodon viticulosus (Hedw.) Hook. & Taylor – Podpěra, 1921. Fq. 2, 3, 8, 10, 11. В широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, ельниках-зеленомошниках, сосняках папоротниковых, на скалах. На известняке и мергелях.

Сем. **BRACHYTHECIACEAE** Schimp.

Brachytheciastrum velutinum (Hedw.) Ignatov & Huttunen – Селиванова-Городкова, 1956а. Com. По всем районам. Рассеянно встречается в лесах всех типов, изредка – на лугах. На гнилой древесине и основаниях стволов деревьев лиственных пород. Со спорогонами.

Brachythecium albicans (Hedw.) Bruch et al. – Podpěra, 1921. Com. 1–4, 7, 10–11. В широколиственных липняках, кленово-липовых лесах, в ельниках и сосняках зеленомошниках, в осиннике папоротниковом, на опушках, в дубово-сосновых лесах, на остепненных лугах, на пойменном лугу. На выходах известняков и почве, богатой известью.

Brachythecium campestre (Müll. Hal.) Bruch et al. – Podpěra, 1921. Fq. 2, 7–9, 11, 12. На остепненных лугах по склонам, опушках, в остепненных сосняках.

Brachythecium capillaceum (F. Weber & D. Mohr) Giacom. – Золотов, Баишева, 2003. Sp. 10, 12. На склонах в широколиственных, сосновых, сосново-березовых и осиновых лесах, на скальных выходах. На известняке и гнилой древесине.

Brachythecium erythrorrhizon ssp. *asiaticum* Ignatov – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 3, 8–11. В широколиственно-темнохвойных лесах, разнотравных ельниках, широколиственно-вейниковых сосняках, широколиственном липняке, ельнике сфагновом, на горных лугах. На почве, гнилой древесине, песчаных кварцитах.

Brachythecium geheebii Milde – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 9, 10, 12. На склонах гор в разнотравном дубово-вязово-липовом лесу, в вейниковых сосновых и березово-сосновых лесах, в дубняке разнотравном. На скальных выходах.

Brachythecium glareosum (Bruch ex Spruce) Bruch et al. – Золотов, Баишева 2003. Rar. 10. В разреженных остепненных сосняках, на остепненных лугах. На почве и камнях.

Brachythecium laetum (Brid.) Bruch et al. – Баишева, Игнатова, Потемкин, 2010. Rar. 10. На вершине хребта в липовом широколиственном лесу. На почве.

Brachythecium mildeanum (Schimp.) Schimp. – Podpěra, 1921. Com. 1, 2, 4–7, 9, 10, 12–14. На влажных лугах, на заливных галечниковых лугах, в заболоченных березняках, пойменных лесах разных типов, по берегам ручьев, озер, прудов, рек, на болотах. На почве и гнилой древесине.

Brachythecium rivulare Bruch et al. – Podpěra, 1921. Com. По всем районам. По берегам ручьев, рек, озер, в заболоченных и пойменных лесах, на отмелях.

Brachythecium rutabulum (Hedw.) Bruch et al. – Podpěra, 1921. Sp. 2–4, 9, 11–13. Рассеянно встречается в широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, ельниках широколиственных, в сложных сосняках, на лугу. На почве.

Brachythecium salebrosum (F. Weber & D. Mohr) Bruch et al. – Федченко, Федченко, 1894. Com. По всем районам. В лесах всех типов, чаще – в пойменных и березовых лесах. Реже встречается на лугах и по берегам ручьев, на опушках, в подгольцовом поясе гор. На почве, гнилой древесине, основаниях стволов, изредка – на камнях. Со спорогонами.

Bryhnia scabrada (Lindb.) Kaurin – Золотов, Баишева, 2003. Sp. 9, 10, 11. В пойменных ольхово-черемуховых уремниках. На почве и гнилой древесине.

Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Grout – Игнатова, Игнатов, 1993. Com. 1–4, 8–12. В широколиственно-темнохвойных и темнохвойных лесах, ольхово-черемуховых уремниках, изредка – на горных лугах. На почве.

Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov & Huttunen – Podpěra, 1921. Com. 2–5, 7–12. В широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, пойменных уремниках, в сосняке злаково-разнотравном, в елово-березовых лесах, изредка – на горных лугах и остепненных склонах. На выходах известняков и почве с высоким содержанием извести. Со спорогонами.

Eurhynchium angustirete (Broth.) T.J. Кор. – Игнатов, Игнатова, 2003. Sp. 3, 9. На почве в старовозрастных широколиственных, широколиственно-темнохвойных и темнохвойных лесах.

Homalothecium sericeum (Hedw.) Bruch et al. – Баишева, 2002. Sp. 4, 8, 11, 12. На скальных выходах в широколиственных и сосновых лесах на склонах, на скалах, осыпях. На известняке.

Oxyrrhynchium hians (Hedw.) Loeske – Podpěra, 1921. Com. 1, 2–5, 7–12. В широколиственных, темнохвойно-широколиственных,

сосново-широколиственных лесах, в осинниках, в городских посадках, ольхово-черемуховых уремниках, по берегам рек, на лугах. На почве, гнилой древесине, основаниях стволов, камнях.

Rhynchostegium arcticum (I. Hagen) Ignatov & Huttunen – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 10. В остепненном дубняке, в широколиственных лесах, в пойменном лесу, на берегу ручья. На известняках.

Rhynchostegium riparioides (Hedw.) C. Jens. – Баишева, 2002. Раг. 4, 10. На известняковых камнях в русле рек и ручьев.

Rhynchostegium rotundifolium (Scop ex Brid.) Bruch et al. – Золотов, Баишева, 2003. Ун. 10. Ишимбайский район. Берег р. Урюк. На известняковой скале.

Sciuro-hypnum curtum (Lindb.) Ignatov – Подпёра, 1921. Com. 1–5, 8–13. В темнохвойных лесах, липово-кленовых лесах, сосняках, лиственничниках, черноольшаниках, в посадках сосны, изредка – на горных горцовых лугах. На почве и гнилой древесине. Со спорогонами.

Sciuro-hypnum plumosum (Hedw.) Ignatov & Huttunen – Игнатова, Игнатов, 1993. Раг. 8, 9, 12. На камнях-кварцитах в руслах горных ручьев в темнохвойных лесах.

Sciuro-hypnum populeum (Hedw.) Ignatov & Huttunen – Игнатова, Игнатов, 1993. Com. 4, 8–10, 12. В ельниках-черничниках, липняках, кленовниках, ольхово-черемуховых уремниках, дубняках, темнохвойно-широколиственных и сосново-березовых лесах, на скальных выходах, в русле и по берегам горных ручьев. На камнях и гнилой древесине. Со спорогонами.

Sciuro-hypnum reflexum (Starke) Ignatov & Huttunen – Подпёра, 1921. Com. По всем районам. В лесах всех типов, в еловых и березовых редколесьях, на горцовых лугах, изредка – в тундрах. На гнилой древесине, основаниях стволов и камнях. Со спорогонами.

Sciuro-hypnum starkei (Brid.) Ignatov & Huttunen – Игнатова, Игнатов, 1993. Fq. 1–4, 8–13. В темнохвойных лесах, широколиственных сосняках, на влажном сенокосном лугу, в пойменном вязово-липовом лесу. На гнилой древесине, основаниях стволов и камнях. Со спорогонами.

Сем. **CALLIERGONACEAE** (Kanda) Vanderp., Hedenaes,
C.J. Cox & A.J. Shaw

Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb. – Шелль, 1883. Fq. 9–13. По берегам горных ручьев, в пойменных ольхово-березовых, оль-

ховых и ивовых лесах, в сырых высокотравных еловых и березовых лесах, на влажных лугах и осоковых болотах. На почве.

Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb. – Бачурина, 1946. Com. 1, 4, 6, 9, 10, 12. В сырых высокотравных елово-березовых лесах, по берегам горных ручьев, в сфагновых березняках, ельниках, на влажных лугах, в ольшаниках, на сплавинах. На почве и гнилой древесине.

Conardia compacta (Drumm. ex Müll. Hal.) H. Rob. – Бачурина, 1946. Sp. 5, 12, 14. На солонцеватых лугах, в заболоченном ольшанике, на осоково-тростниковом болоте. На почве. С выводковыми телами.

Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenaes – Podpěra, 1921. Fq. 2, 4, 5, 9. В осоково-сфагновых березняках и ельниках, березово-сосновом редколесье, на карстовых сфагновых болотах. На торфе, в дернине сфагновых мхов.

Warnstorfia exannulata (Bruch et al.) Loeske – Podpěra, 1921. Sp. 9. На осоково-сфагновом болоте, на берегу ручья, текущего по горному лугу. На почве.

Сем. CLIMACIACEAE Kindb.

Climacium dendroides (Hedw.) F.Weber & D.Mohr – Podpěra, 1921. Com. 1–4, 9–13. В сырых высокотравных елово-березовых и осиновых лесах, заболоченных ольхово-темнохвойных и березовых лесах, вейниково-зеленомошных сосняках, в высокотравных и зеленомошных темнохвойных лесах, реже – на влажных лугах. На почве.

Сем. ENTODONTACEAE Kindb.

Entodon concinnus (De Not.) Paris – Баишева, 2002. Rar. 10. На скальных выходах в ельнике, на осыпи по берегу реки. На известняке.

Entodon schleicheri (Schimp.) Demet. – Podpěra, 1921. Sp. 2–5, 7–11. В лесах, растущих по склонам горных рек, широколиственных, темнохвойно-широколиственных, осоковых и зеленомошных ельниках, сосняках, в сосново-березовых лесах. На известняке.

Сем. FONTINALIACEAE Schimp.

Dichelyma falcatum (Hedw.) Myrin – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 9, 10, 11. На камнях в руслах горных рек и ручьев.

Fontinalis antipyretica Hedw. – Шелль, 1883. Com. 3, 4, 8–13. В руслах горных рек и ручьев. На камнях, почве.

Fontinalis dalecarlica Bruch et al. – Игнатова, Игнатов, 1993. Rar. 8. На камнях в руслах горных рек и ручьев.

Fontinalis hypnoides Hartm. – Подпёрá, 1921. Rar. 2, 8. На камнях в руслах горных рек и ручьев.

Сем. **HYLOCOMIACEAE** (Broth.) M.Fleisch.

Hylocomiastrum pyrenaicum (Spruce) M.Fleisch. – Горчаковский, 1954. Sp. 8–10, 12. В вейниково-горцовых, осоково-разнотравных, зеленомошных и приручьевых хвощово-папоротниковых еловых лесах, в широколиственных пихтовых лесах. На почве и валеже.

Hylocomiastrum umbratum (Hedw.) M.Fleisch. – Федченко, Федченко, 1894. Sp. 9, 11. В еловых, пихтовых и пихтово-березовых чернично-зеленомошных, горцовых, вейниково-разнотравных и приручьевых хвощовых и папоротниковых лесах. На почве и валеже.

Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al. – Bunge, 1854. Com. 3, 4, 8–13. В смешанных и хвойных лесах, в горных тундрах и редколесьях подгольцового пояса, изредка – на горных лугах. На почве, камнях, гнилой древесине. Изредка со спорогонами. На почве, валеже, камнях.

Rhytidiadelphus subpinnatus (Lindb.) T. Кор. – Тюлина, 1931. Fq. 3, 8, 9. На почве в осочково-кисличных, зеленомошных, чернично-зеленомошных еловых, пихтовых и сосновых лесах, в приручьевых хвощово-папоротниковых ельниках, в сосняках вейниково-разнотравных, реже – на горцовых лугах и в редколесье. На почве и валеже.

Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst. – Zickendrath, 1895. Com. 1–3, 5–14. В вейниково-осочковых, карагановых, вейниково-разнотравных сосновых лесах, в зеленомошных, разнотравных и хвощово-папоротниковых еловых и пихтовых лесах, во вторичных березняках, реже – в горных тундрах и на горцовых лугах. На почве и валеже.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. – Федченко, Федченко, 1894. Com. По всей территории, в лесах разных типов, на остепненных лугах, курумах, в горной тундре и редколесьях. На почве, валеже, камнях.

Сем. **HYPNACEAE** Martynov

Hypnum cupressiforme Hedw. – Шелль, 1883. Com. 2, 3, 8–12. На скальных выходах в лесах разных типов, в горных тундрах, на осыпях, горных и остепненных лугах. На известняке, реже – на стволах старых широколиственных деревьев.

Taxiphyllum wissgrillii (Garov.) Wijk & Margad. – Селиванова-Городкова, 1956а. Fq. 8–11. На скальных выходах, в пойменных горных лесах, в пихтово-сосновых лесах, липовых, елово-липовых лесах, в старовозрастных ельниках, на осыпях. На известняке. Со спорогонами.

Сем. **LESKEACEAE** Schimp.

Leskea polycarpa Hedw. – Подпёра, 1921. Com. 1, 2, 4, 5, 8–11. В пойменных лесах на основаниях стволов черемухи, ольхи, ивы, тополя. Со спорогонами.

Iwatsukiella leucotricha (Mitt.) W.R. Buck & H.A. Crum – Шляков, 1950. Sp. 9, 10. В вейниково-разнотравных, осоково-разнотравных, папоротниковых, горцовых елово-пихтовых лесах, в еловом редколесье и курумниках. На камнях, коре *Sorbus aucuparia* и *Betula pubescens*.

Сем. **LEUCODONTACEAE** Schimp.

Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwägr. – Подпёра, 1921. Com. 2, 3, 5, 8–13. В широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, реже – на скальных выходах. На стволах старых широколиственных деревьев и на известняках. Часто с выводковыми веточками.

Сем. **NECKERACEAE** Schimp.

Neckera pennata Hedw. – Подпёра, 1921. Com. 2–4, 8–12. В неморальнотравных широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, в сосново-широколиственных лесах и пойменных уремниках, на скальных выходах. На стволах широколиственных деревьев, изредка – на известняках и порфиритах. Со спорогонами.

Neckera besseri (Lobarz.) Jur. – Игнатова, Игнатов, 1993. Rag. 10. В долинах горных рек, ущельях, у входов в пещеры в широколиственных лесах. На скалах и камнях.

Neckera complanata (Hedw.) Huebener – Золотов, Баишева, 2003. Rar. 10. На скальных выходах в лесах и на открытых склонах.

Homalia trichomanoides (Hedw.) Bruch et al. – Podpěra, 1921. Fq. 3, 8–11. В широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах в долинах горных рек, в сосново-березовом лесу, в ольшанике. На стволах широколиственных деревьев, известняках, на основании ствола ольхи.

Сем. **PLAGIOTHECIACEAE** (Broth.) M. Fleisch.

Herzogiella seligeri (Brid.) Z. Iwats. – Баишева, 2002. Sp. 1, 3, 4, 8–10. В елово-березовых лесах, в заболоченных березняках, сосняках, ольшаниках, в пихтарнике папоротниковом, в разнотравных ельниках и березовых колках. На гнилой древесине. Со спорогонами.

Isopterygiopsis pulchella (Hedw.) Z. Iwats. – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 9, 11, 12. В хвойных лесах, на скальных выходах и в расщелинах между камней в березово-сосновом злаково-разнотравном лесу. На известняке.

Myurella sibirica (Muell. Hal.) Reimers – Баишева, Игнатова, 2009. Rar. 8, 9. На гнилой древесине в папоротниково-зеленомошном елово-пихтовом лесу, в темнохвойно-широколиственном лесу.

Orthothecium intricatum (Hartm.) Bruch et al. – Баишева, 2002. Un. На камнях в елово-сосновом лесу. Нуримановский район. Левый берег Павловского водохранилища напротив д. Байряшка. 55°31' с.ш., 56°40' в.д., 160 м над ур. м., №11, 28.07.1995, Соломещ А.И.

Plagiothecium cavifolium (Brid.) Z. Iwats. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 9–13. В ольхово-черемуховых уремниках, заболоченных березняках, зеленомошных и папоротниковых ельниках, липняках, по берегам ручьев, на скальных выходах вблизи рек. На почве и камнях.

Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Bruch et al. – Podpěra, 1921. Com. 1–6, 8–13. В широколиственных, темнохвойно-широколиственных и темнохвойных лесах, сосняках-зеленомошниках, сеорольховых лесах, черноольшаниках, в пихтово-березовых лесах, в редколесье и горной тундре, на курумах. На почве, камнях, основаниях стволов. Со спорогонами.

Plagiothecium laetum Bruch et al. – Селиванова-Городкова, 1956а. Com. По всем районам. В лесах разных типов, особенно

в темнохвойно-широколиственных и темнохвойных лесах, в заболоченных лесах, на обочинах троп, скальных выходах. На гнилой древесине, изредка – на почве и камнях. Со спорогонами.

Plagiothecium latebricola Bruch et al. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 4, 10. На гнилой древесине в темнохвойных лесах.

Plagiothecium nemorale (Mitt.) A. Jaeger – Баишева, Игнатова, 2009. Уп. 10. На валеже в папоротниковом ольховом уремнике. Мелеузовский район, Национальный парк «Башкирия», Бельское лесничество, кв. 4, долина ручья Улуй. 53°08'50" с. ш., 56°41'00" в. д., 301 м над ур.м., №06-227, 28.07.2005, Мартыненко В.Б.

Сем. PSEUDOLESKEACEAE Schimp.

Lescuraea incurvata (Hedw.) E. Lawton – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 9. На горных лугах, на обочине тропы в темнохвойном лесу. На почве.

Lescuraea saxicola (Bruch et al.) Molendo – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 9, 11, 12. На скальных выходах в остепненном сосняке, в злаково-разнотравном сосново-березовом лесу, пихтово-березовых и пихтово-еловых горных лесах, на горцовых лугах, в горных тундрах, по берегам ручьев. На камнях.

Сем. PSEUDOLESKEELLACEAE Ignatov & Ignatova

Pseudoleskeella nervosa (Brid.) Nyholm – Podpěra, 1921. Com. 2–6, 8–13. В широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, в пойменных уремниках и остепненных сосняках на крутых склонах, на скальных выходах. На коре деревьев лиственных пород, гнилой древесине и камнях. Со спорогонами.

Pseudoleskeella tectorum (Funck ex Brid.) Kindb. ex Broth. – Podpěra, 1921. Fq. 2, 3, 8–12. На скальных выходах в сосновых, сосново-широколиственных, дубовых, темнохвойно-широколиственных лесах, на осыпях по берегам рек. На известняке.

Pseudoleskeella catenulata (Brid. ex Schrad.) Kindb. – Podpěra, 1921. Com. 1, 2, 4, 6, 8, 10, 11, 12. На скалах в сосняках и на остепненных лугах, в широколиственных лесах, на осыпях. На известняке и известьсодержащей почве.

Pseudoleskeella papillosa (Lindb.) Kindb. – Игнатов, Игнатова, 2003. Уп. 12. На скальных выходах в березовом колочном лесу на склоне горы. Учалинский район. 2 км на север от д. Каипкулово.

Гора Туйтюбе. 54°07'56" с.ш., 59°00'48" в.д., 497 м над ур. м., № 13-2-34, 16.07.2013, Баишева Э.З.

Сем. **PTERIGYNANDRACEAE** Schimp.

Pterigynandrum filiforme Hedw. – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 8, 9, 11, 12. На скальных выходах в сосново-березовом лесу, в горной тундре. На камнях.

Сем. **PYLAISIACEAE** Schimp.

Breidleria pratensis (W.D.J. Koch ex Spruce) Loeske – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 4, 12. На почве в пойменных ольхово-ивовых зарослях, на осоковом болоте, в осоковых березняках.

Callicladium haldanianum (Grev.) H.A. Crum – Селиванова-Городкова, 1956а. Com. По всей территории. В вейниково-широкотравных сосново-березовых и березово-дубовых лесах, в темнохвойно-широколиственных лесах, в заболоченных и осочково-злаковых березняках и ольхово-темнохвойных лесах, в сосновых посадках, березняках, реже – в зеленомошных темнохвойных и светлохвойных лесах. На основаниях стволов берез и гнилой древесине. Со спорогонами.

Calliargonella cuspidata (Hedw.) Loeske – Шелль, 1883. Com. 2, 4, 6, 8, 10–12, 14. На влажных лугах, болотах, по берегам рек, озер, на осыпях по берегам рек. На почве.

Calliargonella lindbergii (Mitt.) Hedenaes – Podpěra, 1921. Com. 1–3, 8–13. По берегам рек, ручьев, на влажных лугах, в пойменных уремниках, на отмелях, в приручьевых темнохвойных и смешанных лесах. На почве, гнилой древесине, камнях.

Homomallium incurvatum (Schrad. ex Brid.) Loeske – Podpěra, 1921. Fq. 3, 6, 8–12. На скальных выходах в широколиственных, еловых и сосновых лесах, на горных лугах. На известняке. Со спорогонами.

Pseudohygrohypnum subeugyrium (Renauld & Cardot) Ignatov & Ignatova – Игнатов, Игнатова, 2003. Rag. 9. На камнях в русле горных ручьев.

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. – Федченко, Федченко, 1894. Com. 3, 4, 6, 8–13. На почве и валеже в лесах разных типов, за исключением пойменных уремников и остепненных сосняков, на почве и камнях в горных тундрах, в елово-березовых редколесьях. Изредка со спорогонами.

Pylaisia polyantha (Hedw.) Bruch et al. – Шелль, 1883. Com. По всей территории. В лесах разных типов. На стволах лиственных деревьев, изредка – на камнях. Со спорогонами.

Pylaisia selwynii – Игнатова, Игнатов, 1993. Sp. 8, 10. В осинниках и других лесах с участием осины. На стволах *Populus tremula*. Со спорогонами.

Stereodon pallescens (Hedw.) Mitt. – Podpěra, 1921. Com. По всей территории. На гнилой древесине и основаниях стволов деревьев лиственных пород в лесах всех типов, особенно в темнохвойно-широколиственных и сосново-березовых лесах, в еловых редколесьях, реже – в мохово-кустарничковых тундрах

Stereodon vaucheri (Lesq.) Lindb. ex Broth. – Селиванова-Городкова, 1956а. Sp. 2, 6, 10. На скалах, камнях в каменистых степях, сосняках, на альпийских лугах и осыпях по берегам рек. На известняке и известьсодержащей почве.

Сем. **PYLAISIADELPHACEAE** Goffinet & W.R. Buck

Platygyrium repens (Brid.) Bruch et al. – Podpěra, 1921. Com. По всей территории. В неморально-отравных широколиственных и темнохвойно-широколиственных лесах, пойменных ольхово-черемуховых уремниках, в мохово-лишайниковых сосняках, в лиственничниках, на скальных выходах, в лесопарках. На стволах деревьев широколиственных пород, реже – на гнилой древесине и камнях. Со спорогонами и выводковыми веточками.

Сем. **RHYTIDIACEAE** Broth.

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. – Шелль, 1883. Com. 4, 8–12. В каменистых степях и на остепненных лугах, в горных тундрах, березово-еловых редколесьях близ верхней границы леса, в остепненных сосняках на южных склонах гор, на осыпях по берегам рек, на скалах. На почве и камнях.

Сем. **SCORPIDIACEAE** Ignatov & Ignatova

Hypoglypnella ochracea (Turner ex Wilson) Ignatov & Ignatova – Селиванова-Городкова, 1956а. Fq. 5, 8–12. В руслах горных рек и ручьев. На известняках и кварцитах.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske – Тюлина, 1931. Com. По всей территории. На стволах деревьев, гнилой древесине и камнях

в лесах всех типов, в елово-березовых редколесьях, на валунах в лесах, на курумах, на камнях по берегам горных ручьев, изредка – в горных тундрах. Со спорогонами.

Сем. **THUIDIACEAE** Schimp.

Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch. – Федченко, Федченко, 1894. В степях и на остепненных лугах, на скальных выходах, осыпях, в разреженных сосняках, дубняках, березняках на склонах гор, в мохово-кустарничковых горных тундрах, на горных лугах, реже – в темнохвойных лесах. На почве и камнях.

Haplocladium microphyllum (Hedw.) Broth. – Селиванова-Городкова, 1956a. Sp. 4, 6, 8, 11. В старых широколиственных лесах, в пойменных липово-вязовых, ольхово-черемуховых лесах. На стволах широколиственных деревьев, гнилой древесине.

Helodium blandowii (F. Weber & D. Mohr) Warnst. – Podpěra, 1921. Sp. 1, 4, 9, 11, 12. На болотах, в заболоченных редколесьях, на сплавинах, на карстовых болотах.

Pelekium minutulum – Podpěra, 1921. Rar. 4, 11. В старых широколиственных лесах. На стволах деревьев и известняке.

Thuidium assimile (Mitt.) A. Jaeger. – Селиванова-Городкова, 1956a. Com. 3, 8–12. В темнохвойных, темнохвойно-березовых и темнохвойно-широколиственных лесах, в зеленомошных сосняках, пойменных ольхово-черемуховых уремниках, на осыпях по берегам рек, по берегам ручьев. На почве и основаниях стволов.

Thuidium delicatulum (Hedw.) Bruch et al. – Podpěra, 1921. Sp. 1, 2, 9, 10. На горных лугах, в сырых сосново-липовых, еловых, елово-осиновых лесах, в сосняке злаково-разнотравном. На гнилой древесине, почве, основаниях стволов.

Thuidium recognitum – Podpěra, 1921. Sp. 3, 11, 12. В елово-березовых лесах, ельнике-зеленомошнике, в зеленомошно-разнотравных сосняках. На гнилой древесине, почве, камнях.

6.3. Анализ бриофлоры лесных экосистем РБ

В лесах республики выявлено 289 видов листостебельных мхов, относящихся к 124 родам и 44 семействам, и 60 печеночников, относящихся к 34 родам и 24 семействам.

Ведущие семейства флоры листостебельных мхов: *Brachytheciaceae* (26 видов), *Dicranaceae* (23), *Grimmiaceae* (20), *Amblystegiaceae* (20), *Sphagnaceae* (18), *Bryaceae* (16), *Mniaceae* (16), *Pottiaceae* (14), *Polytrichaceae* (11), *Pylaisiaceae* (11), ведущие роды: *Sphagnum* (18 видов), *Dicranum* (18), *Bryum* (14), *Brachythecium* (11), *Pohlia* (10), *Schistidium* (10), *Orthotrichum* (8), *Grimmia* (7), *Plagiomnium* (7), *Fissidens* (7), *Sciuro-hypnum* (5).

Ведущие семейства флоры печеночников: *Scapaniaceae s.l.* (17 видов), *Lophocoleaceae* (6), *Cephaloziaceae* (4), *Cephaloziellaceae* (4), ведущие роды: *Chiloscyphus* (6), *Cephalozia* (4), *Cephaloziella* (4), *Scapania* (4).

Перечень семейств и родов мхов и печеночников представлен в табл. 11.

Присутствие в спектре ведущих семейств *Brachytheciaceae*, *Dicranaceae*, *Sphagnaceae*, *Amblystegiaceae*, *Bryaceae*, *Polytrichaceae* подчеркивает бореальный характер выявленной флоры. Высокая позиция семейства *Grimmiaceae* (3-е место во флоре) отражает наличие скальных выходов и горный характер бриофлоры лесов РБ. Удельный вес семейства *Pottiaceae*, считающегося аридным, связан с широкой представленностью в районе исследования сообществ остепненных ксеромезофитных лесов. Во флоре мохообразных Сибири значительное участие видов этого семейства объясняется широким развитием степных и лесостепных ландшафтов [Бардунов, 1992].

Включение в 10 ведущих семейств более половины видового состава каждой флоры (в высоких широтах значительно больше, в тропиках чуть меньше) является общей закономерностью [Шмидт, 1984], характерной и для бриофлор разных регионов [Зеров, Партыка, 1975; Железнова, 1994; Кузьмина, 2003; Дулин, 2007 и др.]. Так, например, 10 ведущих семейств объединяют 72% флоры листостебельных мхов Чукотки [Афониная, 2000], 68% флоры листостебельных мхов Ленинградской области [Курбатова, 2002], 72% флоры листостебельных мхов Северо-Восточного Прибайкалья [Тубанова, 2002], 70–72% флоры листостебельных мхов разных регионов Урала [Дьяченко, 2000] и др. Эта закономерность справедлива и для бриофлоры лесов Башкортостана. На долю 10 ведущих семейств приходится 75% гепатикофлоры и 61% флоры листостебельных мхов. Доля семейств, представленных в выявленной бриофлоре одним видом, составляет 29% от общего количества семейств для мхов и 54% для печеночников.

**Систематический состав бриофлоры лесов
Республики Башкортостан**

Семейство	Число		Род (число видов)
	родов	видов	
1	2	3	4
Листостебельные мхи			
<i>Sphagnaceae</i>	1	18	<i>Sphagnum</i> (18)
<i>Andreaeaceae</i>	1	1	<i>Andreaea</i> (1)
<i>Polytrichaceae</i>	4	11	<i>Atrichum</i> (2); <i>Pogonatum</i> (1); <i>Polytrichastrum</i> (4); <i>Polytrichum</i> (4)
<i>Tetraphidaceae</i>	1	1	<i>Tetraphis</i> (1)
<i>Timmiaeceae</i>	1	3	<i>Timmia</i> (3)
<i>Funariaceae</i>	1	1	<i>Funaria</i> (1)
<i>Encalyptaceae</i>	1	1	<i>Encalypta</i> (1)
<i>Grimmiaceae</i>	4	20	<i>Bucklandiella</i> (1), <i>Codiophorus</i> (2), <i>Grimmia</i> (7), <i>Schistidium</i> (10)
<i>Fissidentaceae</i>	1	7	<i>Fissidens</i> (7)
<i>Dicranaceae</i>	3	23	<i>Dicranella</i> (4), <i>Dicranum</i> (18), <i>Paraleucobryum</i> (1)
<i>Rhabdoweisiaceae</i>	7	9	<i>Amphidium</i> (2), <i>Cnestrum</i> (1), <i>Cynodontium</i> (1), <i>Dichodontium</i> (1), <i>Hymenoloma</i> (1), <i>Oncophorus</i> (2), <i>Rhabdoweisia</i> (1)
<i>Bruchiaceae</i>	1	1	<i>Trematodon</i> (1)
<i>Ditrichaceae</i>	4	4	<i>Ceratodon</i> (1), <i>Distichium</i> (1), <i>Ditrichum</i> (1), <i>Saelania</i> (1)
<i>Pottiaceae</i>	9	14	<i>Barbula</i> (2), <i>Bryoerythrophyllum</i> (1), <i>Didymodon</i> (2), <i>Gymnostomum</i> (1), <i>Oxystegus</i> (1), <i>Syntrichia</i> (1), <i>Tortella</i> (2), <i>Tortula</i> (3), <i>Weissia</i> (1)
<i>Splachnaceae</i>	2	3	<i>Tayloria</i> (2), <i>Tetraplodon</i> (1)
<i>Meesiaceae</i>	1	1	<i>Leptobryum</i> (1)
<i>Orthotrichaceae</i>	1	8	<i>Orthotrichum</i> (8)
<i>Hedwigiaceae</i>	1	1	<i>Hedwigia</i> (1)
<i>Bryaceae</i>	2	16	<i>Bryum</i> (14), <i>Rhodobryum</i> (2)
<i>Mielichhoferiaceae</i>	1	10	<i>Pohlia</i> (10)
<i>Mniaceae</i>	4	16	<i>Mnium</i> (5), <i>Plagiomnium</i> (7), <i>Pseudobryum</i> (1), <i>Rhizomnium</i> (3)
<i>Aulacomniaceae</i>	1	1	<i>Aulacomnium</i> (1)
<i>Bartramiaceae</i>	3	4	<i>Bartramia</i> (1), <i>Philonotis</i> (2), <i>Plagiopus</i> (1)

1	2	3	4
<i>Amblystegiaceae</i>	14	20	<i>Amblystegium</i> (1), <i>Campyliadelphus</i> (1), <i>Campylidium</i> (2), <i>Campylium</i> (1), <i>Cratoneuron</i> (1), <i>Drepanium</i> (1), <i>Drepanocladus</i> (1), <i>Hygroamblystegium</i> (4), <i>Hygrohypnum</i> (1), <i>Leptodictyum</i> (1), <i>Myrinia</i> (1), <i>Ochyraea</i> (1), <i>Palustriella</i> (2), <i>Serpoleskea</i> (2)
<i>Anomodontaceae</i>	1	4	<i>Anomodon</i> (4)
<i>Brachytheciaceae</i>	10	26	<i>Brachytheciastrum</i> (1), <i>Brachythecium</i> (11), <i>Bryhnia</i> (1), <i>Cirriphyllum</i> (1), <i>Eurhynchiastrum</i> (1), <i>Eurhynchium</i> (1), <i>Homalothecium</i> (1), <i>Oxyrrhynchium</i> (1), <i>Rhynchostegium</i> (3), <i>Sciuro-hypnum</i> (5)
<i>Calliergonaceae</i>	4	5	<i>Calliergon</i> (2), <i>Conardia</i> (1), <i>Straminergon</i> (1), <i>Warnstorfia</i> (1)
<i>Climaciaceae</i>	1	1	<i>Climacium</i> (1)
<i>Entodontaceae</i>	1	2	<i>Entodon</i> (2)
<i>Fontinalaceae</i>	2	4	<i>Dichelyma</i> (1), <i>Fontinalis</i> (3)
<i>Hylocomiaceae</i>	4	6	<i>Hylocomiastrum</i> (2), <i>Hylocomium</i> (1), <i>Rhytidiadelphus</i> (2), <i>Pleurozium</i> (1)
<i>Hypnaceae</i>	2	2	<i>Hypnum</i> (1), <i>Taxiphyllum</i> (1)
<i>Leskeaceae</i>	2	2	<i>Iwatsukiella</i> (1), <i>Leskea</i> (1)
<i>Leucodontaceae</i>	1	1	<i>Leucodon</i> (1)
<i>Neckeraceae</i>	2	4	<i>Homalia</i> (1), <i>Neckera</i> (3)
<i>Plagiotheciaceae</i>	5	9	<i>Herzogiella</i> (1), <i>Isopterygiopsis</i> (1), <i>Myurella</i> (1), <i>Orthothecium</i> (1), <i>Plagiothecium</i> (5)
<i>Pseudoleskeaceae</i>	1	2	<i>Lescuraea</i> (2)
<i>Pseudoleskeellaceae</i>	1	4	<i>Pseudoleskeella</i> (4)
<i>Pterigynandraceae</i>	1	1	<i>Pterigynandrum</i> (1)
<i>Pylaisiaceae</i>	8	11	<i>Breidleria</i> (1), <i>Callicladium</i> (1), <i>Calliergonella</i> (2), <i>Homomallium</i> (1), <i>Pseudohygrohypnum</i> (1), <i>Ptilium</i> (1), <i>Pylaisia</i> (2), <i>Stereodon</i> (2)
<i>Pylaisiadelphaceae</i>	1	1	<i>Platygyrium</i> (1)
<i>Rhytidiaceae</i>	1	1	<i>Rhytidium</i> (1)
<i>Scorpidiaceae</i>	2	2	<i>Hygrohypnella</i> (1), <i>Sanionia</i> (1)
<i>Thuidiaceae</i>	5	7	<i>Abietinella</i> (1), <i>Haplocladium</i> (1), <i>Helodium</i> (1), <i>Pelekium</i> (1), <i>Thuidium</i> (3)
ИТОГО	124	289	

1	2	3	4
Печеночники			
<i>Marchantiaceae</i>	2	2	<i>Marchantia</i> (1), <i>Preissia</i> (1)
<i>Conocephalaceae</i>	1	1	<i>Conocephalum</i> (1)
<i>Ricciaceae</i>	1	1	<i>Riccia</i> (1)
<i>Pelliaceae</i>	1	3	<i>Pellia</i> (3)
<i>Metzgeriaceae</i>	1	1	<i>Metzgeria</i> (1)
<i>Aneuraceae</i>	1	1	<i>Riccardia</i> (1)
<i>Porellaceae</i>	1	1	<i>Porella</i> (1)
<i>Radulaceae</i>	1	1	<i>Radula</i> (1)
<i>Frullaniaceae</i>	1	2	<i>Frullania</i> (2)
<i>Lejeuneaceae</i>	1	1	<i>Lejeunea</i> (1)
<i>Ptilidiaceae</i>	1	2	<i>Ptilidium</i> (2)
<i>Pseudolepicoleaceae</i>	1	1	<i>Blepharostoma</i> (1)
<i>Lepidoziaceae</i>	2	2	<i>Bazzania</i> (1), <i>Lepidozia</i> (1)
<i>Lophocoleaceae</i>	1	6	<i>Chiloscyphus</i> (6)
<i>Plagiochilaceae</i>	1	1	<i>Plagiochila</i> (1)
<i>Jamesoniellaceae</i>	1	1	<i>Jamesoniella</i> (1)
<i>Cephaloziaceae</i>	1	4	<i>Cephalozia</i> (4)
<i>Odontoschismataceae</i>	1	1	<i>Odontoschisma</i> (1)
<i>Cephaloziellaceae</i>	1	4	<i>Cephaloziella</i> (4)
<i>Scapaniaceae s.l.</i>	8	17	<i>Barbilophozia</i> (3), <i>Lophozioopsis</i> (2), <i>Lophozia</i> (1), <i>Schistochilopsis</i> (1), <i>Orthocaulis</i> (2), <i>Scapania</i> (4), <i>Sphenolobus</i> (1), <i>Tritomaria</i> (3)
<i>Calypogeiaceae</i>	1	3	<i>Calypogeia</i> (3)
<i>Jungermanniaceae</i>	1	2	<i>Jungermannia</i> (2)
<i>Solenostomataceae</i>	1	1	<i>Plectocolea</i> (1)
<i>Geocalycaceae</i>	1	1	<i>Harpanthus</i> (1)
ИТОГО	33	60	

В целом таксономический анализ показал, что бриофлора лесов Башкортостана сходна с типичными бриофлорами бореальных областей, но имеет свою специфику: блок неморальных видов (представителей родов *Anomodon*, *Leucodon*, семейств *Ricciaceae*, *Lejeuneaceae*, *Metzgeriaceae*, *Porellaceae* и др.), выраженный горный характер и наличие видов, характерных для лесостепных ландшафтов.

Географический анализ флоры мохообразных – одна из наиболее дискуссионных тем современной бриологии. Представители

этой обособленной группы высших растений в течение длительного геологического времени достигли широкого распространения. Они возникли около 400–470 млн лет назад [Абрамов, Абрамова, 1978; Бардунов, 1984; Потемкин, 2007; Sanderson, 2003] или, возможно, значительно раньше [Heckman et al., 2001; Bryophyte biology, 2009], еще до того, как материки разошлись и приняли современные очертания. Поэтому многие виды мохообразных по сравнению с покрытосеменными имеют более обширные, часто высоко дизъюнктивные ареалы и встречаются в различных природно-климатических зонах обоих полушарий [Абрамов, 1969; Ignatov, 1993; Игнатов, 1996; Дьяченко, 1999 и др.].

Ботанико-географический анализ флоры может проводиться в двух основных аспектах: географическом и генетическом [Толмачев, 1974]. Собственно географический анализ флоры строится на изучении современного распространения видов, т.е. виды, обладающие сходным типом ареала, объединяются в тот или иной географический элемент флоры. Предметом генетического анализа является выяснение того, откуда происходит данный вид, и как он попал в состав изучаемой флоры [Шмидт, 1984].

Для работ отечественных бриологов в основном характерен зонально-генетический подход, начало которому было положено в работах А.С. Лазаренко [1944, 1956], Р.Н. Шлякова [1961; 1976], Л.В. Бардунова [1992] и др., при котором особое внимание уделяется анализу приуроченности видов к определенной природной зоне. В работах зарубежных бриологов преимущественно анализируются конфигурации современных ареалов видов [Hill et al., 1991, 1992, 1994; Dierßen, 2001 и др.].

Оба подхода имеют свои преимущества и недостатки. С одной стороны, как уже отмечалось многими исследователями [Криштофович, 1941; Толмачев, 1962; Абрамов, 1969], современное распространение видов, особенно длительно существующих, не позволяет достоверно судить об их географическом происхождении. В ходе истории существования видов, условия их обитания могли очень сильно меняться, поэтому современные убежища видов могут представлять лишь небольшие фрагменты некогда обширных ареалов и находиться на большом удалении от центров их происхождения.

В то же время многие бриофиты заселяют специфические микрореместообитания (скальные выходы, почвенные обнажения, бере-

га и русла ручьев, гнилую древесину и др.), которые характеризуются сходным микроклиматом, сохраняющимся в разных природных зонах [Абрамов, 1969]. Кроме того, некоторые виды мохообразных могут быть приурочены к разным зонам в разных районах мира [Ignatov, 1993]. Некоторые отечественные бриологи часто совмещают ареалогический и зонально-генетический подходы, рассматривая типы ареалов в качестве субэлементов (долготных секторов) зонально-генетических элементов [Шляков, 1961; Игнатов, 1996; Иванова, 1998; Константинова, 2000; Федосов, 2008; Курбатова, 2002; Софронова, 2003; Бакалин, 2008 и др.].

Отнесение видов мохообразных к тому или иному флорогенетическому зональному элементу вызывает значительные затруднения и, по-видимому, не является достаточно строгим для использования его в качестве количественного метода [Ignatov, 1993]. В связи с этим в данной работе учитывается только современное распространение видов в пределах разных природных зон и горных поясов растительности [Dießen, 2001; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004 и др.]. Таким образом, под географическими элементами флоры понимаются элементы только ареалогического (географического), а не зонально-генетического анализа.

Автором рассматривались элементы флоры, предложенные в работах А.С. Лазаренко [1956], Н.А. Константиновой [2000], М.С. Игнатова [1996], М. Хилла и К. Престона [Hill, Preston, 1998]: плюризональный, арктомонтанный, арктобореальномонтанный, бореальный, бореально-неморальный, неморальный, аридный. Кроме того, была выделена группа видов с неясным распространением.

В пределах выделенных голарктических элементов были определены следующие типы ареалов: плюрирегиональный, циркумполярный, омнициркумполярный, европейский, евразийский, европейско-американский, амфиокеанический. Отдельно была выделена группа видов с дизъюнкцией другого типа (в определении типа ареала которых возникли затруднения). Результаты географического анализа бриофлоры представлены в табл. 12.

К плюризональному элементу отнесены виды, хорошо представленные и распространенные в разных растительных зонах. Среди них много видов нарушенных местообитаний (*Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Pohlia nutans*, *Barbula unguiculata*,

**Распределение видов бриофлоры лесов РБ по географическим
элементам и типам ареалов**

Географические элементы	Типы ареалов								
	Ц	О	П	Еа	Е	Е-А	А	Н	
Листостебельные мхи									
Плюризональный	14	19	53	3	4	–	–	1	94
Арктомонтанный	3	2	–	–	–	–	–	1	6
Арктобореально- монтанный	63	25	18	5	1	–	–	3	115
Бореальный	12	1	2	–	1	–	1	–	17
Бореально- неморальный	20	8	1	7	–	1	–	–	37
Неморальный	4	4	2	–	–	1	–	–	11
Аридный	–	–	1	–	–	–	–	–	1
Неясное распространение	3	–	–	1	1	–	–	3	8
ВСЕГО	119	59	77	16	7	2	1	8	289
Печеночники									
Плюризональный	–	–	2	–	–	–	–	–	2
Арктомонтанный	3	–	–	–	–	–	–	–	3
Арктобореально- монтанный	21	2	–	–	–	–	1	–	24
Бореальный	23	1	–	–	–	–	–	–	24
Неморальный	6	–	–	1	–	–	–	–	7
ВСЕГО	53	3	2	1	–	–	1	–	60

Типы ареалов: Ц – циркумполярный, О – омнициркумполярный, П – плюрирегиональный, Еа – евразийский, Е – европейский, Е-А – европейско-американский, Амф – амфиокеанический, Н – с дизъюнкцией другого типа.

некоторые представители рода *Bryum*, *Marchantia polymorpha*), азональных прибрежно-водных и водно-болотных сообществ (*Brachythecium rivulare*, *B. mildeanum*, *Cratoneuron filicinum*, *Drepanocladus aduncus*, *Calliergonella lindbergii*). Более 50% этих видов являются плюрирегиональными, так как распространены на разных континентах обоих полушарий.

К арктомонтанному элементу отнесены виды, распространенные преимущественно в Арктике и Субарктике, а также в горных областях более южных широт: в альпийском (гольцовом), субальпийском

(подгольцовом) поясах, редко – в лесном поясе [Шляков, 1961; Константинова, 2000]. К этому элементу отнесены *Andreaea rupestris*, *Dicranum spadiceum*, *Grimmia incurva*, *Plectocolea obovata* и др. виды, характерные для скальных выходов, горных тундр и высокогорных ручьев.

К арктобореально-монтажному элементу, согласно Н.А. Константиновой [2000], отнесены виды, встречающиеся от северных частей тундровой и до южных окраин таежной зон, а также в гольцовом и подгольцовом поясах гор. В отличие от арктомонтажных видов в горах они могут встречаться по всему профилю, а также встречаться на предгорных равнинах (часто на азональных местообитаниях, например, выходах камней). К этому элементу отнесены *Polytrichastrum alpinum*, *P. formosum*, *P. commune*, *Pseudeskeella catenulata*, *Pleurozium schreberi*, *Sciuro-hypnum plumosum*, *S. populeum*, *Sphagnum capillifolium*, *Barbilophozia barbata*, *B. lycopodioides* и др. виды. По численности это преобладающий элемент в бриофлоре лесов республики. Более 70% видов этого элемента имеют циркумполярный и омнициркумполярный типы ареала.

К бореальному элементу отнесены виды, характерные для темнохвойных и смешанных лесов, в том числе заболоченных: *Dicranum fragilifolium*, *D. polysetum*, *Polytrichastrum longisetum*, *Sphagnum wulfianum*, *Tetraphis pellucida*, *Lepidozia reptans*, *Scapania mucronata*, *Ptilidium pulcherrimum* и др. виды, которые часто являются спутниками ели, а также приурочены к гнилой древесине, разрушающейся в затененных местообитаниях в условиях благоприятного режима увлажнения. Среди бореальных видов преобладают таксоны с циркумполярным типом ареала (более 70% мхов и 90% печеночников).

Бореально-неморальный элемент был предложен в работах М. Хилла и К. Престона [Hill, Preston, 1998] и в целом совпадает с гемибореальным элементом, рассматриваемым в работе М.С. Игнатова [1996]. К этому элементу отнесены *Atrichum flavisetum*, *Bryum laevifilum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Dicranum montanum*, *Herzogiella seligerii*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Stereodon pallescens* и другие виды, характерные для широколиственно-хвойных лесов. Более 50% мхов, отнесенных к бореально-неморальному элементу, являются циркумполярными.

Следует отметить, что решение об отнесении многих видов либо к бореальному, либо к бореально-неморальному элементу вызывает значительные затруднения. Это особенно очевидно проявляется в условиях горных лесов Южного Урала, характеризующихся сложными древостоями и разнообразными лесорастительными условиями. В литературе неоднократно отмечалось, что бореальная зона сформировалась относительно недавно, а предшественником тайги были хвойно-широколиственные леса [Толмачев, 1954; Восточноевропейские..., 2004а; Бардунов, Васильев, 2005]. Поэтому специфику бореальной бриофлоры определяет не столько присутствие видов, характерных для таежной зоны, сколько отсутствие в зональных таежных типах леса большой группы видов, широко распространенных южнее [Игнатов, 1996].

Неморальный элемент объединяет виды, имеющие массовое распространение в сообществах широколиственных лесов. К этому элементу отнесены *Anomodon attenuatus*, *Dicranum viride*, *Brachythecium rutabulum*, *Orhotrichum speciosum*, *Fissidens taxifolius*, *Haplocladium microphyllum*, *Lejeunea cavifolia*, *Metzgeria furcata* и др. виды, в районе исследования имеющие свой экологический оптимум в широколиственных лесах.

К аридному элементу отнесены виды, распространение которых связано главным образом с аридным климатом Голарктики. В умеренной зоне к этому элементу относят виды, характерные для степей и ксеротермных сообществ скальных выходов на открытых, крутых, сильно прогреваемых склонах [Ignatov, 1993; Афонина, 2000]. К этому элементу отнесен 1 вид – *Grimmia laevigata*.

К группе видов с неясным распространением отнесены *Dicranum septentrionale*, *D. schljakovii*, *Brachythecium glareosum*, *Fissidens gracilifolius* и др. виды.

Анализ географических элементов бриофлоры лесов РБ показал, что для флор мхов и печеночников характерно высокое участие арктобореально-монтажных видов – около 40%. Основные различия состоят в том, что среди печеночников повышена роль бореальных видов (40%), а среди мхов – плюризональных видов (33%). Участие во флоре видов неморального элемента не слишком высоко – 4% среди мхов и 12% среди печеночников. Виды арктомонтажного и аридного элементов в бриофлоре лесов РБ представлены незначительно.

Анализ долготного распространения видов выявил высокую долю участия циркумполярных и омнициркумполярных видов (61% среди мхов и 93% среди печеночников). Доля плюрирегиональных видов существенна только у мхов – 26%. Европейский и евразийский типы ареала имеют 7% мхов и 2% печеночников.

В целом бриофлора лесов Башкортостана имеет комплексный характер. Значительное участие в ней принимают холодостойкие виды, распространенные преимущественно в бореальной зоне и заходящие в Арктику. Среди мхов значительна роль плюризональных видов, встречающихся в разных зонах обоих полушарий, среди печеночников – бореальных видов, характерных для таежной зоны. Участие более теплолюбивых неморальных и бореально-неморальных видов составляет 12–17%. Среди долготных элементов флоры у печеночников преобладают виды с циркумполярным и омнициркумполярным распространением. У мхов на эти типы ареалов приходится более 60% видов, но также существенна роль плюрирегиональных видов (26%).

Глава 7. ОХРАНА РАЗНООБРАЗИЯ МОХООБРАЗНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ РБ

Биоразнообразие лесных экосистем крайне уязвимо вследствие интенсивного вовлечения лесов в хозяйственную деятельность, загрязнения окружающей среды, рекреационной нагрузки и прочих изменений растительного покрова, вызванных деятельностью человека. В связи с этим особую актуальность приобретают исследования, направленные на выявление лесных сообществ, представляющих высокую природоохранную ценность.

В настоящее время для Башкортостана известно 378 видов листостебельных мхов и 94 печеночника [Игнатов и др., 2006; Баишева, Потемкин, 1998; Potemkin, Kalinauskaite, 2008; Баишева, Широких, 2008; Баишева, Игнатова, 2009; Потемкин, Баишева, 2009; Баишева и др., 2010, 2015; Баишева, Игнатова, 2013]. На пробных площадях условно-коренных лесов, охарактеризованных в главе 3, выявлено 47% флоры мхов и 34% гепатикофлоры РБ, а во всех лесах республики – 289 видов листостебельных мхов (76% флоры мхов РБ) и 60 печеночников (64% гепатикофлоры РБ). Таким образом, сохранение лесной растительности имеет важное значение для охраны всей бриофлоры Южно-Уральского региона.

Древность мохообразных, высокая доля видов с рассеянным распространением и дизъюнктивными ареалами, наряду со слабой изученностью во многих регионах, являются причиной того, что доля видов, считающихся редкими в региональных бриофлорах, достаточно высока. Например, в составе бриофлоры Карелии насчитывается 24% редких таксонов [Максимов, 2000], Чукотки – 33% [Афонина, 2000], Республики Коми – 30% [Красная книга Республики Коми..., 1998], Камчатки – 40% [Чернядьева, 2012].

Бриофлора лесов Башкортостана не является исключением. В конспекте флоры мохообразных лесов РБ, представленном в главе 6, приблизительно 23% видов известны из 1–3 местонахождений (*Riccia rhenana*, *Cephalozia connivens*, *Codriophorus acicularis*, *C. aquaticus*, *Odontoschisma denudatum*, *Cephaloziella elachista*, *Tritomaria exsecta*, *Fissidens exiguus*, *Fissidens gracilifolius*,

Schistidium platyphyllum, *S. scandicum*, *Tetraplodon angustatus*, *Pohlia andalusica*, *P. bulbifera*, *P. drummondii*, *Philonotis seriata*, *Rhynchostegium rotundifolium*, *Myrinia pulvinata*, *Jungermannia pumila*, *Timmia austriaca*, *Rhizomnium magnifolium*, *Brachythecium laetum* и др.). Многие из этих видов не ограничены в своем распространении только лесами, а малое количество их местонахождений на территории республики чаще всего является следствием слабой изученности. В связи с этим встает вопрос о критериях отбора видов-индикаторов, которые нужно учитывать при выявлении лесных участков, ценных для охраны разнообразия мохообразных. Очевидно, что формальный подход, основанный только на учете редко встречаемых таксонов, в данном случае не подходит.

Существует множество категорий лесных участков, приоритетных для охраны биоразнообразия: леса высокой природоохранной ценности, малонарушенные лесные территории, старовозрастные леса и др. Термин «биологически ценные леса» был предложен для обозначения лесных участков со значительной концентрацией находящихся под угрозой элементов биологического разнообразия. Это сообщества со свойствами и элементами, которые не воспроизводятся или значительно изменяются при вырубке леса и восстановительных сукцессиях (места обитания видов, не способных выжить после лесозаготовок; старовозрастные и девственные леса; зрелые леса, относящиеся к редким в регионе типам или включающие редкие для региона мезоместообитания – водопады, скальные выходы и др.). Условием сохранения таких участков является отказ от лесохозяйственной деятельности, кроме тех случаев, когда это необходимо для поддержания экологического режима некоторых специфических местообитаний [Ярошенко и др., 2001; Дженнингс и др., 2005; Выявление и обследование..., 2009 а; Баишева и др., 2014а].

В отношении мохообразных, распространение которых на ландшафтном уровне определяется наличием и качеством подходящих для них субстратов и местообитаний, выявление таких территорий, безусловно, имеет особое значение [Pharo, 2002]. В старых ненарушенных лесах часто находятся микро- и мезоместообитания, которые долгое время были доступны для непрерывной колонизации бриофитов, что особенно важно для выживания видов с низким репродуктивным усилием. При рассмотрении данной проблемы можно выделить два аспекта – выявление индикаторов старовозрастных

лесов и индикаторов девственных лесов. Зачастую эти два понятия смешиваются, что не вполне правомерно, учитывая различия в жизненных стратегиях мохообразных и длительность периода ненарушенного существования леса, которая принимается в расчет.

Старовозрастный лес – это лес, в котором присутствуют биологически старые, еще живые деревья и крупномерная мертвая древесина, образовавшаяся в результате гибели старых деревьев. Для того чтобы отнести лес к категории старовозрастного, необходимо, чтобы возраст древостоя был более 120–260 лет, в зависимости от доминирующей древесной породы и района произрастания [Выявление и обследование..., 2009 а]. В то же время для выживания реликтовых популяций мохообразных, имеющих дизъюнктивный ареал, низкое репродуктивное усилие и высокие требования к стабильности экологического режима местообитаний, необходимо, чтобы они существовали в так называемых девственных лесах (ancient forest, primeval forest). Речь идет о естественных лесах, не испытавших заметного антропогенного воздействия и изменяющихся на протяжении многих поколений лесообразующих древесных пород только вследствие природных процессов. В настоящее время эти леса сохранились лишь в виде небольших фрагментов в труднодоступных для человека местах, в окружении более или менее антропогенно трансформированной лесной растительности [Trass et al., 1999].

В лучшей степени разработаны вопросы, касающиеся мохообразных-биоиндикаторов старовозрастных лесов. Исследования показали, что существует положительная взаимосвязь между обилием видов, высоким богатством бриофлоры и крупными участками старовозрастных лесов, которые длительное время не страдали от таких крупномасштабных нарушений, как, например, пожары или рубки. Утрата старовозрастных лесов угрожает существованию ряда видов, что особенно актуально для сообществ мохообразных и лишайников, сменяющихся вдоль сукцессионного градиента. Чаще всего в качестве индикаторов старовозрастных лесов используют эпиксильные печеночники, распространение которых связано с наличием гнилой древесины различных степеней разрушения [Newmaster et al., 2003].

Учитывая древность и консерватизм мохообразных, а также высокую долю видов, имеющих ограниченные способности

к расселению, для охраны бриофитов исключительно важное значение приобретает выявление местообитаний, на которых нарушений экологического режима (особенно колебаний влажности и освещенности) не было в течение очень длительного времени. Такие участки называются зонами экологической непрерывности (ecological continuity) [Norden, Appelqvist, 2001], и именно в них возможно сохранение девственных лесов. Следует отметить, что некоторые условно-коренные типы лесной растительности, для которых характерны естественные нарушения, например, сосняки, в которых периодически возникают пожары, для выживания реликтовых видов мохообразных малопригодны.

Анализ жизненных стратегий бриофитов, считающихся индикаторами старовозрастных лесов [Выявление и обследование..., 2009 а], показал, что среди них представлены виды как с высокой, так и с низкой активностью размножения. Так, например, стратегию колонистов имеют *Homalia trichomanoides*, *Orthotrichum affine*, *Haplocladium microphyllum*, стратегию челноков – *Leucodon sciurooides*, *Frullania bolanderi*, *Lejeunea cavifolia*. Есть виды, которые по системе Дюринга [Düring, 1992] должны быть отнесены к стайерам в связи с редким или отсутствующим в регионе спороношением, но активно размножающиеся с помощью специализированных органов вегетативного размножения (*Dicranum viride*, *Barbilophozia attenuata* и др.). В основном перечисленные таксоны относятся к эпифитно-эпиксильному комплексу и, в принципе, способны расселяться из близлежащих участков леса, но для них нужны специфические субстраты – стволы старых широколиственных деревьев или сильно перегнившая древесина. Эти виды могут считаться индикаторами старовозрастных лесов, но не подходят для выявления зон экологической непрерывности местообитаний.

Виды со стратегией стайеров и отсутствием специальных органов вегетативного размножения в основном растут на почве или камнях. По всей видимости, именно они могут служить индикаторами как старовозрастных, так и девственных лесов. На Южном Урале к ним можно отнести *Eurhynchium angustirete*, *Dicranum drummondii*, *Entodon schleicheri*, *Plagiomnium confertidens*, *Pseudobryum cinclidioides* и др. В табл. 13 представлены виды, которые, по мнению авторов, в Башкортостане являются гемерофобными (чувствительными к различным видам антропогенного воздействия)

Гемерофобные виды мохообразных лесов Башкортостана

Название вида	Особенности размножения	Причина уязвимости
Индикаторы старовозрастных лесов с участием широколиственных пород		
<i>Neckera pennata</i>	1	2,4
<i>Homalia trichomanoides</i>	1	2,4
<i>Haplcladium microphyllum</i>	1	2,3
<i>Orthotrichum affine</i>	1	2
<i>Orthotrichum pallens</i>	2	2
<i>Dicranum viride</i>	3	1,2,4
<i>Leucodon sciuroides</i>	3	2,4
<i>Frullania bolanderi</i>	3	2
<i>Metzgeria furcata</i>	3	4
<i>Anomodon longifolius</i>	4	2,4
<i>Anomodon viticulosus</i>	4	2,4
<i>Anomodon attenuatus</i>	4	4
<i>Plagiothecium nemorale</i>	4	1
Индикаторы старовозрастных лесов с участием темнохвойных пород		
<i>Dicranum fragilifolium</i>	2	4
<i>Anastrophyllum minutum</i>	3	4
<i>Lophozia longidens</i>	3	3
<i>Lejeunea cavifolia</i>	3	1,3
<i>Calypogeia integristipula</i>	3	3,4
<i>Sphenobolus minutus</i>	3	4
<i>Jamesoniella autumnalis</i>	4	3,4
<i>Orthocaulis attenuatus</i>	3	3,4
<i>Lepidozia reptans</i>	4	3,4
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	3	3,4
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	4	4
<i>Polytrichastrum formosum</i>	4	4
<i>Polytrichastrum pallidisetum</i>	4	4
<i>Eurhynchium angustirete</i>	4	4
<i>Mnium spinosum</i>	4	4
<i>Polytrichastrum longisetum</i>	4	4

Название вида	Особенности размножения	Причина уязвимости
<i>Dicranum undulatum</i>	4	4
<i>Dicranum drummondii</i>	4	1
<i>Hylocomiastrum umbratum</i>	4	1
<i>Iwatsukiella leucotricha</i>	4	1
Редкие виды с дизъюнктивным ареалом		
<i>Rhynchostegium arcticum</i>	1	1,4
<i>Entodon schleicheri</i>	1	1,4
<i>Isopterygiopsis pulchella</i>	2	4
<i>Tortella fragilis</i>	3	1
<i>Taxyphyllum wissgrilli</i>	3	4
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	3	4
<i>Tritomaria exsectiformis</i>	3	4
<i>Brachythecium erythrorrhizon</i>	4	4
<i>Brachythecium geheebii</i>	4	1
<i>Campylidium calcareum</i>	4	1
<i>Anomodon rugelii</i>	4	1,4
<i>Homalothecium sericeum</i>	4	1
<i>Entodon concinnus</i>	4	1
<i>Orthothecium intricatum</i>	4	1
<i>Bryhnia scabrada</i>	4	1, 4
<i>Myurella sibirica</i>	4	1
<i>Neckera besseri</i>	4	1, 4
<i>Plagiomnium confertidens</i>	4	1
<i>Campylidium calcareum</i>	4	1,4

Особенности размножения: 1 – виды с частым спороношением и отсутствием специализированных органов вегетативного размножения; 2 – виды с частым спороношением и наличием органов вегетативного размножения; 3 – виды с редким (или отсутствующим в регионе) спороношением, но интенсивно размножающиеся вегетативно; 4 – виды с редким (или отсутствующим в регионе) спороношением и отсутствующими специализированными органами вегетативного размножения. Причина уязвимости: 1 – редкие виды, растущие на границе ареала (или с дизъюнктивным ареалом); 2 – виды, предпочитающие расти на старых широколиственных деревьях; 3 – виды, заселяющие сильно разрушенную древесину крупных упавших стволов деревьев, которые обычно отсутствуют в регулярно расчищаемых лесах; 4 – сциофитные и гигрофильные виды, исчезающие при рубке и расчистке леса.

и могут служить региональными индикаторами участков лесов с высокой природоохранной ценностью.

В освоении лесов Республики Башкортостан можно выделить два периода, когда заготовки древесины принимали катастрофический для лесных экосистем размах. Первый период связан с горно-заводским этапом хозяйственного освоения Южного Урала, начавшимся во второй половине 18 века и продолжавшимся более 100 лет. В этот период были вырублены обширные массивы горных хвойных и сосново-березовых лесов. Например, на современной территории Южно-Уральского государственного природного заповедника проводились масштабные рубки леса для обслуживания Инзерского и Лапыштинского чугунолитейных заводов, на которых выплавлялось более 1 млн пудов чугуна в год [Флора и растительность..., 2008]. В начале 20 века лесозаготовки составляли третью по значению отрасль экономики Башкирии, а в Уфу ежегодно прибывало сплавом в среднем 13,3 млн пудов леса [История Башкортостана..., 2007].

Второй период был связан с развитием лесной промышленности и организацией леспромхозов. Особенно интенсивные рубки проводились в годы Великой Отечественной войны и послевоенный период в связи с необходимостью восстановления народного хозяйства. В этот период вырубкам подвергались преимущественно хвойные леса горно-лесной зоны, Уфимского плато и северо-запада республики. Широколиственные леса пострадали больше всего в Башкирском Предуралье, где их вырубка велась на протяжении нескольких веков по мере заселения территории людьми и освобождения площадей для сельхозугодий. Массивы горных широколиственных и смешанных лесов, особенно в труднодоступных для транспортировки леса долинах рек, пострадали в меньшей степени [Рехенберг, 1852]. Чаще всего они подвергались выборочным рубкам, проходящим в зимнее время, когда бревна перевозили по льду замерзших рек.

Сохранению южноуральских горных широколиственных лесов больше всего способствовала их низкая продуктивность, что связано с их произрастанием на восточной границе ареала. Кроме того, в эксплуатационных лесах в 1970–1980 годы большие массивы широколиственных лесов были отнесены к категории «нектароносных липняков», ценных для пчеловодства – важной отрасли

хозяйства республики. Сплошные рубки были запрещены, а возраст деревьев для выборочных рубок должен был составлять не менее 80–90 лет. В результате 40% липняков республики представлены спелыми и перестойными насаждениями [Султанова, 2006]. В настоящее время на территории Башкортостана находится около 30% липовых лесов России [Леса Башкортостана, 2004].

В 1958 г. для сохранения популяции бурзянской бортовой пчелы и уникального народного промысла башкир – бортевого пчеловодства, был организован Государственный природный заповедник «Шульган-Таш». Кроме того, для сохранения природного комплекса широколиственных горных лесов Южного Урала в 1986 г. был учрежден Национальный парк «Башкирия», который граничит с заповедником. Эти территории являются ядром созданного в 2012 г. комплексного биосферного резервата под эгидой ЮНЕСКО «Башкирский Урал». Таким образом, старовозрастные горные липово-кленово-вязово-дубовые леса РБ в настоящее время надежно защищены.

Среди сообществ широколиственных лесов класса *Quercus-Fagetea* наибольшую ценность для охраны разнообразия мохообразных имеют разнотравные дубовые леса ассоциации *Omphaloido-Quercetum*, а также горные варианты мезофитных широколиственных липово-кленово-вязовых лесов ассоциации *Stachyosylvaticae-Tilietum cordatae*, описанные в Бурзянском, Мелеузовском и Кугарчинском районах РБ в верховьях р. Белая и долине р. Нугуш (рис. 7.1 приложения).

Сообщества широколиственно-темнохвойных лесов республики пострадали от вырубок в большей степени. В равнинной части Башкирского Предуралья в настоящее время они практически полностью вырублены, а горные варианты этих лесов представлены реликтовыми сообществами, которые встречаются небольшими участками на Уфимском плато и по северным склонам горных рек Белая, Нугуш, Зилим, Инзер, Урюк, Кужа, Юрюзань и др.

В классе *Milio effusi-Abietetea sibiricae* высокое разнообразие и повышенная концентрация редких видов бриофитов отмечены в разнотравно-кисличных и высокотравных широколиственно-темнохвойных лесах ассоциаций *Frangulo alni-Piceetum obovatae* и *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae*, описанных на Уфимском плато в долинах рек Уфа и Юрюзань (рис. 7.2 при-

ложения). В этих лесах отмечены редкие для РБ виды мохообразных (*Rhynchostegium arcticum*, *Brachythecium geheebii*, *Eurhynchium angustirete*, *Plagiomnium confertidens*, *Orthotrichum affine*, *Pylaisia selwynii*, *Haplocladium microphyllum*), а также крупные ценопопуляции индикаторов старовозрастных лесов (*Leucodon sciuroides*, *Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*, *Anomodon longifolius* и др.).

Темнохвойные леса центрально-возвышенной части Южного Урала и Уфимского плато пострадали особенно сильно в 1930–1950 годы. В это время, помимо леспромхозов, на этих территориях функционировали несколько лагерей и спецпоселков для репрессированных лиц, которые занимались лесозаготовками [Флора и растительность..., 2008]. В 1979 г. для сохранения уникальных горнотаежных лесов и тундр Южного Урала был образован Южно-Уральский государственный природный заповедник, а в 2010 году создан природный парк «Иремель». Именно эти территории представляют наибольшую ценность для охраны мохообразных, поскольку в них распространены высокотравные елово-пихтовые леса ассоциации *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae*, а также сообщества класса *Vaccinio-Piceetea*: еловые и сосново-еловые кустарничково-зеленомошные леса ассоциации *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* и высокотравно-зеленомошные пихтово-еловые сообщества *Bistorto majoris-Piceetum obovatae*. Карты-схемы распространения этих сообществ даны в приложении (рис. 7.3 и 7.4 А). В этих лесах отмечены *Polytrichum formosum*, *P. pallidisetum*, *Hylocomiastrum umbratum*, *Dicranum undulatum*, *Iwatsukiella leucotricha* и другие редкие виды.

Некоторые типы сообществ класса *Brachypodio-Betuletea* надежно защищены на территории Башкирского государственного природного заповедника (одного из старейших заповедников России, образованного в 1930 г.). Однако наибольшую ценность для охраны бриофитов представляют сообщества ассоциации *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris*, объединяющие остепненные сосновые леса на крутых южных склонах гор и хребтов, описанные в долинах горных рек Инзер, Нугуш, Зилим, Лемеза, Ик и по берегам Павловского водохранилища (рис. 7.4 Б приложения).

Подводя итоги, следует отметить, что наиболее высокое разнообразие мохообразных и концентрация редких и нуждающихся в охране видов сосредоточены в трех районах республики:

1. Уфимское плато: долины рек Уфа, Юрюзань, Ай, берега Павловского водохранилища.

2. Центрально-возвышенная часть Южного Урала: хребты Нары, Машак, Кумардак, Зигальга, Нургуш, горный массив Ирмель, а также леса по склонам берегов рек этого района (Большой и Малый Инзер, Лемеза, Тюльма, Большая Манышта и др.).

3. Долины рек Нугуш, Кужа и верхнего течения р. Белая.

Данные по сосудистым растениям также показали, что среди условно-коренных лесов Южно-Уральского региона наиболее богаты редкими, реликтовыми и эндемичными видами сообщества, приуроченные к почвам на карбонатных породах – большинство ассоциаций, описанных на Уфимском плато и ассоциация *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris* [Мартыненко, 2009; Мартыненко и др., 2015].

По мнению П.В. Куликова [2005], в условиях резко континентального, холодного и сухого климата криоаридных фаз плейстоцена выживание тепло- и влаголюбивых широколиственных древесных пород, а также большинства связанных с ними травянистых форм было возможным только на очень ограниченных участках предгорий и горных районов западного склона Южного Урала, где относительно высокое количество осадков способствовало смягчению климата. Вероятно, в этих районах сохранялись в угнетенном виде неморальные ценозы в виде елово-пихтовых лесов с примесью липы, ильма и, возможно, других широколиственных пород, а также с участием некоторых неморальных видов в травяном ярусе. Рефугиумы неморальной флоры западного макросклона Южного Урала, по мнению Р.В. Камелина и др. [1999], содержали как собственно неморальные, так и чернево-таежные элементы.

Сравнительный анализ, показавший определенное сходство бриокомпонента широколиственно-темнохвойных лесов Южного Урала и черневой тайги Салаира (раздел 3.3.1), а также наличие значительного количества реликтов, имеющих как европейское, так и азиатское происхождение (*Dicranum viride*, *Brachythecium geheebii*, *Iwatsukiella leucotricha*, *Haplocladium microphyllum* и др.), в целом подтверждают эту точку зрения. В литературе отмечается, что в периоды регрессивных фаз и континентализации климата в плейстоцене плакоры подвергались остепнению, а лесная растительность сохранялась по поймам глубоко врезанных речных долин [Восточноевропейские леса..., 2004], которые служили убежищами для

мезофитных видов. Редкие для Урала реликтовые виды с дизъюнктивным ареалом и ограниченными способностями к расселению (*Rhynchostegium arcticum*, *Eurhynchium angustirete*, *Brachythecium geheebii*, *B. laetum*, *Codriophorus acicularis*, *C. aquaticus* и др.) тоже встречаются преимущественно в долинах горных рек.

Выявление территорий-рефугиумов, которые способствовали сохранению компонентов биоразнообразия в условиях критических изменений климата в течение прошлых тысячелетий, и в настоящее время является приоритетной задачей для охраны растительности. Маркерами для выявления таких участков являются виды со специфическими требованиями к условиям среды, низкой способностью к расселению и большой продолжительностью жизни [Hopper, 2009].

Особенностями рефугиумов являются специфика местообитаний (особые микроклиматические условия, способность к поддержанию стабильных показателей температуры и влажности, высокое разнообразие экологических ниш и др.), размер рефугиума, определяющий его буферные свойства и позволяющий выживать как можно большему количеству особей, повышенное по сравнению с окружающим ландшафтом разнообразие видов, особенно реликтов и эндемиков. Наличие таких участков во многом определяет структуру современного биоразнообразия естественных экосистем [Kerpel et al., 2012], а их охрана может играть ключевую роль для сохранения биоты и в будущем, особенно с учетом современных тенденций изменения климата.

По сравнению с другими регионами России в Башкортостане доля особо охраняемых природных территорий довольно значительна. Тем не менее систему охраняемых природных территорий РБ (СОПТ РБ) нельзя считать высоко репрезентативной, поскольку до настоящего времени не организован ряд ключевых особо охраняемых природных территорий, запланированных в проекте СОПТ РБ [Система охраняемых..., 2004; Мулдашев и др., 2005; Реестр..., 2010]. Это, в первую очередь, касается природных парков и крупных заказников, а также расширения заповедных территорий. Например, на Уфимском плато в долине р. Юрюзань и на Павловском водохранилище, водоохранная зона которых была надежно защищена в советское время (там сохранились реликтовые сообщества темнохвойно-широколиственных и темнохвойных бореальных лесов), так и не были созданы природные парки «Юрюзань»

и «Павловка». Не организованы предложенные в проекте СОПТ РБ природные парки на реках горно-лесной зоны и на крупных хребтах восточного макросклона Южного Урала – «Зилим», «Инзер», «Агидель», «Ирендык» и «Крыкты», где сохранились реликтовые сообщества еловых, сосновых и лиственничных лесов, не созданы крупные заказники «Зильмердак» и «Северный Крака», не расширена площадь заповедника «Шульган-Таш» и др.

Выявление и сохранение биологически ценных лесов является необходимым условием для обеспечения устойчивости лесных экосистем, что особенно важно для фрагментированных лесных ландшафтов, находящихся в хозяйственном использовании. Авторы надеются, что результаты их исследований будут учтены при планировании природоохранных мероприятий в лесах РБ и помогут сохранению уникальной природы республики.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А.Л., Ладыженская К.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 716 с.

Абрамов И.И., Абрамова А.Л. Класс листостебельные мхи, или мхи, или бриопсиды (Bryopsida, или Musci) // Жизнь растений: В 6 т. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. М.: Просвещение, 1978. С. 75–98.

Абрамов И.И. Географические закономерности распространения мхов // Ботанический журнал. 1969. Т. 54. № 1. С. 33–46.

Абрамова Л.И., Курнаев С.Ф. Мохообразные основных типов широколиственных лесов Тульских заповедников // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 1. С. 110–116.

Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР. Л.: Гидрометеозидат, 1976. 235 с.

Азнабаева С.М., Баишева Э.З. К флоре петрофитных мхов Башкирского Зауралья // Биоразнообразии и механизмы адаптации организмов в условиях техногенного загрязнения: мат-лы всерос. научной конференции (г. Сибай, 17–18 сентября 2015 г.). Сибай: 2015. С.12–17.

Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. Т. 3 / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.; Л.: Наука, 1964. С. 300–447.

Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.

Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 228 с.

Алехин В.В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Сов. ботаника. 1935. № 5. С.21–34.

Андреева Е.Н. Методы изучения мохового покрова // Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. С. 130–138.

Анищенко Л.Н. Бриофлора и синтаксономия моховой растительности юго-западного Нечерноземья России: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Брянск: Брянский государственный педагогический университет, 2001. 23 с.

Анищенко Л.И. Бриофлора и бриорастительность: биоэкологические, созологические и фитоиндикационные аспекты. Брянск: РИО Брянского государственного университета, 2007. 200 с.

Арискина Н.П. Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики // Ботанический журнал. 1962. Т. 47. № 5. С. 658–672.

Атлас Республики Башкортостан. Уфа, 2005. 420 с.

Афонина О. М. Бриофлора Чукотки: автореф. дис. ...докт. биол. наук. СПб.: Ботанический институт им. В. И. Комарова РАН, 2000. 46 с.

Ахминова М.П. Экспериментальные данные о видовом составе и структуре синузий зеленых мхов в еловых лесах таежной зоны. Л.: Наука, 1970. С. 32–42.

Ахминова М.П. Факторы, влияющие на флористический состав и количественное обилие листостебельных мхов // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 273–291.

Баишева Э.З., Соломещ А.И. Бриосинтаксономия: эпифитные и эпиксильные сообщества // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1994. Т. 99. № 6. С. 74–85.

Баишева Э.З., Потемкин А.Д. К флоре печеночных мхов Башкирии // Ботанический журнал. 1998. Т. 83. № 9. С. 46–51.

Баишева Э.З., Игнатова Е.А. Материалы к флоре эпифитных и эпиксильных мхов Республики Башкортостан // Вопросы рационального использования и охраны растений в Республике Башкортостан: сборник статей. Уфа: Гилем, 1998. С. 156–164.

Баишева Э.З. Дополнение к бриофлоре Башкирии (Южный Урал) // Новости систематики низших растений. 2002. Т. 36. С. 210–212.

Баишева Э. З., Соломещ А.И., Григорьев И.Н. Обзор растительности ручьев Южного Урала // Растительность России. 2004. № 6. С. 3–14.

Баишева Э.З., Широких П.С. Флора мохообразных // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника / кол. авторов; под ред. Б.М. Миркина. Уфа: Гилем, 2008. С. 287–319.

Баишева Э.З., Мулдашев А.А., Игнатова Е.А. К флоре мохообразных проектируемого природного парка «Инзер» (Южный Урал) // Новости систематики низших растений. 2009. Т. 43. С. 297–312.

Баишева Э.З., Игнатова Е.А. Новые виды мхов в Республике Башкортостан // Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 5. С. 138–140.

Баишева Э.З. К бриофлоре пойменных сероольшаников Республики Башкортостан // Вестник ОГУ. 2009. № 6 (100). С. 50–53.

Баишева Э.З. Флористические и фитоценотические особенности бриокомпонента остепненных лесов Южного Урала // Растительный мир Азиатской России. 2010. №2. С. 73–79.

Баишева Э.З., Игнатова Е.А., Потемкин А.Д. Новые находки в Республике Башкортостан. 1. // *Arctoa*. 2010. V. 19. P. 269.

Баишева Э.З., Мартыненко В.Б., Широких П.С. К флоре мохообразных дубовых лесов Республики Башкортостан // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13. № 1. С. 36–41.

Баишева Э.З. О флоре мохообразных мезофитных широколиственных лесов Южного Урала // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (7). С. 1689–1692.

Баишева Э.З., Игнатова Е.А. Новые находки мхов в Республике Башкортостан // *Arctoa*. 2013. V. 22. P. 247.

Баишева Э.З., Игнатова Е.А., Габитова С.М. Бриофлора памятника природы «Гора Куркак» (Южный Урал) // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 1 (4). С. 1193–1196.

Баишева Э.З., Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мартыненко В.Б., Широких П.С. Биологическое разнообразие экосистем: подходы к изучению и охране // Успехи современной биологии. 2014а. Т. 134. № 5. С. 456–466.

Баишева Э.З., Игнатова Е.А., Габитова С.М. Новые находки мхов в Республике Башкортостан. 2 // *Arctoa*. 2015. V. 24. P. 234–235.

Баишева Э.З., Мартыненко В.Б. К флоре мохообразных сосняков-зеленомошников Южного Урала // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 5. С. 81–85.

Бакалин В.А. Флора и фитогеография печеночников (Marchantiophyta, Anthocerotophyta) Камчатки и прилегающих островов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток: Биолого-почвенный институт ДВО РАН, 2008. 41 с.

Бардунов Л.В. Флора листостебельных мхов побережий и гор северного Байкала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1958. 20 с.

Бардунов Л.В. Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала // Тр. Вост.-Сиб. фил. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1961. Т. 41. 119 с.

Бардунов Л.В. Листостебельные мхи Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 160 с.

Бардунов Л.В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л.: Наука, 1969. 319 с.

Бардунов Л.В. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск: Наука, 1974. 167 с.

- Бардунов Л.В.* Древнейшие на суше. Новосибирск: Наука, 1984. 159 с.
- Бардунов Л.В.* Очерк бриофлоры Сибири. Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1992. 97 с.
- Бардунов Л.В., Васильев А.Н.* Пути формирования экологических групп мхов во флоре тайги // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 4. С. 527–535.
- Бардунов Л.В., Васильев А.Н.* Мхи и печеночники лесов Сибири. Новосибирск: «Гео», 2010, 174 с.
- Бачурина Г.Ф.* Листяні мохи південної частини Башкирського Приуралля // Ботанический журнал АН УРСР. 1946. Т. III. № 1–2. С. 59–71.
- Благовещенский В.В.* Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск: УлГУ, 2005. 715 с.
- Бобров Е.Г.* О растительности западной части Стерлитамакского кантона Башкирской республики // Сборник Географо-экономического исследовательского института за 1927 г. Л.: Издание Географо-экономического исследовательского института, 1928. С. 54–73.
- Бойко М.Ф.* Про синузії мохоподібних // Украинский ботанический журнал. 1978. Т. 35. №1. С. 87–92.
- Бойко М.Ф.* Типы жизненных стратегий мохообразных степной зоны // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. №12. С. 1681–1689.
- Бойко М.Ф.* Мохообразные в ценозах степной зоны Европы: Херсон: Айлант, 1999. 160 с.
- Брадис Е.М.* Растительный покров Башкирской АССР // Материалы по классификации растительности Урала. Свердловск, 1959. С. 92–95.
- Брадис Е.М.* Торфяные болота Башкирии: дис. ... д-ра биол. наук. Киев: Институт ботаники АН Украинской ССР, 1951. 687 с.
- Быков Б.А.* Геоботаника. Алма-Ата: Наука, 1978. 288 с.
- Василевич В.И.* Сероольшатники Европейской России // Ботанический журнал. 1998. Т. 83. № 8. С. 28–42.
- Вебер Х.Э., Моравец Я., Терция Ж.-П.* Международный кодекс фито-социологической номенклатуры. 3-е издание // Растительность России. СПб.; 2005. № 7. С. 3–38.
- Водоохранно-защитные леса Уфимского плато: экология, синтаксономия и природоохранная значимость / кол. авторов; под ред. А.Ю. Кулагина. Уфа: Гилем, 2007. 448 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. / Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов; отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.; Кн. 2. 575 с.

Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Том 1. Методика выявления и картографирования / отв. ред. Л. Андерссон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова. СПб: Типография «Победа», 2009 а. 238 с.

Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Том 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов / отв. ред. Л. Андерссон, Н.М. Алексеева, Е.С. Кузнецова. СПб: Типография «Победа», 2009 б. 258 с.

Вьюнова Г.В. Экологическая характеристика бриофлоры Ленинградской области // Проблемы бриологии в СССР. Л.: Наука, 1989. С. 66–75.

Ганин Г.Н. Возможные факторы возникновения и сосуществования близкородственных видов педобионтов // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. XX. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 147–156.

Гапон С.В. Мохообразные Левобережной лесостепи Украины: дисс. ... канд. биол. наук. Львов, 1992. 290 с.

Гапон С.В., Байшева Е.З. Еколого-флористична характеристика бріоугруповань вільхових ценозів Полтавщини та особливості їх класифікації // Збірник наукових праць Полтавського державного педагогічного університету імені В. Г. Короленко. 2002. Вип. 3 (24), серія «Екологія. Біологічні науки». С. 30–34.

Гапон С.В. Епіфітні бріоугруповання ландшафтного заказника «Чорноліський» (Кіровоградська обл.) // Укр. ботан. журн. 2009. Т.66. № 4. С. 477–489.

Гапон С.В. Нові для науки асоціації та субасоціації мохової рослинності Лісостепу України // Укр. ботан. журн. 2010. Т. 67. №6. С. 865–879.

Гапон С.В. Бріофлора і мохова рослинність національних природних парків Лісостепу України // Чорномор. ботан. журн. 2012. Т.8. №2. С. 214–222.

Гапон С.В. Синтаксономія мохової рослинності України (Лісостеп). Полтава: ФОП Кулібаба, 2014. 88 с.

Генкель А.А., Осташева Е.И. Висячие болота окрестностей горы Яман-Тау на Южном Урале // Известия Пермского науч.-иссл. ин-та. Т. VIII, вып. 6–8. Пермь, 1933. С. 233–252.

Герасимов Д.А. К флоре сфагновых мхов Урала // Изв. Биологического научно-исследовательского института при Пермском государственном университете. 1926. Т. IV, вып. 9.

Герасимов Д.А. Сфагновые мхи Урала и Сибири // Изв. Пермского биологического научно-исследовательского института. 1931. Т. VII. Вып.10. С. 491–516.

Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Методы исследования ценофлор (на примере растительных сообществ вырубок Карелии). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. 68 с.

Гончарова И.А. Структурная организация сообществ мхов в экосистемах болот междуречья Оби и Томи: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Красноярск: Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2004. 21 с.

Горожанкина С.М. Синузиальная структура напочвенного покрова кедровников Томской области // Ботанический журнал. 1973. Т. 58. № 9. С. 1316–1325.

Горчаковский П.Л. Высокогорная растительность Яман-Тау – крупнейшей вершины Южного Урала // Ботанический журнал. 1954. Т. 39. № 6. С. 827–841.

Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала // Труды Института биологии Уральского филиала АН СССР. Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1966. 270 с.

Горчаковский П.Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М.: Наука, 1972. 147 с.

Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 284 с.

Горчаковский П.Л. Растительность и ботанико-географическое деление Башкирской АССР // Определитель высших растений Башкирской АССР / Ю.Е. Алексеев и др. М.: Наука, 1988. С. 5–13.

Государственный доклад «О состоянии природных ресурсов и окружающей среды Республики Башкортостан в 2011 году» / Министерство природопользования и экологии Республики Башкортостан. Электронный ресурс. Дата обращения: 23/11/ 2015 // https://ecology.bashkortostan.ru/upload/iblock/c7e/axtufbprwvjhobain_2011.pdf

Григорьев А., Захаров В., Берлова О. Дубы России // Лесной бюллетень, 2000. № 4 (16). С. 3–8.

Гудошников С.В. Синузии мхов реликтового липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау // Экология. 1978. № 5. С. 24–28.

Гудошников С.В. Флора листостебельных мхов черневого подпояса южных гор Сибири и проблема происхождения черневой тайги. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1986. 192 с.

Данилкив И.С., Лесняк Е.Н., Высоцкая Е.И. Цитотаксономическое изучение листовых мхов Южного Урала // Ботанический журнал. 1984. Т. 69. № 9. С. 1209–1212.

Дегтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П. Ценогическая и флористическая структура лиственных лесов Европейского Севера. СПб.: Наука, 2001. 269 с.

Дегтева С.В. Ценогическое и флористическое разнообразие сероольшаников Республики Коми. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1999. 36 с.

Дегтярева С.И. Моховой компонент лесостепных дубрав и его использование для оценки состояния экосистем: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж: ВГЛТА, 2004. 22 с.

Джапаридзе Л.И. Пол у растений. Ч. 1. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1963. 305 с.

Дженнингс С., Нуссбаум Р., Джадд Н., Эванс Т. Леса высокой природоохранной ценности: практическое руководство. М., 2005. 184 с.

Дидух Я.П. Что такое лесостепь? // Ботаника и микология: современные горизонты. Киев: Академперіодика, 2007. С. 40–53.

Дохман Г.И. Синузильное сложение фитоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т.68. № 3. С. 110–118.

Дулин М.В. Печеночники среднетаежной подзоны Европейского Северо-Востока России. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 196 с.

Дьяченко А.П. Структура и история становления флоры листостебельных мхов Урала: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2000. 32 с.

Дьяченко А.П. Флора листостебельных мхов Урала. Ч. 1. Екатеринбург: Урал. гос. пед. ун-т, 1997. 264 с.

Дьяченко А.П. Флора листостебельных мхов Урала. Ч. 2. Екатеринбург: Урал. гос. пед. ун-т, 1999. 384 с.

Ермаков Н.Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2003. 232 с.

Железнова Г.В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб.: Наука, 1994. 149 с.

Жудова П.П. Геоботаническое районирование Башкирской АССР. Уфа, 1966. 123 с.

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Браславская Т.Ю., Дегтева С.В., Проказина Т.С., Луговая Д.Л. Высокотравные таежные леса восточной части Европейской России // Растительность России. СПб., 2009. № 15. С. 3–26.

Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.

Зеров Д.К. Сфагнові мохи Південного Уралу і Башкирського Приуралля // Ботанический журнал АН УРСР. 1947. Т. 4. № 1–2. С. 95–106.

Зеров Д.К., Партыка Л.Я. Мохоподібні Українських Карпат. Київ, 1975. 229 с.

Зеров Д.К. Флора печіночних і сфагнових мохів України. Київ: Наукова думка, 1964. 355 с.

Золотов В.И., Баишева Э.З. Флора листостебельных мхов заповедника «Шульган-Таш» (Республика Башкортостан, Россия) // Агстоа. 2003. V. 12. С. 121–132.

Иванова Е.И. Листостебельные мхи Южной Якутии (Алдано-Учурское междуречье): дис. ... канд. биол. наук. Якутск: ИБПК СО РАН, 1998. 241 с.

Игнатова Е.А., Игнатов М.С. Мхи Башкирии: предварительный список видов и фитогеографические заметки // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. № 1. С. 103–111.

Игнатов М.С. Бриофлора Алтая и бриогеография Северной Палеарктики: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ГБС РАН, 1996. 24 с.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Том 1. Sphagnaceae-Hedwigiaceae. М.: КМК, 2003. С. 1–608.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Том 2. Fontinalaceae-Amblystegiaceae. М.: КМК, 2004. С. 609–944.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Афонина О.М., Телеганова В.В. Флора мхов России: очерк общего разнообразия и анализ распространения двудомных видов // Виды и сообщества в экстремальных условиях: сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова // А. Б. Бабенко, Н. В. Матвеева, О. Л. Макарова, С. И. Головач (ред). М.; София: КМК-PENSOFT Pbl, 2009. С. 318–334.

Исаев А.А. Экологическая климатология. М.: Научный мир, 2001. 456 с.

История Башкортостана в XX веке // под. ред. М. Б. Ямалова, Р.З. Алмаева. Уфа: Изд-во БГПУ, 2007. 308 с.

Ишбирдин А.Р., Муллагулов Р.Ю., Янтурин С.И. Растительность горного массива Ирмель: Синтаксономия и вопросы охраны. Уфа, 1996. 109 с.

Камелин Р.В. Растительный мир. Флора // Большая Российская энциклопедия. М.: Россия, 2004. С. 84–88.

Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Перм. университет, 1999. 82 с.

Карпов В.Г. Структура и смены еловых лесов бореального и неморального типов в экспериментальном освещении // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: Наука, 1973. С. 88–102.

Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 351 с.

Колесников Б.П. 1974. Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С 3–20 .

Константинова Н.А. Анализ ареалов печеночников Севера Голарктики // Arctoa. 2000. V. 9. P. 29–94.

Константинова Н.А., Бакалин В.А., Андреева Е.Н., Безгоднов А.Г., Боровичев Е.А., Дулин М.В., Мамонтов Ю.С. Список печеночников (Marchantiophyta) России // Arctoa. 2009. Т. 18. С. 1–64.

Коротков К.О., Морозова О.В. Бриофлора Валдайского лесничества (Новгородская область) // Ботанический журнал. 1989. Т. 74. № 3. С. 395–405.

Корчагин А.А. Определение возраста деревьев умеренных широт // Полевая геоботаника. Т. 2 / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 209–240.

Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. 5. / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. Л.: Наука, 1976. 320 с.

Котов М.И. Высокогорная флора и растительность Южного Урала // Советская ботаника. 1947. Т. XV. № 3. С. 145–146.

Котов М.И. Растительность Башкирского государственного заповедника на Южном Урале // Материалы по классификации растительности Южного Урала. Свердловск, 1959. С. 61–63.

Красная книга Республики Башкортостан: В 2 т. Т.1. Растения и грибы / под ред. Б.М. Миркина. 2-изд., доп. и переработ. Уфа: Медиа-принт, 2011. 384 с.

Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных / под ред. А.И. Таскаева. М.: Изд-во ДИК, 1998. 528 с.

Крашенинников И.М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией севера Евразии в плейстоцене и голоцене // Советская ботаника. 1939. № 6.

Крашенинников И.М., Васильев Я.Я. О лесостепи западного склона Южного Урала // Труды Почвенного института им. В.В. Докучаева АН СССР. Материалы по географии и картографии почв СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 30. С. 143–178.

Крашенинников И.М., Кучеровская-Рожанец С.Е. Природные ресурсы Башкирской АССР. Т. 1. Растительность Башкирской АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 156 с.

Криштофович А.Н. Палеоботаника. 3-е изд. М.; Л.: Госгеолиздат, 1941. 495 с.

Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука, 2006. 264 с.

Кузьмина Е.Ю. Флора листостебельных мхов Корякского нагорья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: БИН РАН, 2003. 24 с.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.

Кунафин А.М., Широких П.С., Мартыненко В.Б. Оценка эффективности восстановительной сукцессии после рубок с использованием фитосоциологических спектров // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13. № 5(2). С. 86–89.

Кунафин А.М. Синтаксономический анализ динамики вырубок и вторичных лесов центрально-возвышенной части Южного Урала: дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2014. 219 с.

Курбатова Л.Е. Листостебельные мхи Ленинградской области: дис. ... канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 2002. 211 с.

Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука, 1968. 356 с.

Курский П.И. К бриологии южного побережья оз. Ильмень // Тр. Бот. Сада Имп. Юрьевского ун-та. 1909, Т. IX, вып. 3–4.

Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т.1. С. 13–75.

Лавренко Е.М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки // Комаровские чтения. XV. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 169 с.

Лазаренко А.С. Неморальный элемент бриофлоры советского Дальнего Востока // Советская ботаника. 1944. № 6. С. 43–55.

Лазаренко А.С. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Український ботаничний журнал. 1956. Т. 13. № 1. С. 31–39.

Лащинский Н.Н., Королюк А.Ю. Синтаксономия темнохвойных зональных лесов южной тайги Западно-Сибирской равнины и гумидных низкогорий Алтае-Саянской горной области // Растительность России. 2015. № 26. С. 85–107.

Лепехин И.И. Дневные записки путешествия Академии наук адъютанта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства в 1768–1772 гг. СПб.: Имп. Акад. наук, 1772. Часть II. 344 с.

Леса Башкортостана / под ред. А.Ф. Хайретдинова. Уфа: ОГУПР РФ по РБ, БГАУ, 2004. 400 с.

Лесной фонд России. Справочник. М.: ВНИИЦлесресурс, 1999. 650 с.

Любарская Л.Б. К изучению моховых синузий в лесах Куба-Хачмасского района // Изв. АН АзССР. Сер. биол. 1973. № 4. С. 18–22.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

Максимов А.И., Максимова Т.А. Листостебельные мхи еловых и сосновых лесов // Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги. М.: Наука, 2006. С. 215–228.

Максимов А.И. Редкие листостебельные мхи Карелии // Ботанический журнал. 2000. Т. 65. № 4. С. 67–80.

Мальшева Т.В. Вопросы изучения структуры и динамики мохового покрова в лесных сообществах // Проблемы бриологии в СССР. Л.: Наука, 1989. С. 150–156.

Мальшева Т.В. Лесная лишено-бриология – перспективная ветвь лесной геоботаники // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков. Тезисы докладов представленных II(X) съезду Русского ботанического общества (26–29 мая 1998, Санкт-Петербург). Т. 2. СПб.: БИН РАН, 1998. С. 137.

Маматкулов У.К. Моховые синузии растительного покрова ущелья Кондара (Гиссарский хребет) // Узбекский биологический журнал. 1966. № 2. С. 45–47.

Мартыненко В.Б., Жигунов О.Ю., Баишева Э.З., Журавлева С.Е., Миркин Б.М. Экологическое разнообразие лесов заповедника «Шульган-Таш» // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 5. С. 32–40.

Мартыненко В.Б., Соломец А.И., Жирнова Т.В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранный значимость. Уфа: Гилем, 2003. 203 с.

Мартынова С.Н., Мартыненко В.Б., Баишева Э.З., Журавлева С.Е., Миркин Б.М. Экологическое разнообразие водоохраных лесов Павловского водохранилища // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. 2004. Т. 109. Вып. 4. С. 50–57.

Мартыненко В.Б., Ямалов С.М., Жигунов О.Ю., Филинов А.А. Растительность государственного природного заповедника «Шульган-Таш». Уфа: Гилем, 2005. 272 с.

Мартыненко В.Б. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны: дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2009. 495 с.

Мартыненко В.Б., Широких П.С., Баишева Э.З., Хазиахметов Р.М. Особенности восстановительной динамики на вырубках Уфимского плато // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 5. С. 150–157.

Мартыненко В.Б., Миркин Б.М., Баишева Э.З., Мулдашев А.А., Наумова Л.Г., Широких П.С., Ямалов С.М. Зеленые книги: концепции, опыт, перспективы // Успехи современной биологии. 2015. Т. 135. № 1. С. 40–51.

Мартьянов Н.А., Баталов А.А., Кулагин А.Ю. Широколиственно-хвойные леса Уфимского плато: фитоценотическая характеристика и возобновление. Уфа: Гилем, 2002. 222 с.

Мельничук В.М. Определитель листовых мхов средней полосы и юга Европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1970. 442 с.

Мильто Н.И. Влияние сероольховых фитоценозов на режим влажности дерново-подзолистых заболочиваемых почв // Ботаника. Исследования. Минск, 1969. Вып. 11. С. 104–112.

Миняев Н.А. Структура растительных ассоциаций. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 262 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

Мордвинов А.Н., Благовещенский И.В. Флора мохообразных Ульяновской области. Ульяновск, 1995. 88 с.

Мукатанов А.Х. Ландшафты и почвы Башкортостана. Уфа: БНЦ УРО РАН, 1992. 118 с.

Мукатанов А.Х. Почвенно-экологическое районирование Республики Башкортостан (почвенно-экологические округа): Препринт. Уфа, 1994. 33 с.

Мукатанов А.Х. Лесные почвы Башкортостана. Уфа: Гилем, 2002. 264 с.

Мулдашев А.А., Миркин Б.М., Барановская Т.А. Охрана природы для человека – проект СОПТ РБ // Вестник АН РБ. 2005. Т. 10, №11. С. 49–56.

Научно-обоснованные системы земледелия по зонам Башкирской АССР. Уфа, 1990. 264 с.

Нешатаев В.Ю. Динамический подход в классификации лесной растительности // Актуальные проблемы геоботаники. III всерос. школа-конференция. Лекции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 270–282.

Нешатаева В.Ю., Чернядьева И.В., Гимельбрант Д.Е., Кузнецова Е.С., Нешатаев В.Ю., Черныгина О.А., Дулин М.В. Пойменные леса юго-западной Камчатки (флористическая и фитоценологическая характеристика) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: мат-лы V научной конф. 22–24 ноября 2004 г. Петропавловск-Камчатский: Изд-во "Камчатпресс", 2004. С. 70–102.

Ниценко А.А. Понятие синузии в трактовке его основоположника Х. Гамса // Ботанический журнал. 1970. Т.55. № 10. С. 1516–1521.

Норин Б.Н. О синузидальном сложении растительного покрова лесотундры // Ботанический журнал. 1965. Т. 50. № 6. С. 745–764.

Норин Б.Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с.

Носков А.К. Уфа и ее окрестности (Предварительный отчет о ботанико-географических исследованиях) // Труды Ботанического сада АН СССР. 1931. Т. XLII, вып. 2. С. 181–209.

Нотов А.А. Дифференциация и специализация структур в эволюции некоторых групп высших растений // Успехи современного естествознания. 2015. № 3. С. 146–150.

Отнюкова Т.Н. Экология и фитоценология некоторых синузид мхов в напочвенном покрове лесов Муйской котловины (зона БАМа) // Ботанический журнал. 1985. Т. 70. № 11. С. 1465–1477.

Отнюкова Т.Н. Классификация синузид мхов напочвенного покрова лесных фитоценозов // Ботанический журнал. 1986. Т. 71. № 6. 740–749.

Партика Л.Я. Мохові угруповання та їх участь в рослинному покриві головної гряди Кримських гір // Украинский ботанический журнал. 1966. Т. 23. № 1. С. 75–80.

Петровский В.В. Синузиды как формы совместного существования растений // Ботанический журнал. 1961. Т. 46. № 11. С. 1614–1626.

Писаренко О.Ю. Мохообразные как компонент растительного покрова Салаирского кряжа: дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 1997. 174 с.

Писаренко О.Ю., Таран Г.С. Мохообразные Елизаровского заказника (нижняя Обь) // Krylovia. 2001. Т. 3. № 2. С. 88–98.

Пономарев А.Н., Верецагина В.А. Антэкологический очерк темнохвойного леса // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: Наука, 1973. С. 196–207.

Попов Г.В. Леса Башкирии. Уфа: Башкирское книжное издательство, 1980. 144 с.

Попова Н.Н. Бриофлора Среднерусской возвышенности. I // Arctoa. 2002. V. 11. С. 101–168.

Потемкин А.Д. Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta – особые пути гаметофитного направления эволюции высших растений // Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 11. С. 1625–1651.

Потемкин А.Д., Баишева Э.З. Новые находки печеночников в Республике Башкортостан. 1 // Arctoa. 2009. V. 18. С. 259–260.

Потемкин А.Д., Софронова Е.В. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб.; Якутск: Бостон-Спектр, 2009. 368 с.

Почвы Башкортостана. Т. 1.: Эколого-генетическая и агропроизводственная характеристика / Ф.Х. Хазиев, А.Х. Мукатанов, И.К. Хабиров, Г.А. Кольцова, И.М. Габбасова, Р.Я. Рамазанов; под ред. Ф.Х. Хазиева. Уфа: Гилем, 1995. 384 с.

Работнов Т.А. Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. 296 с.

Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Растительность Европейской части СССР // под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко Л.: Наука, 1980. 429 с.

Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. Изд. 2-е, перераб. Уфа: Издательский центр «МедиаПринт», 2010. 414 с.

Рехенберг А.А. Статистическое описание лесного пространства между реками Уралом и Восточным Иком // Записки Императорского Русского географического общества. СПб., 1852. Т. 6. С. 383–502.

Рыковский Г.Ф. Эпифитные мхи как экологическая группа экстремальных местообитаний // Проблемы бриологии в СССР. Л.: Наука, 1989. С. 190–200.

Рысин Л.П. Сосновые леса Европейской части СССР. М.: Наука, 1975. 212 с.

Савич Л.И., Ладьяженская К.И. Определитель печеночных мхов Севера Европейской части СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 309 с.

Савич-Любицкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л.: Наука, 1970. 826 с.

Седельников В.П. Ценотическая структура высокогорной флоры Алтае-Саянской горной области // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 128–134.

Селиванова-Городкова Е.А. Виды мхов и печеночников, новые для Урала, и особенности их распространения // Ботанический журнал. 1956 а. Т. 41. № 2. С. 242–247.

Селиванова-Городкова Е.А. Материалы к изучению бриофлоры Южного Урала // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. Споровые растения, 1956 б. Вып. 11. С. 333–346.

Селиванова-Городкова Е.А., Шляков Р.Н. Мхи района бывшего Башкирского заповедника // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 2. Споровые растения. 1956. Вып. 11. С. 347–388.

Семкин Б.И., Комарова Т.А. Использование мер включения при изучении вторичных сукцессий (на примере послепожарных сообществ южного Сихотэ-Алиня) // Ботанический журнал. 1985. Т.70. № 1. С. 89–97.

Симонов Г.П. Бриофлора Молдавской ССР. Кишинев: Штиница, 1972. 127 с.

Система охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. 2004 // Электронный ресурс. <http://www.wwf.ru/ural-econet/>.

Слука З.А. Структура моховой синузии замшелого луга // Вестник МГУ. Сер. 6. 1972. № 3. С. 56–61.

Слука З.А. О взаимоотношениях между травяно-кустарничковым и моховым ярусами в хвойных лесах // Вестник МГУ. Сер. 6. 1974. №1. С. 65–71.

Слука З.А. Моховые синузии в производных типах леса Подмосквья // Вестник МГУ. Сер. 16. 1980. № 2. С. 23–30.

Смирнова З.Н. Материалы к бриофлоре Урала. III. Печеночные мхи (Нератисае) Среднего и Южного Урала и Приуралья // Журнал Русского Ботанического общества. 1931. Т. 16. № 5–6. С. 519–536.

Соломещ А.И., Григорьев И.Н., Хазиахметов Р.М. Синтаксономия лесов Южного Урала. III. Порядок *Quercetalia pubescentis* // Ред. журн. «Биол. науки». М., 1989. 51 с. Деп. в ВИНТИ 12.10.89, № 6233-В 89.

Соломещ А.И., Григорьев И.Н., Алимбекова Л.М. Синтаксономия лесов Южного Урала. VI. Хвойные леса. Уфа, 1992. 32 с. Деп. в ВИНТИ 11.12.92, № 3494-В 92.

Соломещ А.И., Григорьев И.Н., Хазиахметов Р.М., Башиева Э.З. Синтаксономия лесов Южного Урала. V. Хвойно-широколиственные леса. Уфа, 1993. 68 с. Деп. в ВИНТИ 02. 06. 93. № 1464–В93.

Соломещ А.И., Григорьев И.Н., Мулдашев А.А., Алимбекова Л.М. Растительный покров хребта Шайтан-тау // Дубравная лесостепь на хребте Шайтан-тау и вопросы ее охраны. Уфа: УНЦ РАН, 1994. С. 27–96.

Соломещ А.И., Мартыненко В.Б., Жигунов О.Ю. *Caragano fruticis-Pinion sylvestris* новый союз остепненных сосново-лиственничных лесов Южного Урала // Растительность России. СПб., 2002. № 3. С. 42–62.

Софронова Е.В. Печеночные мхи якутской части Восточного Верхоянья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 2003. 22 с.

Сочава В.Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала // Труды Ботанического музея АН СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1930. Вып. 22. С. 1–48.

Сочава В.Б., Семенова–Тян-Шанская А.М. Широколиственные леса // Растительность СССР: пояснительный текст к геоботанической карте. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 365–440.

Сукачев В.Н. Терминология основных понятий фитоценологии // Советская ботаника. 1935. № 5. С. 11–21.

Сукачев В.Н. О некоторых основных вопросах фитоценологии // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 449–464.

Сукачев В.Н. Общие принципы и программа изучения типов леса // Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 11–104.

Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 5–49.

Сукачев В.Н. Введение в учение о растительных сообществах // Избранные труды. Л.: Наука, 1975. Т. 3. С. 42–93.

Султанова Р.Р. Лесоводственные методы формирования нектарных липняков на Южном Урале: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Екатеринбург: УГЛТУ, 2006. 40 с.

Сурагина С.А. Листостебельные мхи Волгоградской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 23 с.

Тайчинов С.Н. Природные зоны и агропочвенные районы Башкирии // Почвы Башкирии: БФАН СССР. Т. 1. Уфа, 1973. С. 72–89.

Талиев В.И. Следы боровой растительности в степной части Уфимской губернии // Труды общества испытателей природы при Харьковском университете. Т. XXXVIII, вып. 2. 1903. С. 3–87.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 301 с.

Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.

Толмачев А.И. Основы учения об ареалах. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1962. 100 с.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.

Трасс Х.Х. Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии // Растительность острова Сааремаа. Тарту: Изд-во АН Эстонской ССР, 1964. С. 82–111.

Трасс Х. Ценоэлементы в растительных сообществах // Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М.: Труды Моск. общ. испыт. природы, 1970. Т. 38. С. 184–194.

Трасс Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 32 с.

Тубанова Д.Я. Состав и структура флоры листостебельных мхов северо-восточного Прибайкалья) на примере заповедника «Джергинский»): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2002. 19 с.

Тюлина Л. Материалы по высокогорной растительности Южного Урала // Известия государственного географического общества. 1931. Т. 63, вып. 5–6. С. 453–499.

Уланова Н.Г. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России): автореф. дис. ... доктора биол. наук. М.: МГУ, 2006. 46 с.

Улична К.О. Мохові синузії Буковинських Карпат // Наук. зап. наук. – природознавч. музею АН УРСР. Киев: Изд-во АН УРСР, 1958. Т. 6. С. 50–70.

Улична К.О. Мохові синузії суміжних асоціацій *Mughetum hylocomiosum* та *Murtilletum-polytrichoso-hylocomiosum* на Черногорі // Украинский ботанический журнал. 1961. Т. 18. № 1. С. 58–67.

Улична К.О. Формы росту мохоподобных Карпатського високогір'я // Украинский ботанический журнал. 1970. Т. 27. № 2. С. 189–196.

Улычна К.О. Моховые синузии и их структура // Тезисы докл. V Делегатского съезда ВБО. Киев, 1973. С. 193–194.

Улычна К.О., Гапон С.В., Кулик Т.Г. К методике изучения эпифитных моховых обрастаний // Проблемы бриологии в СССР. Л.: Наука, 1989. С. 201–206.

Федоров Н.И. Влияние выпаса на нижние ярусы сосново-березовых лесов Южного Урала: дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 1988. 190 с.

Федосов В.Э. Бриофлора Анабарского плато и сопредельных территорий (Востоносибирская Субарктика): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2008. 27 с.

Федченко О.А., Федченко Б.А. Материалы для флоры Уфимской губернии. Список низших тайнобрачных растений Уфимской губернии. Musci. Приложение к Bull. d. l. Soc. d. Natur. d. Moskou «Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи» отд. ботанический. Вып. II. М.: Изд-во Московского университета, 1894. С. 360–364.

Физико-географическое районирование Башкирской АССР / под ред. И.П. Кадильникова и др. Уфа, 1964. 210 с.

Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника / кол. авторов; под ред. Б.М. Миркина. Уфа: Гилем, 2008. 528 с.

Флора и растительность Национального парка «Башкирия» (синтаксономия, антропогенная динамика, экологическое зонирование) / кол. авторов; под ред. Б.М. Миркина. Уфа: Гилем, 2010. 512 с.

Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1988. 168 с.

Хрянин В.Н. Эволюция половой дифференциации у растений // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 6. С. 945–952.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Черепанова М.Ю., Ипатов В.С. Влияние древостоя на моховой покров и взаимоотношения видов мхов в заболоченных ельниках // Вестник СПбГУ. 2003. Сер. 3, вып. 3. № 19. С. 11–22.

Чернядьева И.В. Мхи полуострова Камчатка. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2012. 459 с.

Щербаков В.П. Эволюция как сопротивление энтропии. I. Механизмы видового гомеостаза // Журнал общей биологии. 2005 а. Т. 66. № 3. С. 195–211.

Щербаков В.П. Эволюция как сопротивление энтропии. II. Консервативная роль полового размножения // Журнал общей биологии. 2005 б. Т. 66. № 4. С. 300–309.

Шабета М.С., Рыковский Г.Ф. Напочвенные мохообразные в хвойных лесах Беларуси // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2014. № 2(4). С. 18–26.

Шарафутдинов М.И. Горные тундры массива Иремель (Южный Урал) // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 110–119.

Шель Ю.К. Материалы для ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний (Споровые растения) // Труды Общества естествоиспытателей при Императорском Казанском ун-те. Казань, 1883. Т. 12, вып. 1. С. 1–93.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.

Шестакова А.А. 2004. Состав и синузильная структура мхов лесного пояса // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. Кн. 1. М.: Наука, 2004. С. 282–289.

Шестакова А.А. Эколого-ценотические и флористические особенности организации бриобиоты на территории Нижегородской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород: Нижегородский государственный университет, 2005. 28 с.

Шестакова А.А. Таксономический анализ флоры листостебельных мхов Нижегородской области // Проблемы бриологии на рубеже веков. СПб.: БИН РАН, 2002. С. 69–70.

Широких П.С., Мартыненко В.Б., Кунафин А.М., Миркин Б.М. Особенности флористического состава некоторых типов вторичных лесов Южно-Уральского региона // Бюллетень МОИП. Отделение биологическое. 2012а. Т. 117. Вып. 2. С. 42–54.

Широких П.С., Кунафин А.М., Мартыненко В.Б. Синтаксономия вторичных лесов средних стадий сукцессий центрально-возвышенной части Южного Урала // Растительность России. 2012б. № 20. С. 109–134.

Широких П.С., Кунафин А.М., Мартыненко В.Б. Опыт синтаксономического и ординационного анализа восстановительной сукцессии на вырубках светлохвойных бореальных лесов Южного Урала // Экология. 2013. № 3. С. 169–176.

Шляков Р.Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск: Мурманское книжное издательство, 1961. 252 с.

Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР, вып. 1. Антоцеротовые; печеночники: гапломитриевые–метцгериевые. Л.: Наука, 1976. 91 с.

Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР, вып. 2. Печеночники: Гербертовы–Геокаликсовые. Л.: Наука, 1979. 191 с.

Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР, вып. 3. Печеночники: Лофозиевые, Мезоптихиевые. Л.: Наука, 1980. 188 с.

Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР, вып. 4. Печеночники: Юнгерманниевые–Скапаниевые. Л.: Наука, 1981. 221 с.

Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР, вып. 5. Печеночники: Лофоколеевые – Риччиевые. Л.: Наука, 1982. 196 с.

Шляков Р.Н. Несколько интересных новинок для бриофлоры Южного Урала // Научно-методические записки. М., 1949. Вып. XII. С. 121–125.

Шляков Р.Н. Тихоокеанский мох *Nabrodon leucotrichus* (Mitt.) N. Perss. на Южном Урале // Ботанический журнал. 1950. Т. 35. № 6. С. 630–636.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с.

Юрцев Б.А. О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: мат-лы рабочего совещания по сравнительной флористике. СПб.: Наука, 1994. С. 15–33.

Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3–22.

Юрцев Б.А. Предисловие // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: мат-лы IV рабочего совещания по сравнительной флористике. Березинский биосферный заповедник. 1993. СПб.: СПб. Гос. ун-т (НИИХ), 1998а. С. 3–9.

Юрцев Б.А. Изучение и сохранение биологического разнообразия: вклад флористики // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики: мат-лы IV рабочего совещания по сравнительной флористике. Березинский биосферный заповедник. 1993. СПб.: СПб. Гос. ун-т (НИИХ), 1998б. С. 14–34.

Ярошенко А.Ю. Что такое коренные леса таежной зоны // Лесной бюллетень. 1999. № 2 (11). С. 12–13.

Ярошенко А.Ю., Потанов П.В., Турубанова С.А. Малонарушенные лесные территории Европейского Севера России. М., 2001. 75 с.

Andersson L.I., Hytteborn H. Bryophytes and decaying wood – a comparison between managed and natural forest // Ecography. 1991. V. 14. № 2. P. 121–130.

Ando H. Evolution of bryophytes in relation to their sexuality // Proc. Bryol. Soc. Japan. 1980. V. 9. P. 129–130.

Baisheva E.Z., Solometch, A.I., Ignatova E.A. Bryophyte vegetation of Bashkiria, South Urals. I. Epiphytic and epixylic communities // Arctoa. 1994. V. 3. P. 139–152.

Baisheva E.Z. Bryophyte vegetation of Bashkiria (South Urals). II. Epiphytic and epixylic communities of north–eastern Bashkiria // Arctoa. 1995. V. 4. P. 55–63.

Baisheva E.Z. Bryophyte vegetation of Bashkiria, South Urals. III. Epiphytic and epixylic communities of Western Bashkiria // Arctoa. 2000. V. 9. P. 101–104.

Baisheva E.Z., Mežaka A., Shirokikh P.S., Martynenko V.B. Ecology and distribution of *Dicranum viride* (Sull. & Lesq.) Linb. (Bryophyta) in the Southern Ural Mts. // *Arctoa*. 2013. V. 22. P. 41–50.

Baisheva E.Z., Shirokikh P.S., Martynenko V.B. Effect of clear-cutting on bryophytes in the pine forests of the South Urals // *Arctoa*. 2015a. V. 24. P. 547–555.

Baisheva E.Z., Ignatova E.A., Kalinauskaitė N., Potemkin A.D. On the bryophyte flora of “Iremel” nature park (Southern Urals) // *Arctoa*. 2015b. V. 24. P. 194–203.

Barkman J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: Van Gorcum, 1958. 628 p.

Blom H.H., Ignatova E.A., Afonina O.M. New records of *Schistidium* (Grimmiaceae, Musci) in Russia // *Arctoa*. 2006. V. 15. P. 187–194.

Brandvain Y., Barker M.S., Wade M.J. Gene co-inheritance and gene transfer // *Science*. 2007. V. 315. P. 1685.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Wien-New York: Springer-Verlag, 1964. 865 p.

Bryophyte Biology / Goffinet B., Shaw A.J. (eds.). Second edition. New York: Cambridge University Press, 2009. 565 p.

Bunge A. Beitrag zur Kenntnis der Flora Russlands und der Steppen Central-Asiens. Erste Abteilung. Alexandri Lehmanni reliquiae botanicae sive Enumeratio plantarum ab Alexandro Lehmann in itinere per regiones uralensi–caspias, deserta Kirghisorum, Transoxanam et Sogdianum Annis 1839–1842 peracto collectarum. St. Petersburg, Memoires presentes a l'Academie Imperiale des Sciences de Saint Petersburg par divers Savants. 1854. Band 7: 177–535.

Cleavitt N. Disentangling moss species limitations: the role of physiologically based substrate specificity for six species occurring on substrates with varying pH and percent organic matter // *The Bryologist*. 2001. V. 104. № 1. P. 59–68.

Crum H. Structural Diversity of Bryophytes. Michigan: University of Michigan Herbarium, Ann Arbor, 2001. 379 p.

Dierschke H. Pflanzensoziologie. Stuttgart: Ulmer, 1994. 683 s.

Dierßen K. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes // *Bryophytorum Bibliotheca*. Bd. 56. Berlin, Stuttgart: Cramer in der Gebr. Borntraeger Verl. Buchh., 2001. 283 s.

Du Rietz G.E. Om fattigbark–och rikbarksamhallen // *Sv. Bot. Tidskr.* 1945. Bd. 39. H. 1. P. 147–148.

Du Rietz G.E. Biozönosen und Synusien in der Pflanzensoziologie // Biosoziologie. R. Tüxen (ed.). Ber. Int. Symp. Vegetationskunde, Stolzenau / Weser, 1960. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 1965. P. 23–42.

During H.J. Life strategies of bryophytes: a preliminary review // *Lindbergia*. 1979. V. 5 (1). P. 2–18.

During H.J., Willems J.H. The impoverishment of the bryophyte and lichen flora of the Dutch chalk grasslands in the thirty years 1953-1983 // *Biological Conservation*. 1986. V. 36. P. 143–158.

During H.J. Ecological classifications of bryophytes and lichens // *Bryophytes and lichens in a changing environment* / J.W. Bates, A.M. Farmer (eds.). Oxford: Clarendon Press, 1992. P. 1–31.

Edwards M.E. Disturbance histories of four Snowdonian woodlands and their relation to Atlantic bryophyte distributions // *Biol. Conserv.* 1986. V. 37. P. 301–420.

Ellenberg H. Die Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 4 Aufl. Stuttgart: Ulmer-Verlag, 1986. 989 s.

Ermakov N., Dring J., Rodwell J. Classification of continental hemiboreal forests of North Asia // *Braun-Blanquetia*. Camerino, 2000. V. 28. 131 p.

Evans S.A., Halpern C.B., McKenzie D. The contributions of forest structure and substrate to bryophyte diversity and abundance in mature coniferous forests of the Pacific Northwest // *The Bryologist*. 2012. V. 115. № 2. P. 278–294.

Foster B.L., Tilman D. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach // *Plant Ecology*. 2000. V. 146 (1). P. 1–10.

Frahm J.-P. Die Moosvegetation des NSG Heuckenlock // *Kieler Notizen Pflanzenkunde*. 1971. Bd. 3. H. 1. S. 5–9.

Frego K.A. Regeneration of four boreal bryophytes: colonization of experimental gaps by naturally occurring propagules // *Canadian Journal of Botany*. 1996. V. 74. P. 1937–1942.

Frisvoll A. Bryophytes of spruce forest stands in Central Norway // *Lindbergia*, 1997. V. 22. P. 83–97.

Furness S.B., Grime J.P. Growth rate and temperature responses in bryophytes. II. A comparative study of species of contrasted ecology // *J. Ecol.* 1982. V. 70. P. 525–536.

Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie // *Vierteljahrsschrift Naturforsch. Gesellschaft in Zurich*, 1918. Bd. 63. H. 3. S. 293–493.

Gams H. Schisma *Sendtneri*, *Breutelia arquata* und das *Rhacomitrium lanuginosi* als ozeanisches Elemente in den Nordalpen. *Beiträge zur*

analytischen Behandlung von Moosarealen // Rev. Bryol., Paris. 1930. V. 3. P. 12–29.

Gams H. Bryo-cenology (Moss-societies) // Manual of Bryology / F. Verdoorn (ed.). The Hague: Nijhoff, 1932. 323 p.

Georgi J.G. Bemerkungen einer Reise im Russischen Reiche in der Jahren 1772–1774. St.-Petersburg. Th. I, 1775. Th. 2, 1797.

Gimingham C.H., Robertson E.T. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities // Transactions of the British Bryological Society. 1950. V.1 (4). P. 330–344.

Glime J.M. Bryophyte Ecology. Volume 1. 5-5-1 Physiological Ecology. 2013. Электронный ресурс. Дата обращения: 23/11/ 2015 // <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.

Greenslade P.J. M. Adversity selection and the habitat templet // Am. Nat. 1983. V. 122. P. 352–365.

Grime J.P. Vegetation classification by reference to strategies // Nature. 1974. V. 250. P. 26–31.

Grime J.P., Rincon E.R., Wickerson B.E. Bryophytes and plant strategy theory // Botanical Journal of the Linnean Society. 1990. V. 104. P. 175–186.

Grosvernier P., Matthey Y., Buttler A. Growth potential of three Sphagnum species in relation to water table level and peat properties with implications for their restoration in cut-over bogs // J. Appl. Ecol. 1997. V. 34. P. 471–483.

Hadač E. A Survey of plant communities of springs and mountain brooks on Czechoslovakia // Folia Geobotanica et Phytotaxonomica. 1983. V. 18. N 4. P. 339–361.

Heckman, D.S., Geiser D.M., Eidell B.R. et al. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants // Science. 2001. V. 293. P. 1129–1133.

Hennekens S.M., Scaminée J.H.J. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data // J. Veget. Sci. 2001. V. 12. P. 589–591.

Hill M.O., Preston C.D. The geographical relationships of British and Irish bryophytes // Journal of Bryology. 1998. V. 20. P. 127–226.

Hill M.O., Preston C.D., Smith A.J.E. Atlas of the bryophytes of Britain and Ireland, V. 2. Mosses (except Diplolepidaceae). Colchester: Harley Books, 1992.

Hill M.O., Preston C.D., Smith A.J.E. (eds.) Atlas of the bryophytes of Britain and Ireland, V. 1. Liverworts Hepaticae and Anthocerotae. Colchester: Harley Books, 1991.

Hill M.O., Preston C.D., Smith A.J.E. Atlas of the bryophytes of Britain and Ireland. V. 3. Mosses (Diplolepideae). Colchester: Harley Books, 1994.

Hinterlang D. Vegetationsökologische Aspekte der Weichwasser-Quellgesellschaften zentraluropäischer Mittelgebirge unter besonderer Berücksichtigung der Synsystematik // Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft. Hannover. 1992. Bd. 4: S. 105–121.

Hopper S.D. OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes // Plant and Soil. 2009. V. 322. P. 49–86.

Hübschmann A. von. Prodröm der Moosgesellschaften Zentraleuropas // Bibliotheca Bryophytorum, Bd. 32. Berlin–Stuttgart: J. Cramer-Verlag, 1986. 413 p.

Hylander K., Johnson S. In situ survival of forest bryophytes in small-scale refugia after an intense forest fire // Journal of Vegetation Science. 2010. V. 21. P. 1099–1109.

Ignatova E.A., Tubanova D.Ya., Tumurova O.D., Goryunov D.V., Kuznetsova O.I. When the plant size matters: a new semi-cryptic species of *Dicranum* from Russia // Arctoa. 2015. V.24. P. 471–488.

Ignatov M.S. Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // Arctoa. 1993. V. 2. P. 13–47.

Ignatov M.S., O.M. Afonina, E.A. Ignatova, A. Abolina, T.V. Akatova, E.Z. Baisheva, L.V. Bardunov, E.A. Baryakina, O.A. Belkina, A.G. Bezgodov, M.A. Boychuk, V.Ya. Cherdantseva, I.V. Czernyadjeva, G.Ya. Doroshina, A.P. Dyachenko, V.E. Fedosov, I.L. Goldberg, E.I. Ivanova, I. Jukoniene, L. Kannukene, S.G. Kazanovsky, Z.Kh. Kharzinov, L.E. Kurbatova, A.I. Maksimov, U.K. Mamatkulov, V.A. Manakyan, O.M. Maslovsky, M.G. Napreenko, T.N. Otnyukova, L.Ya. Partyka, O.Yu. Pisarenko, N.N. Popova, G.F. Rykovsky, D.Ya. Tubanova, G.V. Zheleznova, V.I. Zolotov. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. V. 15. P. 1–130.

Ilyashuk B.P. Growth and production of aquatic mosses in acidified lakes of Karelia Republic, Russia // Water, Air and Soil Pollution. 2002. V. 135. P. 285–290.

Ivanova N. Differentiation of forest vegetation after clear-cuttings in the Ural Mountains // Modern Applied Science. 2014. V. 8. №. 6. P. 195–203.

Ivanova N.S., Zolotova E.S. Development of Forest Typology in Russia // International Journal of Bio-resource and Stress Management. 2014. V. 5. № 2. P. 298–303.

Jackson B. Regulation of litter decomposition in forest ecosystems of Sweden and New Zealand // Doctoral Thesis. Umea: Swedish University of Agricultural Sciences, 2012. 52 p.

Jonsson B.G., Esseen P.A. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest // *J. Ecol.* 1990. V. 78. P. 924–936.

Keppel G., Van Niel K.P., Wardell-Johnson G.W., Yates C.J., Byrne M., Mucina L., Schut A.G.T., Hopper S.D., Franklin S.E. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change // *Global Ecology and Biogeography.* 2012. V. 21. № 4. P. 393–404.

Kimmerer R.W. Patterns of dispersal and establishment of bryophytes colonizing natural and experimental treefall mounds in northern hardwood forests // *The Bryologists.* 2005. V. 108. P. 391–401.

Kürschner H. Life strategies and adaptation in bryophytes from the Near and Middle East // *Turk. J. Bot.* 2004. V. 28. P. 73–84.

Kürschner H. Epiphytische Moosgemeinschaften tropischer Regenwälder – Adaptionen und floristisch–historische Entwicklung // *Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges.* 2000. № 12. P. 187–206.

Laaka-Lindberg, S. Ecology of asexual reproduction in hepatics. E-thesis. Helsinki: University of Helsinki, 2000. 28 p.

Laasimer L. Loometsa ökoloogiast // *Tartu Riikl. Ülik. Toimet., Biol. Tead.* 1946. V. 2. S. 1–83.

Laasimer L. Eesti NSV Taimkate. Tallinn: Valgus, 1965. 397 S.

Landolt E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // *Veroff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rubel, Zurich.* 1977. V. 64. P. 1–208.

Lang S.I., Cornelissen J.H.C., Klahn T., Van Logtestijn R.S.P., Broekman R., Schweikert W., Aerts R. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species // *Journal of Ecology.* 2009. V. 97. № 5. P. 886–900.

Lessing C.F. Beitrag zur Flora des Südlichen Urals und der Steppen // *Linnaea.* 1834. Bd. 9.

Lindo Z., Nilsson M.-C., Gundale M.G. Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change // *Global Change Biology.* 2013. V. 19. №7. P. 2022–2035.

Lippmaa T. Taimetühingute uurimise metodika ja Eesti taimetühingute klassifikatsiooni põhijooni // *Acta Inst. Horti Bot. Univ. Tartu.* 1933. V.3. fasc. 4. S. 1–169.

Lippmaa T. Une analyse des forets de l'île Estonienne d'Abruka (Abro) sur la base des associations unistrates. // *Acta Institute Horti Bot. Univ. Tartuensis.* 1935. V. 4. № 1–2. S. 1–97.

Lippmaa T. The unistratal concept of plant communities (the unions) // The American midland Naturalist. 1939. V. 21. № 11. P. 111–145.

Longton R.E. Sexual reproduction in bryophytes in relation to physical factors of the environment // Bryophyte Development: Physiology and Biochemistry / Chopra R.N. and Bhatla S.C. (eds.). CRC Press. Boca Raton, 1990. P. 139–166.

Longton R.E., Hedderson T.A. What are rare species and why conserve them? // Lindbergia. 2000. V. 25. № 2–3. P. 53–61.

Longton R.E. Reproductive ecology of bryophytes: what does it tell us about the significance of sexual reproduction // Lindbergia. 2006. V. 31. P. 16–23.

Maas F.M. Bronnen, Bronbeken en Bronbossen van Nederland, in het Bijzonder die ven de Veluwezoom // Meded. Landbouwhogeschool Wageningen. 1959. V. 59. P. 1–169.

MacArthur R.H., Wilson E.O. The Theory of Island Biogeography. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.

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.

Marschall M., Proctor M.C.F. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of Chlorophyll a, Chlorophyll b and total carotenoids // Annals of Botany. 2004. V. 94. P. 593–603.

Marstaller R. Die Moosgesellschaften der Ordnung Orthotrichetalia Hadač in Klika et Hadač 1944. 19. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens // Gleditschia. 1985. Bd. 13. № 2. S. 311–355.

Marstaller R. Die Moosgesellschaften der Verbände Dicrano-Hypnion filiformis Barkman 1958 und Antitrichion curtipendulae v. Krusenstjerna 1945. 20. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens // Gleditschia. 1986. Bd. 14. № 1. S. 197–225.

Marstaller R. Die Moosgesellschaften auf morschem Holz und Rohhumus. 25. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens // Gleditschia. 1987a. V. 15. № 2. S. 73–138.

Marstaller R. Die Moosgesellschaften der Klasse Platyhypnidio-Fontinalieta antipyreticae Philippi 1956. 30. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens // Phytocoenologia. 1987b. V. 15. № 1. S. 85–138.

Marstaller R. Bryosoziologische Studien im Naturschutzgebiet "Schlossberg" bei Oberhof, Kreis Suhl, DDR. 33. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens // Archiv der Naturschutz und Landschaftskundliche Forschung. 1989. Bd. 29. № 1. S. 17–27.

Marstaller R. Die Moosgesellschaften des Naturschutzgebietes Elsterhang bei Pirk, Kreis Plauen. 2. Beitrag zur Moosvegetation des Vogtlandes // *Gleditchia*. 1996. V. 24. № 1–2. S. 89–106.

Marstaller R. Synsystematische Übersicht über die Moosgesellschaften Zentraleuropas // *Herzogia*. 1993. V. 9. № 3/4. S. 513–541.

Marstaller R. Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesellschaften Europas und angrenzender Gebiete // *Jena: Haussknechtia*. Beheft 13. 2006. 192 s.

Martynenko V.B. Ground fires as a factor of maintenance of pine–larch forests in the Southern Urals // *Russian Journal of Ecology*. 2002. V. 33. № 3. P. 212–215.

Martynenko V.B., Mirkin B.M., Muldashev A.A. Syntaxonomy of Southern Urals forests as a basis for the system of their protection // *Russian Journal of Ecology*. 2008. V. 39. № 7. P. 459–465.

McGee G.G., Kimmerer R.W. Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, U.S.A. // *Canadian Journal of Forest Research*. 2002. V. 32. P. 1562–1576.

Meinshausen K. Beitrag zur Pflanzengeographie des Süd-Ural // *Linnaea*, 1859. Bd. XXX.

Mihai G. Microassociations muscinales de la Forêt de Mîrzesti, Iasi (Roumanie) // *Feddes Repertorium*. 1976. Bd. 87. H. 9/10. S. 659–669.

Miles C.J., Longton R.E. Deposition of moss spores in relation to distance from parent gametophytes // *Journal of Bryology*. 1992. V. 17. P. 355–368.

Miles C.J., Longton R.E. The roles of spores in reproduction in mosses // *Bot. J. Linn. Soc.* 1990. V. 104. P. 149–173.

Morran L.T., Parmenter M.D., Phillips P.C. Mutation load and rapid adaptation favour outcrossing over self-fertilization // *Nature*. 2009. V. 462. P. 350–352.

Newmaster S.G., Belland R.J., Arsenault A., Vitt D.H. Patterns of bryophyte diversity in humid coastal and inland cedar-hemlock forests of British Columbia // *Environ. Rev.* 2003. V. 11. P. 159–185.

Newton A.E., Wikström N., Bell N., Forrest L.L., Ignatov M.S. Dating of diversification of the pleurocarpous mosses // *Pleurocarpous Mosses: Systematics and Evolution* / Newton A.E., Tangney R.S. (eds.) Boca Raton, FL: CRC Press, 2007. P. 337–366.

Norden B., Appelqvist T. Conceptual problems of Ecological Continuity and its bioindicators // *Biodiversity and Conservation*. 2001. №10. P. 779–791.

Økland R.H. Patterns of bryophyte associations at different scales in a Norwegian boreal spruce forest // *J. Veg. Sci.* 1994. V. 5. № 1. P. 127–138.

Økland R.H. Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in norwegian boreal spruce forests. 1. Demography // *Journal of Ecology*. 1995. V. 83. P. 697–712.

Olson D.M., Dinerstein E. The Global 200: Priority Ecoregions for global conservation // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2002. V. 89. P. 199–224.

Orbán S. Life strategies in endangered bryophytes in Hungary // *Biol. Conserv.* 1992. V. 59. P. 109–112.

Pallas P.S. Reise durch verschieden Provinzen des Russischen Reich. St.-Peterburg, 1773.

Peciar V. Epiphytische Moosgesellschaften der Slowakei // *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae Botanica*. 1965. Bd. 9. P. 371–470.

Pharo E.J., Beattie A.J. The association between substrate variability and bryophyte and lichen diversity in eastern Australian forests // *The Bryologist*. 2002. V. 105. № 1. P. 11–26.

Philippi G., Oberdorfer E. Klasse Montio-Cardaminetea Br.-Bl. et Tx. 1943 // *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. 1977. Teil. 1. Aufl 2. S. 199–213.

Pianka E.R. On r- and K-selection // *Am. Nat.* 1970. V. 104. P. 592–597.

Pisarenko O.Yu. Bryophyte communities of Salair forests (South Siberia) // *Arctoa*. 1999. V. 8. P. 35–49.

Podpěra J. Ad bryophytorum cisuralensium cognitionem additamentum // *Publicat. de la Fac. des Sciences de l'Univers. Masaryk. № 5. Brno: Tiskem polygrafie*, 1921. 42 p.

Potemkin A.L., Kalinauskaite N. New liverwort records from Republic of Bashkortostan. 1 // *Arctoa*. 2008. V. 17. P. 203–205.

Price A.G., Dunham K., Carleton T.J., Band L. Variability of water fluxes through the black spruce (*Picea mariana*) canopy and feather moss (*Pleurozium schreberi*) carpet in the boreal forest of Northern Manitoba // *Journal of Hydrology*. 1997. V. 196. № 1–4. P. 310–323.

Pypker T.G., Unsworth M.H., Bond B.J. The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. II. Field measurements at the branch and canopy scale // *Canadian Journal of Forest Research*. 2006. V. 36. № 4. P. 819–832.

Rambo T.R., Muir P.S. Forest floor bryophytes of *Pseudotsuga menziesii*-*Tsuga heterophylla* stands in Oregon: influences of substrate and overstory // *Bryologist*. 1998. V. 101. № 1. P. 116–130.

Rambo T.R. Decaying logs and habitat heterogeneity: implications for bryophyte diversity in Western Oregon forests // *Northwest Science*. 2001. V. 75. № 3. P. 270–277.

Red Data Book of European Bryophytes. Trondheim: European Committee for Conservation of Bryophytes (ECCB), 1995. 291 p.

Rincon E., Grime J.P. Plasticity and light interception by six bryophytes of contrasted ecology // *Journal of Ecology*. 1989. V. 77. P. 439–446.

Rincón E. Growth responses of six bryophyte species to different light intensities // *Canadian Journal of Botany*. 1993. V. 71. P. 661–665.

Sanderson M.J. Molecular data from 23 proteins do not support a Precambrian origin of land plants // *American Journal of Botany*. 2003. V. 90. P. 954–956.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund: SBT-förlaget, 1993. 240 p.

Schubert R. Die Moosgesellschaften der Nationalparks Harz // *Mitteilungen zur floristischen Kartierung in Sachsen-Anhalt. Sonderheft 5*. 2008. 80 s.

Slack N.G. Host specificity of bryophytic epiphytes in Eastern North America // *J. Hattori Bot. Lab.* 1976. V. 41. P. 107–132.

Slack N.G. Species diversity and community structure in bryophytes // *Bull. N. Y. State Mus.* 1977. V. 428. P. 1–70.

Söderström L. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden // *Biol. Conserv.* 1988a. V. 45. № 3. P. 169–178.

Söderström L. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden // *Nordic Journal of Botany*. 1988b. V. 8. P. 89–97.

Springer S. Moosgesellschaften im Isartal südlich von München // *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft*. 2009. V. 79. P. 57–78.

ter Braak C.J., Smilauer P. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4. 5). Ithaca: Microcomputer Power, 2002. 500 p.

Thiers B.M. Morphological adaptations of the Jungermanniales (Hepaticae) to the tropical rainforest habitat // *Journ. Hattori Bot. Lab.* 1988. V. 64. P. 5–14.

Trass H., Vellak K., Ingerpuu N. Floristical and ecological properties for identifying primeval forests in Estonia // *Ann. Bot. Fennici*. 1999. V. 36. P. 67–80.

Тубанова Д.Я., Горюнов Д.В., Игнатова Е.А., Игнатов М.С. On the taxonomy of *Dicranum acutifolium* and *D. fuscescens* complexes (Dicranaceae, Bryophyta) in Russia // *Arctoa*. 2010. V. 19. P. 151–164.

van Zanten, B.O., Pócs T. Distribution and dispersal of bryophytes // *Advances Bryol.* 1981. V. 1. P. 479–562.

Vanderpoorten A., Sotiaux A., Sotiaux O. Integrating bryophytes into a forest management plan: lessons from grid-mapping in the forest of Soignes (Belgium) // *Cryptogamie, Bryol.* 2001. V. 22. № 3. P. 217–230.

Vitt D.H., Belland R.J. Attributes of rarity among Alberta mosses: patterns and prediction of species diversity // *Bryologist.* 1997. V. 100. № 1. P. 1–12.

Vitt D.H., Li Y., Belland R.J. Patterns of bryophyte diversity in peatlands of continental western Canada // *Bryologist.* 1995. V. 98. P. 218–227.

Vitt D.H., Halsey L.A., Bray J., Kinser A. Patterns of bryophyte richness in a complex boreal landscape: identifying key habitats at McClelland Lake Wetland // *The Bryologist.* 2003. V. 106. № 3. P. 372–382.

Walter H. Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. Bd 2. Gemäßigten und arktischen Zonen. Jena: G. Fischer, 1968. 1001 s.

Wäreborn I. Land molluscs and their environments in an oligotrophic area in southern Sweden // *Oikos.* 1969. V. 20. P. 461–479.

Weber H.E., Moravec J. & Theurillat J.-P. International Code of Phytosociological Nomenclature 3-rd edition // *J. Veget. Sci.* 2000. V. 11. № 5. P. 739–768.

Weibull H. Influence of tree species on the epilithic bryophyte flora in deciduous forests of Sweden // *Journal of Bryology.* 2001. V. 23. № 1. P. 55–66.

Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun–Blanquet approach // *Classification of plant communities* / Ed. R. H. Whittaker. The Hague. 1978. P. 287–399.

Wirth V. Flechtenflora. Bestimmung und ökologische Kennzeichnung der Flechten Südwest-deutschlands und angrenzender Gebiete. 2. Aufl. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1995. 661 s.

Yan X.L., Bao W.K., Pang X.Y., Zhang N.X. Chen J. Regeneration strategies influence ground bryophyte composition and diversity after forest clearcutting // *Annals of Forest Science.* 2013. V. 70. № 8. P. 845–861.

Zechmeister H., Mucina L. Vegetation of European springs: high-rank syntaxa of the Montio-Cardaminetea // *Journal of Vegetation Science.* 1994. V. 5. P. 385–402.

Zickendrath E. Beiträge zur Kenntnis der Moosflora Russlands. 1 // *Bull. d. I. Soc. d. Natur. d. Moskou. N. S.* 1895. Bd 8. № 1. S. 1–56.

Zickendrath E. Beiträge zur Kenntnis der Moosflora Russlands. 2 // *Bull. d. I. Soc. d. Natur. d. Moskou. N. S.* 1900. Bd 14. № 3. S. 241–366.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение к главе 3

Таблица 3.1

Бриокомпонент сероольховых лесов (союз *Alnion incanae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928)

Синтаксон	1	2	3	4
Количество описаний	33	41	15	7
Количество видов мхов	27	64	42	20
ОПП древесного яруса (%)	70	70	70	60
ОПП травяного яруса (%)	60	80	65	85
ОПП напочвенных мхов (%)	<1	<1	1	2

Эпифиты

<i>Pylaisia polyantha</i>	III	III	III	II
<i>Leskea polycarpa</i>	I	I	III	II
<i>Orthotrichum speciosum</i>	r	I	I	.
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	I	III	I	.
<i>Neckera pennata</i>	II	r		.

Виды, встречающиеся на основаниях стволов и гнилой древесине

<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	II	IV	II	V
<i>Sanionia uncinata</i>	II	III	II	V
<i>Amblystegium serpens</i>	II	III	IV	II
<i>Brachythecium salebrosum</i>	V	IV	II	I
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	I	I	r	II
<i>Callicladium haldanianum</i>	II	II	.	.
<i>Stereodon pallescens</i>	III	III	III	.
<i>Platygyrium repens</i>	I	II	IV	.
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	I	II	II	.
<i>Dicranum montanum</i>	r	+	I	.
<i>Chiloscyphus profundus</i>	I	I	I	.
<i>Chiloscyphus minor</i>	.	I	II	I

Эпигейные виды, иногда встречающиеся на камнях и валеже

<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	IV	III	III	II
<i>Brachythecium rivulare</i>	IV	I	I	I
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	II	I	I	.
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	II	r	III	.
<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	r	r	.	II
<i>Plagiochila porelloides</i>	I	+	.	II
<i>Brachythecium mildeanum</i>	.	+	II	II

Синтаксон	1	2	3	4
<i>Calliergon cordifolium</i>	.	I	III	I
<i>Calliergonella lindbergii</i>	.	II	I	.
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	.	г	II	.

Кроме того, единично встречены: *Anomodon rugelii* 2 – г; *Atrichum flavisetum* 2 – г; *A. undulatum* 3 – г; *Bryhnia scabrata* 2, 3 – г; *Bryum capillare* 2, 3 – г; *Calliergonella cuspidata* 3 – г; *Campylium stellatum* 2 – г; *Chiloscyphus polyanthus* 1, 2 – г; *Cirriphyllum piliferum* 2, 4 – г; *Climacium dendroides* 2, 3 – г; *Conocephalum conicum* 2 – г; *Cratoneuron filicinum* 2, 3 – г; *Dichodontium pellucidum* 2 – г; *Dicranum polysetum* 2 – г; *D. scoparium* 1 – г; *Drepanium recurvatum* 2 – г; *Drepanocladus aduncus* 3 – г; *Eurhynchiastrum pulchellum* 2 – г; *Fissidens taxifolius* 2, 4 – г; *Homalia trichomanoides* 1, 2 – г; *Hygroamblystegium humile* 2 – г; *Hygrohypnum luridum* 2 – г; *Leptodictyum riparium* 3 – г; *Lophozia ventricosa* 2 – г; *Orthotrichum obtusifolium* 2 – г; *Oxystegus tenuirostris* 2 – г; *Pellia epiphylla* 2,3 – г; *Plagiomnium medium* 2 – г; *P. rostratum* 2,3 – г; *Plagiothecium cavifolium* 2,3 – г; *P. denticulatum* 2,3 – г; *P. laetum* 2–4 – г; *P. nemorale* 1 – г; *Pleurozium schreberi* 2–4 – г; *Pohlia nutans* 2 – г; *Pohlia wahlenbergii* 1 – г; *Pseudobryum cinclidioides* 3 – г; *Ptilidium pulcherrimum* 2,3 – г; *Ptilium crista-castrensis* 2 – г; *Radula complanata* 2 – г; *Rhizomnium pseudopunctatum* 2 – г; *Rhodobryum roseum* 3, 4 – г; *Rhytidiadelphus subpinnatus* 4 – г; *Scapania undulata* 2 – г; *Sciuro-hypnum populeum* 2 – г; *Tetraphis pellucida* 2, 3 – г; *Thuidium assimile* 2 – г.

Синтаксоны:

1 – ассоциация *Alnetum incanae* Lüdi 1921;

2 – ассоциация *Crepido sibiricae-Alnetum incanae* Martynenko 2009 prov.;

3 – ассоциация *Ribeso nigri-Alnetum incanae* (Solomeshch in Martynenko et al. 2003) Martynenko et Shirokikh in Martynenko 2009;

4 – ассоциация *Calamagrostio obtusatae-Alnetum incanae* Shirokikh in Martynenko et al. 2008.

**Бриокомпонент дубовых лесов
(союз *Lathyro-Quercion roboris* Solomeshch et al. 1989)**

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7
Количество описаний	10	7	41	23	15	14	5
Количество видов мхов	24	27	33	21	14	16	13
ОПП древесного яруса (%)	65	75	60	55	65	85	40
ОПП травяного яруса (%)	50	30	50	55	45	20	70
ОПП напочвенных мхов (%)	3	<1	5	<1	<1	<1	10

Эпифиты

<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	II	V	II	V	V	II	I
<i>Pylaisia polyantha</i>	IV	V	III	II	III	I	.
<i>Anomodon longifolius</i>	II	II
<i>Anomodon viticulosus</i>	V	I
<i>Orthotrichum speciosum</i>	.	II	I	.	.	II	.
<i>Leucodon sciuroides</i>	.	II	II
<i>Frullania bolanderi</i>	I	.	I
<i>Orthotrichum affine</i>	.	I
<i>Neckera pennata</i>	.	.	I
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	.	.	I

Виды, растущие на основаниях стволов и гнилой древесине

<i>Stereodon pallescens</i>	+	III	IV	V	III	II	II
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	II	I	III	III	.	IV	I
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	I	III	III	.	III	I	I
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	II	I	II	II	III	I	II
<i>Amblystegium serpens</i>	III	III	II	II	.	.	.
<i>Platygyrium repens</i>	.	II	III	II	I	I	.
<i>Brachythecium salebrosum</i>	III	III	III	II	.	.	.
<i>Dicranum montanum</i>	III	I	III
<i>Radula complanata</i>	.	I	.	r	.	.	I
<i>Chiloscyphus profundus</i>	I	I
<i>Plagiothecium laetum</i>	.	I	.	r	.	.	.
<i>Callicladium haldanianum</i>	.	.	I	I	.	.	.
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	.	.	I	.	.	+	.
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	.	.	I	I	.	.	.

Эпилиты

<i>Sciuro-hypnum populeum</i>	II	II	I	.	.	.	II
<i>Tortella tortuosa</i>	.	III	II	I	III	II	.
<i>Homomallium incurvatum</i>	.	III	.	I	.	.	.
<i>Schistidium apocarpum</i>	.	II	.	I	.	.	.

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	.	.	II	I	.	I	III
<i>Pseudoleskeella tectorum</i>	II	.	.
Эпигейные виды, иногда встречающиеся на камнях и валеже							
<i>Brachythecium albicans</i>	II	.	III	I	.	I	I
<i>Dicranum scoparium</i>	I	.	I	.	III	.	.
<i>Rhodobryum roseum</i>	IV	.	.	.	I	.	.
<i>Syntrichia ruralis</i>	.	.	I	.	III	.	.
<i>Barbilophozia barbata</i>	.	.	II	.	.	.	II
<i>Polytrichum juniperinum</i>	.	.	II
<i>Ceratodon purpureus</i>	.	.	III	I	.	.	.
<i>Abietinella abietina</i>	.	.	.	I	V	.	.
<i>Rhytidium rugosum</i>	II	.	.
<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i>	III

Кроме того, единично встречены: *Brachythecium rutabulum* 3 – r; *Bryum capillare* 2, 3 – I; *B. caespiticium* 3 – r; *B. moravicum* 4, 6 – I; *Chiloscyphus minor* 1 – I; *Cirriphyllum piliferum* 1 – I; *Dicranum polysetum* 7 – I; *Drepanium recurvatum* 3 – r; *Eurhynchiastrum pulchellum* 7 – I; *Grimmia incurva* 6 – +; *Hedwigia ciliata* 4 – I; *Lepidozia reptans* 1 – I; *Lophozia ventricosa* 1 – I; *L. excisa* 6 – r; *Oxystegus tenuirostris* 6 – r; *Pleurozium schreberi* 3 – r; *Pohlia nutans* 1 – I; *Pseudoleskeella catenulata* 2 – I; *Ptilidium pulcherrimum* 1 – I; *Rhynchostegium arcticum* 2 – I; *Sanionia uncinata* 5 – I; *Sciuro-hypnum curtum* 1 – I; *Serpoleskea subtilis* 2 – I; *Syntrichia norvegica* 3 – r; *Tortella fragilis* 2 – I.

Синтаксоны:

- 1 – ассоциация *Lasero trilobi-Quercetum roboris* Solomeshch, Martynenko et Shirokikh 2009 prov.;
- 2 – ассоциация *Omphaloido scorpioidis-Quercetum roboris* Martynenko et Solomeshch in Martynenko 2009 prov.;
- 3 – ассоциация *Brachypodio pinnati-Quercetum roboris* Grigorjev in Solomeshch et al. 1989;
- 4 – ассоциация *Filipendulo vulgari-Quercetum roboris* Martynenko et al. 2008;
- 5 – ассоциация *Carici macrourae-Quercetum roboris* Gorczakovskij ex Solomeshch et al. 1989;
- 6 – ассоциация *Bistorto majoris-Quercetum roboris* (Martynenko et Zhigunov 2005) Martynenko 2009 prov.
- 7 – ассоциация *Aconogono alpini-Quercetum roboris* (Gorczakovskij ex Solomeshch et al. 1989) Martynenko 2009 prov.

Бриокомпонент липово-кленово-дубовых лесов
(союз *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae* Solomeschch et al. 1993,
подсоюз *Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae* Martynenko 2009 prov.)

Синтаксон	1	2
Количество описаний	84	123
Количество видов мхов	49	55
ОПП древесного яруса (%)	70	80
ОПП травяного яруса (%)	55	60
ОПП напочвенных мхов (%)	<1	<1

Эпифиты

<i>Pylaisia polyantha</i>	III	III
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	IV	III
<i>Leucodon sciuroides</i>	IV	III
<i>Serpoleskea subtilis</i>	I	I
<i>Anomodon longifolius</i>	I	I
<i>Neckera pennata</i>	I	I
<i>Dicranum viride</i>	I	I
<i>Anomodon viticulosus</i>	I	I
<i>Orthotrichum speciosum</i>	I	I
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	I	I

Виды, растущие на основаниях стволов и гнилой древесине

<i>Stereodon pallescens</i>	V	II
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	V	IV
<i>Brachythecium salebrosum</i>	IV	III
<i>Dicranum montanum</i>	III	II
<i>Callicladium haldanianum</i>	II	II
<i>Amblystegium serpens</i>	II	II
<i>Platygyrium repens</i>	II	I
<i>Chiloscyphus profundus</i>	I	I
<i>Sanionia uncinata</i>	I	I
<i>Radula complanata</i>	I	II
<i>Chiloscyphus minor</i>	I	II
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	I	+
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	I	I
<i>Plagiothecium laetum</i>	I	I

Синтаксон	1	2
<i>Bryum moravicum</i>	I	I
<i>Dicranum fragilifolium</i>	I	I
Эпилиты		
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	I	I
<i>Brachythecium albicans</i>	I	I
<i>Brachythecium geheebii</i>	г	г
Эпигейные виды, иногда встречающиеся на камнях и валеже		
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	III	IV
<i>Fissidens taxifolius</i>	I	II
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	I	I
<i>Dicranum scoparium</i>	I	г
<i>Pleurozium schreberi</i>	г	г
<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	.	I

Кроме того, единично встречены: *Anomodon attenuatus* 1 – I; *Atrichum undulatum* 1 – I; *Brachythecium capillaceum* 2 – I; *B. rivulare* 2 – r; *B. rutabulum* 2 – r; *Bryum capillare* 1 – r; *Ceratodon purpureus* 1 – I; *Climacium dendroides* 2 – r; *Dicranum flagellare* 1 – I; *D. majus* 2 – r; *Fissidens bryoides* 2 – r; *Grimmia hartmanii* 1 – r; *Haplocladium microphyllum* 2 – I; *Homalia trichomanoides* 2 – I; *Homomallium incurvatum* 1 – r; *Hylocomiastrum pyrenaicum* 2 – r; *Hypnum cupressiforme* 1 – r; *Leskea polycarpa* 2 – r; *Metzgeria furcata* 1 – r; *Orthotrichum affine* 1 – I; *O. pallens* 1 – I; *Oxystegus tenuirostris* 1 – r; *Plagiomnium ellipticum* 2 – I; *P. rostratum* 2 – r; *Plagiothecium denticulatum* 2 – I; *Pohlia nutans* 1 – I; *Ptilidium pulcherrimum* 1 – I; *Pylaisia selwynii* 2 – r; *Rhizomnium punctatum* 2 – r; *Rhynchostegium arcticum* 2 – r; *Rhytidadelphus triquetrus* 2 – r; *Schistidium apocarpum* 1 – r; *Sciuro-hypnum curtum* 2 – I; *S. populeum* 1 – r; *S. starkei* 2 – I; *Taxyphyllum wissgrillii* 2 – r; *Tetraphis pellucida* 2 – I.

Синтаксоны:

1 – ассоциация ***Brachypodio pinnati-Tilietum cordatae*** Grigorjev ex Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005;

2 – ассоциация ***Stachyo sylvaticae-Tilietum cordatae*** Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005.

Бриокомпонент сосново-широколиственных лесов
(союз *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae* Solomeshch et al. 1993,
подсоюз *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris*
Martynenko et Shirokikh 2009 prov.)

Синтаксон	1	2	3	4
Количество описаний	65	45	11	22
Количество видов мхов	53	65	34	26
ОПП древесного яруса (%)	70	60	70	65
ОПП травяного яруса (%)	40	50	65	55
ОПП напочвенных мхов (%)	<1	<1	<1	<1

Эпифиты

<i>Pylaisia polyantha</i>	II	II	IV	II
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	I	II	II	III
<i>Leucodon sciuroides</i>	r	I	.	I
<i>Serpoleskea subtilis</i>	I	r	.	r
<i>Anomodon longifolius</i>	r	r	.	.
<i>Neckera pennata</i>	I	r	.	.
<i>Dicranum viride</i>	r	I	.	.
<i>Orthotrichum speciosum</i>	.	.	I	I
<i>Homalia trichomanoides</i>	r	r	.	.
<i>Haplocladium microphyllum</i>	.	.	II	.
<i>Frullania bolanderi</i>	r	r	.	.

Виды, встречающиеся на основаниях стволов и гнилой древесине

<i>Stereodon pallescens</i>	IV	IV	V	V
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	III	III	IV	V
<i>Brachythecium salebrosum</i>	III	III	IV	IV
<i>Dicranum montanum</i>	V	IV	III	IV
<i>Callicladium haldanianum</i>	IV	IV	III	III
<i>Amblystegium serpens</i>	II	+	IV	III
<i>Platygyrium repens</i>	II	I	III	.
<i>Chiloscyphus profundus</i>	II	II	II	III
<i>Sanionia uncinata</i>	V	II	I	III

Синтаксон	1	2	3	4
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	III	III	III	I
<i>Radula complanata</i>	I	I	I	I
<i>Chiloscyphus minor</i>	r	r	II	I
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	+	I	II	II
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	.	I	I	I
<i>Plagiothecium laetum</i>	.	r	r	I
<i>Pohlia nutans</i>	I	I	I	.
<i>Dicranum flagellare</i>	I	I	I	I
<i>Bryum moravicum</i>	r	r	.	.
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	r	r	.	.
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	r	r	.	.
<i>Tetraphis pellucida</i>	+	r	.	.
Эпилиты				
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	r	r	.	.
<i>Homomallium incurvatum</i>	r	r	.	.
<i>Dicranum flexicaule</i>	.	r	I	.
<i>Entodon schleicheri</i>	.	.	I	.
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	.	.	I	.
Эпигейные виды, иногда встречающиеся на камнях и валеже				
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	V	I	II	II
<i>Dicranum scoparium</i>	IV	II	I	I
<i>Pleurozium schreberi</i>	IV	III	II	I
<i>Hylocomium splendens</i>	III	I	.	.
<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	I	r	II	I
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	III	+	.	.
<i>Dicranum polysetum</i>	II	II	.	.
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	II	+	.	.
<i>Fissidens taxifolius</i>	.	.	.	r
<i>Ceratodon purpureus</i>	I	r	.	.
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	.	.	r	.

Синтаксон	1	2	3	4
<i>Climacium dendroides</i>	г	.	.	.
<i>Plagiomnium rostratum</i>	г	.	.	.
<i>Polytrichum juniperinum</i>	I	г	.	.
<i>Rhodobryum roseum</i>	г	г	.	.
<i>Mnium stellare</i>	г	г	.	.
<i>Barbilophozia barbata</i>	г	г	.	.
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	г	г	.	.
<i>Dicranum fuscescens</i>	г	г	.	.
<i>Dicranum undulatum</i>	г	г	.	.
<i>Calliergonella lindbergii</i>	.	г	г	.
<i>Lophozia ventricosa</i>	г			г

Кроме того, единично встречены: *Abietinella abietina* 2 – г; *Anomodon attenuatus* 2 – г; *A. rugelii* 2 – г; *Atrichum flavisetum* 1 – I; *Brachythecium mildeanum* 2 – г; *Bryum capillare* 2 – г; *Campyliadelphus chrysophyllus* 1 – г; *Campylidium calcareum* 1 – г; *Cynodontium strumiferum* 3 – г; *Distichium capillaceum* 2 – г; *Ditrichum flexicaule* 2 – г; *Drepanocladus aduncus* 3 – г; *Hedwigia ciliata* 2 – г; *Hygroamblystegium humile* 2 – г; *Hylocomiastrum umbratum* 1 – г; *Hypnum cupressiforme* 2 – г; *Leskea polycarpa* 3 – г; *Orthotrichum obtusifolium* 3 – г; *Plagiochila porelloides* 2 – г; *Rhizomnium pseudopunctatum* 2 – г; *Rhytidium rugosum* 2 – г; *Tortella tortuosa* 2 – г.

Синтаксоны:

- 1 – ассоциация *Euonymo verrucosae-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2007;
- 2 – ассоциация *Tilio cordatae-Pinetum sylvestris* Martynenko 2009 prov.;
- 3 – ассоциация *Carici arnellii-Pinetum sylvestris* Solomeshch et Martynenko in Martynenko 2009 prov.;
- 4 – ассоциация *Galio odorati-Pinetum sylvestris* Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005.

**Бриокомпонент темнохвойных
и широколиственно-темнохвойных травяных лесов
(союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomeshch et al. 1993)**

Синтаксон	1	2	3	4	5	6
Количество описаний	12	29	35	42	21	56
Количество видов мхов	38	42	63	78	76	80
ОПП древесного яруса (%)	70	85	75	80	55	65
ОПП травяного яруса (%)	50	60	55	75	50	65
ОПП напочвенных мхов (%)	1	3	10	5	20	10

Эпифиты

<i>Pylaisia polyantha</i>	II	II	II	II	II	I
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	.	IV	II	III	II	r
<i>Orthotrichum speciosum</i>	.	I	I	I	I	.
<i>Neckera pennata</i>	.	I	I	II	I	r
<i>Serpoleskea subtilis</i>	.	.	r	r	I	.
<i>Homalia trichomanoides</i>	.	I	r	I	I	.
<i>Dicranum viride</i>	.	+	I	II	I	.
<i>Lejeunea cavifolia</i>	.	.	r	r	.	r
<i>Anomodon longifolius</i>	.	I	r	+	.	.
<i>Anomodon viticulosus</i>	.	.	r	I	I	.
<i>Frullania bolanderi</i>	.	.	.	I	.	r

Виды, встречающиеся на стволах и гнилой древесине

<i>Stereodon pallescens</i>	V	IV	V	V	IV	IV
<i>Sanionia uncinata</i>	III	III	V	V	IV	V
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	III	V	III	V	II	V
<i>Dicranum montanum</i>	IV	IV	V	IV	IV	V
<i>Callicladium haldanianum</i>	II	IV	V	IV	II	II
<i>Chiloscyphus profundus</i>	V	IV	IV	III	II	IV
<i>Brachythecium salebrosum</i>	III	V	IV	IV	II	II
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	II	II	IV	III	III	IV
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	IV	I	II	III	I	III
<i>Plagiothecium laetum</i>	III	I	II	I	r	III
<i>Amblystegium serpens</i>	II	II	II	II	I	I
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	IV	+	I	II	II	I
<i>Chiloscyphus minor</i>	I	I	I	II	II	II
<i>Radula complanata</i>	I	II	II	II	I	I

Синтаксон	1	2	3	4	5	6
<i>Platygyrium repens</i>	.	II	I	II	II	I
<i>Pohlia nutans</i>	III	.	+	I	I	+
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	I	I	I	I	I	I
<i>Tetraphis pellucida</i>	I	.	I	II	+	II
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	.	.	r	I	.	III
<i>Dicranum flagellare</i>	.	.	+	I	+	I
<i>Bryum moravicum</i>	.	.	r	.	I	.
<i>Lophozia longidens</i>	.	.	.	I	I	II
<i>Lophozia ventricosa</i>	.	.	.	r	I	II
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	.	.	.	r	.	II
<i>Herzogiella seligeri</i>	.	.	.	r	.	r
<i>Barbilophozia hatcheri</i>	.	.	.	I	.	I
<i>Lepidozia reptans</i>	.	.	.	r	r	I
<i>Jamesoniella autumnalis</i>	r	I
<i>Cynodontium strumiferum</i>	r	I
Эпилиты						
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	I	.	II	II	II	I
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	.	r	.	r	.	III
<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i>	.	r	r	.	II	.
<i>Tortella tortuosa</i>	.	.	r	.	II	.
<i>Schistidium apocarpum s.l.</i>	.	.	.	r	I	.
<i>Pohlia cruda</i>	.	.	.	I	+	.
<i>Hypnum cupressiforme</i>	.	.	.	I	+	r
<i>Oxystegus tenuirostris</i>	.	.	.	r	.	I
Эпигейные виды, иногда встречающиеся на камнях и валеже						
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	V	V	V	V	III	III
<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	V	.	II	II	II	II
<i>Pleurozium schreberi</i>	III	II	IV	IV	V	V
<i>Dicranum scoparium</i>	III	II	III	II	III	V
<i>Hylocomium splendens</i>	II	.	III	II	IV	IV
<i>Rhodobryum roseum</i>	II	r	III	II	I	II
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	+	.	I	III	+	IV
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	II	I	IV	IV	V	II
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	.	.	III	I	I	IV

Синтаксон	1	2	3	4	5	6
<i>Dicranum polysetum</i>	I	.	I	r	I	I
<i>Dicranum fuscescens</i>	I	I	+	r	.	I
<i>Plagiomnium medium</i>	+	.	I	II	.	I
<i>Polytrichum juniperinum</i>	I	.	.	r	.	r
<i>Mnium stellare</i>	+	.	.	+	I	.
<i>Abietinella abietina</i>	+	.	r	.	II	.
<i>Atrichum undulatum</i>	.	I	+	II	+	r
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	.	II	I	III	I	.
<i>Fissidens taxifolius</i>	.	r	+	I	I	.
<i>Eurhynchium angustirete</i>	.	I	II	II	.	r
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	I	.	.	r	r	r
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	I	+	r	I	.	I
<i>Climacium dendroides</i>	+	.	+	r	r	I
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>	.	.	r	r	I	III
<i>Ceratodon purpureus</i>	+	I	.	r	r	.
<i>Thuidium assimile</i>	.	.	r	I	I	r
<i>Plagiochila porelloides</i>	.	r	+	II	I	II
<i>Hylocomiastrum umbratum</i>	.	.	.	I	.	III
<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i>	.	.	.	II	.	II
<i>Mnium lycopodioides</i>	II
<i>Rhizomnium punctatum</i>	.	I	.	+	.	I
<i>Plagiomnium rostratum</i>	.	r	.	r	r	I
<i>Thuidium recognitum</i>	.	.	r	.	r	.
<i>Campylium stellatum</i>	.	.	r	.	.	I
<i>Atrichum flavisetum ml</i>	.	.	.	I	I	I
<i>Orthocaulis attenuatus</i>	.	.	.	r	.	I
<i>Mnium marginatum</i>	r	r

Кроме того, единично встречены: *Barbilophozia barbata* 6 – I; *B. lycopodioides* 6 – I; *Brachythecium albicans* 4 – r; *B. mildeanum* 1 – I; *B. rutabulum* 4 – I; *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* 5 – r; *Calliergon cordifolium* 6 – I; *C. giganteum* 6 – I; *Calliergonella lindbergii* 3 – r; *Calypogeia integristipula* 3 – r; *Cephaloziella hampeana* 5 – r; *Chiloscyphus polyanthos* 6 – r; *Conocephalum conicum* 3 – r; *Dicranella heteromalla* 4 – r; *Dicranum fragilifolium* 3 – r; *Distichium capillaceum* 5 – +; *Ditrichum flexicaule* 5 – r; *Drepanium recurvatum* 5 – r; *Encalypta procera* 5 – r; *Entodon schleicheri* 5 – r; *Grimmia incurva* 5 – r; *Homomallium incurvatum* 5 – I; *Iwatsukiella leucotricha* 6 – I;

Leucodon sciuroides 4 – +; *Marchantia polymorpha* 5 – r; *Orthotrichum obtusifolium* 2 – r; *Plagiomnium confertidens* 4 – r; *Plagiopus oederianus* 5 – I; *Polytrichastrum pallidisetum* 6 – r; *P. formosum* 6 – I; *P. longisetum* 6 – I; *Pseudeskeella catenulata* 5 – r; *P. tectorum* 2 – r; *Scapania undulata* 6 – I; *Sphagnum capillifolium* 6 – r; *S. squarrosum* 6 – r; *Tritomaria exsectiformis* 6 – r.

Синтаксоны:

Подсоюз *Tilio cordatae-Piceenion obovatae* Martynenko et al. 2008:

1 – ассоциация *Carici rhizinae-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. 1993;

2 – ассоциация *Brachypodio sylvatici-Abietetum sibiricae* Martynenko et Zhigunova 2007;

3 – ассоциация *Frangulo alni-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunova 2007;

4 – ассоциация *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunova 2007;

5 – ассоциация *Violo collinae-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunov in Martynenko et al. 2005.

Подсоюз *Aconito septentrionalis-Piceenion obovatae* Martynenko et al. 2008:

6 – ассоциация *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae* Solomeshch et al. ex Martynenko et al. 2008.

**Бриокомпонент темнохвойных зеленомошных
и высокоствольно-зеленомошных лесов**
(союз *Piceion excelsae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928)

Синтаксон	1	2	3	4	5
Количество описаний	52	77	21	28	6
Количество видов мхов	70	95	69	62	62
ОПП древесного яруса (%)	60	65	55	60	70
ОПП травяного яруса (%)	40	60	25	30	60
ОПП напочвенных мхов (%)	75	55	60	80	60

Эпифиты

<i>Pylaisia polyantha</i>	+	r	II	I	.
<i>Dicranum viride</i>	.	r	+	+	.
<i>Serpoleskea subtilis</i>	I	.	.	+	.
<i>Frullania bolanderi</i>	r	r	.	+	.
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	.	r	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 стволах 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

Синтаксон	1	2	3	4	5
<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
Эпилиты					
<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

Синтаксон	1	2	3	4	5
<i>Dicranum polysetum</i>	II	r	III	V	.
<i>Sciuro-hypnum curtum</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, единично 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–+; *B. pseudotriquetrum* 3–r; *Bucklandiella microcarpa* 1–r; *Calliargon cordifolium* 2–r; *Calliargonella 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; *D. flexicaule* 1, 3–r; *D. undulatum* 1–r; *Encalypta procera* 3–I; *Entodon concinnus* 3–r; *E. schleicheri* 3–r; *Fissidens taxifolius* 3–r; *Isopterygiopsis pulchella* 2–I; *Jamesoniella autumnalis* 2–I; *Leptobryum pyriforme* 1, 4–r; *Marchantia polymorpha* 3–r; *Mnium*

lycopodioides 2 – r; *M. marginatum* 4 – r; *M. spinosum* 1 – I; *Oncophorus wahlenbergi* 4 – r; *Orthothecium intricatum* 4 – r; *Plagiomnium ellipticum* 2 – r; *Plagiothecium cavifolium* 1 – r; *Polytrichastrum alpinum* 1,5 – r; *P. formosum* 1 – I; *Polytrichum piliferum* 1 – r; *P. strictum* 1 – r; *Pseudobryum cinclidioides* 2 – r; *Preissia quadrata* 4 – r; *Ptilidium ciliare* 4 – r; *Schistochilopsis incisa* 1 – r; *Sciuro-hypnum populeum* 1 – I; *Sphagnum fallax* 2 – r; *S. girgensohnii* 2 – r; *S. magellanicum* 2 – r; *S. squarrosum* 2 – r; *Tritomaria quinquedentata* 4,5 – r.

Синтаксоны:

Подсоюз *Eu-Piceenion* К.-Lund 1981:

1 – ассоциация *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* (Caj. 1921) К.-Lund 1962.

Подсоюз *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae* Zaugolnova et al. 2009:

2 – ассоциация *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov.;

3 – ассоциация *Asaro europaei-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov.;

4 – ассоциация *Equiseto scirpoidis-Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunova 2004;

5 – ассоциация *Adenophoro lilifoliae-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov.

Бриокомпонент светлохвойных зеленомошных лесов
(союз *Dicrano-Pinion* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962)

Синтаксон	1	2	3	4	5	6
Количество описаний	15	8	21	40	18	18
Количество видов мхов	27	38	32	54	32	46
ОПП древесного яруса (%)	50	40	50	55	55	65
ОПП травяного яруса (%)	45	5	45	40	45	25
ОПП напочвенных мхов (%)	20	15	40	50	70	60

Эпифиты

<i>Pylaisia polyantha</i>	r	I	.	r	.	I
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	.	.	r	r	.	I
<i>Orthotrichum speciosum</i>	r
<i>Dicranum viride</i>	I
<i>Anomodon viticulosus</i>	r

Виды, встречающиеся на стволах и гнилой древесине

<i>Dicranum montanum</i>	III	III	III	III	IV	V
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	III	II	III	IV	IV	IV
<i>Stereodon pallescens</i>	III	II	III	III	III	IV
<i>Pohlia nutans</i>	III	II	III	III	I	II
<i>Brachythecium salebrosum</i>	II	II	I	I	.	II
<i>Chiloscyphus profundus</i>	III	.	+	+	+	I
<i>Callicladium haldanianum</i>	I	.	+	II	+	III
<i>Sanionia uncinata</i>	.	II	II	II	II	V
<i>Dicranum flagellare</i>	.	I	II	III	II	I
<i>Platygyrium repens</i>	.	II	.	r	r	II
<i>Amblystegium serpens</i>	I	.	.	r	.	+
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	I	r	r	r	r	+
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	I	.	.	.	r	.
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	I	.	.	+	.	+
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	I	I
<i>Chiloscyphus minor</i>	+	.	.	r	.	.
<i>Plagiothecium laetum</i>	I	I
<i>Cephaloziella hampeana</i>	.	I	I	.	I	.
<i>Radula complanata</i>	.	.	I	I	.	.
<i>Cynodontium strumiferum</i>	.	I	.	I	.	.

Синтаксон	1	2	3	4	5	6
Эпилиты						
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	.	II	.	+	II	+
<i>Hedwigia ciliata</i>	.	II	r	+	+	.
<i>Dicranum spadiceum</i>	.	I	.	.	r	.
<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i>	II
<i>Pohlia cruda</i>	.	.	.	+	.	I
<i>Grimmia longirostris</i>	.	.	.	I	+	.
<i>Ditrichum flexicaule</i>	+	+
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	.	.	.	+	.	I
Эпигейные виды, иногда встречающиеся на камнях и валеже						
<i>Pleurozium schreberi</i>	IV	V	V	V	V	V
<i>Dicranum polysetum</i>	II	V	IV	IV	IV	V
<i>Dicranum scoparium</i>	III	III	IV	IV	IV	IV
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	I	I	V	V	I	IV
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	I	I	V	V	V	III
<i>Hylocomium splendens</i>	.	II	V	V	V	IV
<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	IV	II	I	II	+	.
<i>Polytrichum juniperinum</i>	II	IV	II	II	II	+
<i>Rhytidium rugosum</i>	IV	I
<i>Polytrichum piliferum</i>	.	III	.	I	.	.
<i>Ceratodon purpureus</i>	.	II	I	I	.	.
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	r	.	.	r	.	III
<i>Rhodobryum roseum</i>	I	.	I	III	.	I
<i>Dicranum fuscescens</i>	I	.	I	I	II	I
<i>Abietinella abietina</i>	.	I	I	I	.	I
<i>Polytrichum strictum</i>	.	.	.	+	r	+
<i>Dicranum bonjeanii</i>	.	.	+	+	.	.
<i>Dicranella heteromalla</i>	.	I	.	I	.	.
<i>Barbilophozia barbata</i>	.	I	.	.	I	.
<i>Brachythecium albicans</i>	.	.	I	.	.	I
<i>Tetraphis pellucida</i>	.	.	.	I	I	.

Кроме того, единично встречены: *Andreaea rupestris* 2 – r; *Aulacomnium palustre* 3, 4 – r; *Atrichum undulatum* 4 – r; *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* 6 – r; *Bryum caespiticium* 1 – r; *B. capillare* 2 – r; *B. moravicum* 6 – +; *Bucklandiella microcarpa*

5 – г; *Cephaloziella divaricata* 4 – г; *Cirriphyllum piliferum* 5 – г; *Climacium dendroides* 6 – а; *Cynodontium tenellum* 2 – I; *Dicranum brevifolium* 3 – г; *Oxyrrrhynchium hians* 2 – г; *Fissidens taxifolius* 4 – г; *Frullania dilatata* 2 – г; *Grimmia elatior* 2 – г; *Hylocomiastrum pyrenaicum* 3 – г; *Hypnum cupressiforme* 2 – г; *Lophozia excisa* 2 – г; *L. ventricosa* 4 – г; *Lophozia longidens* 4 – г; *Marchantia polymorpha* 6 – а; *Mnium stellare* 6 – а; *Oncophorus wahlenbergii* 6 – а; *Orthocaulis attenuatus* 4 – г; *Plagiomnium ellipticum* 6 – г; *P. medium* 4 – г; *Rhytidiadelphus subpinnatus* 4 – г; *Schistidium apocarpum* 3 – г; *Sciuro-hypnum populeum* 4 – г; *S. starkei* 4 – г; *Serpoleskea subtilis* 4 – г; *Sphagnum capillifolium* 4 – г; *Thuidium assimile* 6 – I; *Tortella fragilis* 5 – г; *T. tortuosa* 6 – г.

Синтаксоны:

- 1 – ассоциация *Antennario dioicae-Pinetum sylvestris* Solomesch et al. 1992;
- 2 – ассоциация *Cladonio arbusculae-Pinetum sylvestris* (Caj. 1921) K.-Lund 1967;
- 3 – ассоциация *Violo rupestris-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003;
- 4 – ассоциация *Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003 ;
- 5 – ассоциация *Seseli krylovii-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2008;
- 6 – ассоциация *Zigadeno sibirici-Pinetum sylvestris* Martynenko et Zhigunova 2004.

**Бриокомпонент гемибореальных светлохвойных
и светлохвойно-мелколиственных лесов**
(класс *Brachypodio-Betuletea* Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991)

Союз	<i>Caragano-Pinion</i>		<i>Veronico-Pinion</i>		<i>Trollio-Pinion</i>			
	1	2	3	4	5	6	7	8
Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8
Количество описаний	31	57	74	27	90	17	58	14
Количество видов мхов	43	77	63	23	47	38	50	21
ОПП древесного яруса (%)	40	50	55	65	55	55	50	65
ОПП травяного яруса (%)	20	35	55	55	65	65	55	75
ОПП мхов (%)	5	10	5	<1	15	3	5	5

Эпифиты

<i>Pylaisia polyantha</i>	r	II	II	III	I	III	II	.
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	r	II	I	.	r	.	I	.
<i>Orthotrichum speciosum</i>	r	r	r	.	r	r	.	.
<i>Dicranum viride</i>	.	I	r
<i>Anomodon longifolius</i>	.	+	I
<i>Anomodon viticulosus</i>	.	+	r
<i>Leucodon sciuroides</i>	.	I

Виды, растущие на основаниях стволов и гнилой древесине

<i>Stereodon pallescens</i>	V	IV	IV	IV	I	V	V	I
<i>Sanionia uncinata</i>	V	I	II	II	II	III	V	I
<i>Dicranum montanum</i>	III	III	III	r	II	V	III	II
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	III	I	II	II	r	IV	IV	.
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	II	II	II	r	I	V	V	II
<i>Brachythecium salebrosum</i>	II	II	III	III	+	III	III	.
<i>Pohlia nutans</i>	III	I	II	.	+	IV	IV	+
<i>Callicladium haldanianum</i>	I	I	I	r	I	V	I	II
<i>Amblystegium serpens</i>	r	r	I	II	r	+	+	.
<i>Chiloscyphus profundus</i>	r	r	+	.	r	III	III	.
<i>Dicranum flagellare</i>	I	+	+	.	I	III	I	I
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	I	+	I	r	r	r	+	.
<i>Platygyrium repens</i>	I	II	+	.	+	+	+	.
<i>Radula complanata</i>	r	+	r	.	I	.	r	.
<i>Chiloscyphus minor</i>	.	+	r	.	r	.	r	.
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	.	I	r	.	I	.	.	.

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Plagiothecium laetum</i>	.	I	r	.	.	II	+	+
<i>Bryum moravicum</i>	I	r	r
<i>Bryum capillare</i>	.	r	r	r
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	r	r	.	r	I	.	.	.
<i>Drepanium recurvatum</i>	.	r	.	.	r	.	.	.
<i>Cephaloziella hampeana</i>	r	.	.	.	I	.	.	.
Эпилиты								
<i>Schistidium apocarpum s.l.</i>	I	II	r	r	.	.	r	.
<i>Tortella tortuosa</i>	+	III	I	.	r	.	I	.
<i>Ditrichum flexicaule</i>	.	II
<i>Homomallium incurvatum</i>	+	r	r	+	.	.	r	.
<i>Hedwigia ciliata</i>	r	+	r	r	.	.	r	.
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	r	r	r	.	r	.	+	r
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	+	+	.	.	r	.	II	.
<i>Pohlia cruda</i>	.	r	r	.	.	.	r	.
Эпигейные виды, иногда встречающиеся на камнях и валеже								
<i>Pleurozium schreberi</i>	V	IV	IV	.	V	V	V	III
<i>Dicranum scoparium</i>	V	II	III	r	I	III	V	II
<i>Hylocomium splendens</i>	III	II	II	.	II	II	III	.
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	II	I	II	r	III	II	IV	II
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	III	II	I	.	II	II	III	+
<i>Dicranum polysetum</i>	V	II	II	.	I	I	III	.
<i>Ceratodon purpureus</i>	III	r	+	III	r	I	II	.
<i>Dicranum fuscescens</i>	IV	+	+	.	r	I	I	+
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	II	r	II	r	I	V	II	.
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	r	I	I	I	I	III	I	II
<i>Rhodobryum roseum</i>	.	.	+	.	III	IV	III	III
<i>Abietinella abietina</i>	I	III	+	+	r	.	.	.
<i>Syntrichia ruralis</i>	r	II	+	+
<i>Rhytidium rugosum</i>	.	I
<i>Climacium dendroides</i>	.	.	+	.	r	r	r	+
<i>Plagiomnium medium</i>	I	+	.	II
<i>Polytrichum juniperinum</i>	I	r	+	.	r	.	r	I
<i>Brachythecium albicans</i>	r	r	+	.	.	.	r	.
<i>Atrichum undulatum</i>	.	r	.	.	I	.	.	.

Кроме того, единично встречены: *Atrichum flavisetum* 5 – r; *Aulacomnium palustre* 3 – r; *Barbilophozia barbata* 2 – +; *Brachythecium campestre* 2 – r; *B. erythrorrhizon* ssp. *asiaticum* 5 – r; *B. mildeanum* 3 – r; *B. capillaceum* 6 – r; *B. rutabulum* 3 – r; *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* 2 – r; *Bryum caespiticium* 7 – r; *B. pallens* 2 – r; *B. pseudotriquetrum* 3 – r; *Campyliadelphus chrysophyllus* 2, 3 – r; *Campylium stellatum* 2, 8 – r; *Cephaloziella divaricata* 1 – r; *Cirriphyllum piliferum* 6, 8 – r; *Dicranella heteromalla* 6 – r; *Dicranum bonjeanii* 3, 7 – r; *D. flexicaule* 2, 3 – r; *D. fragilifolium* 2 – I; *D. spadiceum* 2 – r; *Didymodon rigidulus* 2 – r; *Distichium capillaceum* 2 – +; *Encalypta procera* 2 – +; *Entodon schleicheri* 2 – r; *Fissidens taxifolius* 7 – I; *Frullania bolanderi* 5 – I; *Grimmia laevigata* 2 – r; *G. pulvinata* 3 – r; *Haplocladium microphyllum* 2, 7 – r; *Homalothecium sericeum* 2 – +; *Hygroamblystegium varium* 3 – r; *Hypnum cupressiforme* 2 – I; *Jamesoniella autumnalis* 7 – r; *Lepidozia reptans* 5 – r; *Leptobryum pyriforme* 2, 5 – r; *Leptodictyum riparium* 5 – r; *Lescuraea saxicola* 2 – r; *Lophoziopsis longidens* 6 – r; *Lophozia ventricosa* 3, 6 – r; *Neckera besseri* 2 – r; *Oxyrrhynchium hians* 2, 3 – r; *Plagiomnium ellipticum* 3 – r; *Plagiomnium rostratum* 6, 7 – r; *Plagiothecium denticulatum* 2, – r; *Polytrichum piliferum* 3 – r; *P. strictum* 4 – r; *Pseudeskeella tectorum* 2, 7 – r; *P. catenulata* 1, 2 – r; *Serpoleskea subtilis* 7 – +; *Schistidium crassipilum* 1 – r; *S. submuticum* 1, 7 – r; *Tetraphis pellucida* 5, 6 – r; *Thuidium assimile* 3 – r; *Tortella fragilis* 2 – r; *Weissia controversa* 2 – r.

Синтаксоны:

СОЮЗ *Caragano fruticis-Pinion sylvestris* Solomeshch et al. 2002

1 – acc. *Carici caryophylleae-Pinetum sylvestris* Martynenko in Ermakov et al. 2000
2 – acc. *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris* Solomeshch et al. 2002

СОЮЗ *Veronico teucrii-Pinion sylvestris* Ermakov et al. 2000

3 – acc. *Pyrethro corymbosi-Pinetum sylvestris* Solomeshch in Ermakov et al. 2000
4 – acc. *Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae* Solomeshch in Ermakov et al. 2000

СОЮЗ *Trollio europaea-Pinion sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000

5 – acc. *Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000

6 – acc. *Geo rivale-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003

7 – acc. *Seseli krylovii-Laricetum sukaczewii* Martynenko et al. 2003

8 – acc. *Myosotido sylvaticae-Pinetum sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000

Таблица 3.9

Бриокомпонент условно-коренных лесов Республики Башкортостан

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Число описаний	96	115	287	139	195	132	52	120	88	101	179
Количество видов мхов	74	65	71	81	121	124	69	91	82	64	67
Эпифиты											
<i>Pylaisia polyantha</i>	III	III	III	II	II	I	+	I	I	III	II
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	II	III	III	II	II	I	.	+	I	I	I
<i>Orthotrichum speciosum</i>	I	+	I	I	I	.	.	r	r	r	r
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	r	r	I	r	r	I
<i>Neckera pennata</i>	I	r	I	I	I
<i>Homalia trichomanoides</i>	I	.	I	r	I	I
<i>Leucodon sciuroides</i>	.	I	III	I	I	.	.	.	I	.	.
<i>Anomodon longifolius</i>	.	r	I	I	I	I	.	.	+	+	.
<i>Anomodon viticulosus</i>	.	+	I	.	I	.	.	r	+	r	.
<i>Serpoleskea subtilis</i>	.	r	I	I	+	+	I	r	.	+	.
<i>Dicranum viride</i>	.	.	I	I	I	+	.	I	r	r	.
<i>Frullania bolanderi</i>	.	r	.	r	I	+	r	.	.	.	I
<i>Anomodon attenuatus</i>	.	.	r	r	.	I
<i>Leskea polycarpa</i>	II	.	r	r
<i>Haplodadium microphyllum</i>	.	.	r	r	r	.	r
Виды, встречающиеся на основаниях стволов и гнилой древесине											
<i>Stereodon pallenscens</i>	III	III	III	IV	V	II	III	III	V	IV	III

Продолжение табл. 3.9

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	I	r	I	II	III	IV	IV	III	II	I	III
<i>Chiloscyphus profundus</i>	I	r	I	II	IV	II	II	I	r	+	II
<i>Sanionia uncinata</i>	III	r	I	II	IV	IV	III	III	III	II	III
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	III	II	IV	IV	IV	III	III	+	II	II	III
<i>Dicranum montanum</i>	I	I	II	IV	IV	V	IV	IV	III	II	III
<i>Brachythecium salebrosum</i>	III	II	III	III	III	I	r	II	II	III	II
<i>Callicladium haldanianum</i>	II	r	II	IV	III	II	+	I	I	I	II
<i>Amblystegium serpens</i>	III	I	II	III	III	I	r	I	r	II	+
<i>Platygyrium repens</i>	II	I	II	II	II	II	.	I	I	+	+
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	II	r	I	I	I	I	.	I	I	r	I
<i>Plagiothecium laetum</i>	I	r	I	r	II	II	II	I	I	r	I
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	I	r	I	r	II	II	I	I	r	.	.
<i>Chiloscyphus minor</i>	I	r	II	I	II	I	+	+	+	r	r
<i>Pohlia nutans</i>	r	r	I	I	I	II	I	III	II	II	II
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	I	II	I	I	II	I	I	I	I	I	+
<i>Radula complanata</i>	r	I	II	I	II	I	r	I	+	r	I
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	.	.	I	r	I	II	+	r	r	r	I
<i>Tetraphis pellucida</i>	r	.	r	r	I	II	I	I	.	.	r
<i>Lepidozia reptans</i>	.	r	.	.	+	II	r	.	.	.	r
<i>Dicranum fragilifolium</i>	.	.	I	.	r	II	.	.	I	.	.

Продолжение табл. 3.9

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	I	II	II
<i>Lophozopsis longidens</i>	I	I	II	r	.	.	r
<i>Bryum capillare</i>	I	r	r	r	.	.	.	r	r	r	.
<i>Lophozia ventricosa</i>	r	r	r	r	I	I	I	r	.	r	r
<i>Bryum moravicum</i>	.	r	r	r	I	I	I	+	+	r	.
<i>Dicranum flagellare</i>	.	.	I	I	I	I	.	II	I	+	II
<i>Cynodontium strumiferum</i>	.	.	.	r	I	I	I	I	.	.	.
<i>Orthocaulis attenuatus</i>	+	I	I	r	.	.	.
<i>Cephaloziaella hampeana</i>	r	.	I	I	r	.	I
Эпифиты											
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	r	r	.	I	II	I	.	I	+	.	I
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	.	I	I	r	I	II	III	I	r	r	+
<i>Tortella tortuosa</i>	.	II	.	r	I	I	.	r	II	I	I
<i>Schistidium apocarpum s.l.</i>	.	+	r	.	I	II	.	r	II	r	r
<i>Homomallium incurvatum</i>	.	r	r	r	I	I	.	.	+	+	r
<i>Hedwigia ciliata</i>	.	I	.	r	.	I	.	I	+	r	r
<i>Campyladelphus chrysophyllus</i>	.	.	.	r	I	II	.	II	r	r	.
<i>Hypnum cupressiforme</i>	.	.	r	r	I	I	r	r	I	.	.
<i>Pohlia cruda</i>	I	II	.	I	r	r	r
<i>Ditrichum flexicaule</i>	.	.	.	r	r	+	.	I	II	.	.
<i>Oxystegus tenuirostris</i>	r	r	r	.	I
<i>Sciuro-hypnum populeum</i>	r	I	r	.	.	.	I	r	.	.	.

Продолжение табл. 3.9

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Pseudoleskeella tectorum</i>	.	+	.	.	Г	.	.	.	Г	.	Г
<i>Distichum capillaceum</i>	.	.	.	Г	Г	Г	.	.	+	.	.
<i>Entodon schleicheri</i>	.	.	.	Г	Г	Г	.	.	Г	.	.
<i>Вьюнорытrophyllum recurvirostrum</i>	Г	+	.	Г	Г	.	.
<i>Encalypta procera</i>	Г	Г	.	.	+	.	.
<i>Dicranum spadiceum</i>	Г	.	Г	Г	.	.
<i>Dicranum flexicaule</i>	.	.	.	Г	Г	Г	Г	.	Г	Г	.
<i>Drepanium recurvatum</i>	Г	Г	.	.	Г	Г	Г	.	Г	.	Г
<i>Mnium stellare</i>	.	.	.	Г	+	Г	.	+	.	.	.
Эпигейные виды, иногда встречающиеся на камнях и валунах											
<i>Brachythecium mildeanum</i>	II	.	.	Г	Г	Г	.	.	.	Г	.
<i>Brachythecium rivulare</i>	II	.	Г	.	.	Г
<i>Calliergonella lindbergii</i>	II	.	.	Г	Г	+
<i>Plagiommium ellipticum</i>	II	.	Г	Г	+	Г	.	Г	.	Г	.
<i>Calliergon cordifolium</i>	II	.	.	.	Г	Г	Г
<i>Campylopus stellatum</i>	Г	.	.	.	Г	Г	.	.	Г	.	Г
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	Г	.	.	Г	Г	+	Г
<i>Fissidens taxifolius</i>	Г	.	II	Г	Г	Г	.	Г	.	.	Г
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	Г	.	Г	.	II	Г	.	Г	Г	Г	.

Продолжение табл. 3.9

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Plagiommium cuspidatum</i>	III	II	IV	II	IV	II	+	I	+	I	II
<i>Pleurozium schreberi</i>	I	r	r	II	IV	V	V	V	V	IV	V
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	r	.	.	II	II	IV	V	III	III	I	II
<i>Dicranum polysetum</i>	r	r	.	II	I	III	II	IV	IV	II	II
<i>Dicranum scoparium</i>	r	I	I	II	III	IV	V	IV	IV	II	III
<i>Hylacomium splendens</i>	.	.	.	II	III	V	V	IV	III	II	II
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	.	.	r	II	III	III	r	IV	II	I	III
<i>Plagiochila porelloides</i>	I	.	.	r	I	III
<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	I	r	I	I	III	II	I	II	I	I	III
<i>Rhodobryum roseum</i>	I	I	.	r	II	II	.	I	.	+	III
<i>Hylacomiastrum pyrenaicum</i>	.	r	r	.	II	I	I	r	.	.	.
<i>Hylacomiastrum umbratum</i>	.	.	.	r	II	II	II
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	I	r	.	r	II	I	.	r	.	.	r
<i>Thuidium assimile</i>	r	.	.	.	I	II	.	I	.	r	.
<i>Climacium dendroides</i>	I	.	r	r	I	r	.	+	.	+	r
<i>Atrichum undulatum</i>	r	.	r	.	I	I	+	r	r	.	.
<i>Plagiommium rostratum</i>	I	.	r	r	+	r
<i>Plagiommium medium</i>	r	.	.	.	I	I	.	r	.	.	I
<i>Brachythecium rutabulum</i>	.	r	r	.	I	r	.	.	.	r	.
<i>Polytrichum juniperinum</i>	.	+	.	r	+	I	I	II	+	+	+

Окончание табл. 3.9

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Dicranum fuscescens</i>	.	.	.	г	г	г	г	г	г	г	г
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>	г	.	.	.	г	г	г	г	г	г	г
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	г	г	г	г	г	г	г
<i>Barbilophozia hatcheri</i>	г	г	г	г	г	г	г
<i>Barbilophozia barbata</i>	.	г	.	г	г	г	г	г	г	г	г
<i>Polytrichastrum longisetum</i>	г	г	г	г	г	г	г
<i>Dicranum majus</i>	.	.	г	.	г	г	г	г	г	г	г
<i>Polytrichastrum formosum</i>	г	г	г	г	г	г	г
<i>Atrichum flavisetum</i>	г	.	.	г	г	г	г	г	г	г	г
<i>Abietinella abietina</i>	.	г	.	г	г	г	г	г	г	г	г
<i>Rhytidium rugosum</i>	.	г	.	г	г	г	г	г	г	г	г
<i>Polytrichum piliferum</i>	г	г	г	г	г	г	г
<i>Ceratodon purpureus</i>	.	+	г	г	г	г	г	г	г	г	г
<i>Brachythecium albicans</i>	.	г	г	.	г	г	г	г	г	г	г
<i>Syntrichia ruralis</i>	.	г	.	.	г	г	г	г	г	г	г
<i>Leptobryum pyriforme</i>	г	г	г	г	г	г	г
<i>Dicranella heteromalla</i>	г	г	г	г	г	г	г
<i>Polytrichum strictum</i>	г	г	г	г	г	г	г

Кроме того, единично встречаются: *Anastrophyllum minutum* 6 – +; *Andreaea rupestris* 8 – г; *Anomodon rugelii* 1, 4 – г; *Aulacomnium palustre* 6, 8, 10 – г; *Bartramia pomiformis* 6, 7 – г; *Brachythecium campense* 9 – г; *Brachythecium capillaceum* 3 – г, 11 – г; *Brachythecium erythrorhizon* subsp. *asiaticum* 11 – г; *Brachythecium geheebii* 3 – г; *Bryhnia scabrata* 1 – г; *Bryum caespiticium*

2, 8, 11 – r; *Bryum creberrium* 6 – +; *Bryum pallescens* 9 – r; *Bryum pseudotriquetrum* 1 – 1, 6, 10 – r; *Bucklandiella microcarpa* 7, 8 – r; *Calliergon giganteum* 5 – r; *Calliergonella cuspidata* 1 – r; *Calypogeia integrispula* 5 – r; *Campylidium calcareum* 4 – r; *Cephalozia divaricata* 8, 9 – r; *Chiloscyphus polyanthos* 1 – 1, 5 – r; *Conocephalum conicum* aggr. 1 – 1, 5 – r; *Cratoneuron filicinum* 1 – 1, 6 – r; *Cynodontium tenellum* 7 – r, 8 – 1; *Dicelyma falcatum* 7 – r; *Dichodontium pellucidum* 1 – r; *Dicranum bonjeanii* 8 – +, 10, 11 – r; *Dicranum brevifolium* 8 – r; *Dicranum drummondii* 7 – r; *Dicranum undulatum* 4, 7 – r; *Didymodon rigidulus* 9 – r; *Drepanoladus aduncus* 1, 4 – r; *Entodon concinnus* 6 – r; *Eurhynchium angustirete* 5 – 1; *Fissidens bryoides* 3 – r; *Frullania dilatata* 8 – r; *Grimmia elatior* 8 – r; *Grimmia hartmanii* 3 – r; *Grimmia incurva* 2, 5 – r; *Grimmia laevigata* 9 – r; *Grimmia longirostris* 8 – 1; *Grimmia pulvinata* 10 – r; *Herzogiella seligeri* 5 – r; *Homalothecium sericeum* 9 – r; *Hygroamblystegium humile* 1, 4 – r; *Hygroamblystegium varium* 10 – r; *Hygrohypnum luridum* 1 – r; *Isopterygopsis pulchella* 6 – r; *Iwatsukiella leucotricha* 5, 6 – r; *Jamesoniella autumnalis* 5 – 1, 6, 11 – r; *Lejeunea cavifolia* 5 – r; *Leptodictyum riparium* 1, 11 – r; *Lescurea saxicola* 9 – r; *Lophozopsis excisa* 2, 8 – r; *Marchantia polymorpha* 5, 6, 8 – r; *Metzgeria furcata* 3 – r; *Mnium lycopodioides* 5 – +, 6 – r; *Mnium marginatum* 5, 6 – r; *Mnium spinosum* 7 – 1; *Myurella sibirica* 6 – r; *Neckera besseri* 9 – r; *Oncophorus wahlenbergii* 6, 8 – r; *Orthothecium intricatum* 6 – r; *Orthotrichum affine* 2, 3 – r; *Orthotrichum pallens* 3 – r; *Pellia epiphylla* 1 – r; *Plagiomnium confertidens* 5 – r, 6 – 1; *Plagiopus oederianus* 5 – r; *Plagiothecium cavifolium* 1 – 1, 7 – r; *Plagiothecium nemorale* 1 – r; *Pohlia wahlenbergii* 1 – r; *Polytrichastrum alpinum* 6, 7 – r; *Polytrichastrum pallidisetum* 5 – r; *Polytrichum commune* 6, 7 – +; *Preissia quadrata* 6 – r; *Pseudobryum cinclidioides* 1, 6 – r; *Pseudeskeella catenulata* 2, 5, 9 – r; *Ptilidium ciliare* 6 – r; *Pylaisia selwynii* 3 – r; *Rhynchostegium arcticum* 2, 3 – r; *Rhizomnium punctatum* 3 – r, 5, 6 – 1; *Scapania undulata* 1 – r, 5 – 1; *Schistidium crassipilum* 9 – r; *Schistidium submuticum* 9, 11 – r; *Schistochilopsis incisa* 7 – r; *Sphagnum capillifolium* 5–8 – r; *Sphagnum fallax* 6 – r; *Sphagnum girgensohnii* 6 – r; *Sphagnum magellanicum* 6 – r; *Sphagnum russowii* 6 – 1; *Sphagnum squarrosum* 5, 6 – r; *Syntrichia norvegica* 2 – r; *Taxiphyllum wissgrillii* 3 – r; *Thuidium recognitum* 5 – r; *Tortella fragilis* 2, 8, 9 – r; *Tritomaria exsectiformis* 5, 7 – r, 6 – +; *Tritomaria quinqueidentata* 6 – r; *Weissia controversa* 9 – r.

Синтаксоны:

Класс QUERCO-FAGETEA

- 1 – сероольховые леса (союз *Alnion incanae*)
- 2 – дубовые леса (союз *Lathyro-Quercion roboris*)
- 3 – липово-кленово-дубовые леса (подсоюз *Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae* союза *Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae*)

- 4 – сосново-широколиственные леса (подсоюз *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris* союза *Aconito septentrionalis-Tilion cordatae*)
 Класс **MILIO EFFUSI-ABIETETEA SIBIRICAE**;
 5 – темнохвойные и широколиственно-темнохвойные неморально-таежные леса (союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*)
 Класс **VACCINIO-PICEETEA**
 6 – темнохвойные высокоствольно-зеленомошные леса (союз *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae*)
 7 – темнохвойные зеленомошные леса (союз *Eu-Piceenion*)
 8 – сосновые зеленомошные и травяно-зеленомошные леса (союз *Dicrano-Pinion*)
 Класс **BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE**
 9 – остепненные сосновые и сосново-лиственные леса (союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*)
 10 – ксеромезофитные березовые и березово-сосновые леса (союз *Veronico teucrii-Pinion sylvestris*)
 11 – мезофитные березово- и лиственно-сосновые леса (союз *Trollio europaee-Pinion sylvestris*)

Приложение к главе 4

Таблица 4.1

Бриокомпонент вторичных березовых и осиновых лесов

Синтаксон	1	2	3	4	5	6
Количество описаний	17	25	16	79	52	19
Количество видов мхов	37	59	44	77	75	47
ОПП древесного яруса (%)	60	70	60	60	60	60
ОПП травяного яруса (%)	70	45	50	50	65	55
ОПП напочвенных мхов (%)	1	50	40	20	5	1

Эпифиты

<i>Pylaisia polyantha</i>	I	I	I	I	IV	III
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	I	.	.	.	II	I
<i>Orthotrichum speciosum</i>	.	I	I	I	IV	I
<i>Serpoleskea subtilis</i>	.	.	.	I	II	II
<i>Platygyrium repens</i>	III	.	.	.	I	I
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	.	I	.	.	I	I
<i>Neckera pennata</i>	.	.	.	I	I	I
<i>Homalia trichomanoides</i>	.	.	.	I	I	I
<i>Frullania bolanderi</i>	I	.	.	.	I	.
<i>Pylaisiella selwynii</i>	I	I

Виды, растущие на основаниях стволов и гнилой древесине

<i>Dicranum montanum</i>	V	IV	V	V	IV	III
<i>Sanionia uncinata</i>	III	V	V	IV	IV	IV
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	IV	III	II	III	I	II
<i>Stereodon pallescens</i>	IV	IV	V	IV	III	III
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	III	III	V	IV	V	III
<i>Callicladium haldanianum</i>	III	II	I	IV	II	IV
<i>Brachythecium salebrosum</i>	II	I	.	I	III	III
<i>Chiloscyphus profundus</i>	II	III	III	II	II	II
<i>Amblystegium serpens</i>	II	.	I	I	II	III
<i>Dicranum flagellare</i>	II	I	I	I	I	II
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	.	II	II	I	I	I
<i>Plagiothecium laetum</i>	I	II	I	I	I	I
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	.	III	III	II	II	.
<i>Campylidium sommerfeltii</i>	I	I	.	I	I	II
<i>Pohlia nutans</i>	II	I	I	I	I	.
<i>Tetraphis pellucida</i>	I	I	I	I	I	I
<i>Chiloscyphus minor</i>	.	I	I	I	I	II

Синтаксон	1	2	3	4	5	6
<i>Radula complanata</i>	I	.	.	I	II	I
<i>Cynodontium strumiferum</i>	I	I	.	I	I	.
<i>Lepidozia reptans</i>	.	I	.	I	I	I
<i>Bryum capillare</i>	.	I	I	.	I	.
<i>Lophozia ventricosa</i>	.	I	I	I	I	.
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	.	II	.	I	I	.
<i>Orthocaulis attenuatus</i>	.	I	.	I	I	.
<i>Lophoziiopsis longidens</i>	I	I	.	.	I	.
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	.	.	.	I	I	.
<i>Cephaloziella hampeana</i>	.	I	.	.	.	I
Эпилиты						
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	I	III	III	II	I	.
<i>Oxystegus tenuirostris</i>	.	.	I	I	I	.
<i>Racomitrium microcarpon</i>	.	I	I	.	.	.
<i>Eurhynchium pulchellum</i>	I	I
<i>Lescuraea saxicola</i>	I	.
<i>Gymnostomum aeruginosum</i>	.	.	I	I	.	.
<i>Sciuro-hypnum populeum</i>	.	.	.	I	I	.
Эпигейные виды, иногда встречающиеся на камнях и валеже						
<i>Pleurozium schreberi</i>	V	V	V	IV	II	II
<i>Dicranum scoparium</i>	III	V	V	IV	II	II
<i>Dicranum polysetum</i>	II	V	V	II	I	I
<i>Hylocomium splendens</i>	III	V	V	III	I	II
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	III	V	IV	I	I	I
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	III	IV	II	II	I	III
<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	I	III	II	II	I	I
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	I	I	II	II	IV	III
<i>Climacium dendroides</i>	I	II	.	II	I	.
<i>Dicranum fuscescens</i>	I	II	I	II	I	I
<i>Polytrichum juniperinum</i>	I	I	I	I	.	I
<i>Rhodobryum roseum</i>	I	I	I	I	I	I
<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i>	.	I	II	II	II	.
<i>Hylocomiastrum umbratum</i>	.	II	I	I	I	.
<i>Barbilophozia hatcheri</i>	.	I	I	I	I	.
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>	.	I	.	I	I	.
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	.	I	.	I	I	I
<i>Plagiochila porelloides</i>	.	I	.	I	I	I

Синтаксон	1	2	3	4	5	6
<i>Plagiomnium medium</i>	.	I	.	I	I	I
<i>Plagiomnium rostratum</i>	.	I	I	I	I	.
<i>Abietinella abietina</i>	.	I	I	I	I	.
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	.	I	.	I	.	.
<i>Ceratodon purpureus</i>	I	I	I	.	.	.
<i>Mnium spinosum</i>	.	.	II	I	.	.
<i>Dicranum majus</i>	.	I	.	I	.	.
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	.	I	I	.	.	.
<i>Dicranum bonjeanii</i>	.	I	.	I	.	.
<i>Barbilophozia barbata</i>	.	.	.	I	I	.
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	.	.	.	I	I	.
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	I	I
<i>Polytrichum longisetum</i>	.	.	.	I	.	.
<i>Rhizomnium punctatum</i>	.	.	.	I	I	.
<i>Atrichum undulatum</i>	I	I
<i>Aulacomnium palustre</i>	.	I	.	I	.	.
<i>Breidleria pratense</i>	.	.	.	I	I	.

Кроме того, единично встречены: *Anomodon longifolius* 5 – I; *A. viticulosus* 5 – I; *Brachythecium rotaeanum* 5 – I; *Brachythecium erythrorrhizon ssp. asiaticum* 5 – I; *Brachythecium mildeanum* 4 – I; *Brachythecium rivulare* 4 – I; *Calliergon cordifolium* 4 – I; *C. giganteum* 4 – I; *Campylium stellatum* 4 – I; *Chiloscyphus polyanthos* 4 – I; *Crossocalyx hellerianus* 6 – I; *Jamesoniella autumnalis* 6 – I; *Dicranum brevifolium* 5 – I; *Dicranum congestum* 6 – I; *Drepanocladus aduncus* 4 – I; *Hedwigia ciliata* 5 – I; *Leucodon sciuroides* 5 – I; *Liochlaena sp.* 5 – I; *Mnium ambiguum* 3 – I; *Plagiomnium elatum* 4 – I; *Plagiothecium cavifolium* 2 – I; *Polytrichastrum formosum* 2 – I; *Polytrichum commune* 4 – I; *P. piliferum* 4 – I; *P. strictum* 2 – I; *Pseudobryum cinclidioides* 4 – I; *Pseudoleskea incurvata* 5 – I; *Rhytidium rugosum* 3 – I; *Scleropodium ornellanum* 4 – I; *Syntrichia ruralis* 5 – I; *Thuidium recognitum* 4 – I.

Синтаксоны:

1 – субассоциация ***Bupleuro longifolii–Pinetum sylvestris betuletosum pendulae*** Kunafin 2014

2 – субассоциация ***Bistorto majoris–Piceetum obovatae betuletosum pubescentis*** Shirokikh et al. 2012 prov.

3 – субассоциация ***B.m. –P.o. dianthetosum superbutis*** Schirokikh et al. 2012 prov.

4 – субассоциация ***Cerastio pauciflori–Piceetum obovatae betuletosum pubescentis*** Schirokikh et al. 2012

5 – субассоциация ***C.p.–P. o. populetosum tremulae*** Schirokikh et al. 2012

6 – субассоциация ***Chrysosplenio alternifolii–Piceetum obovatae populetosum tremulae*** Martynenko et al. 2014 prov.

Приложение к главе 5

Таблица 5.1

Характеристика прибрежно-водных бриосообществ РБ

Синтаксон	1	2	3	4
Количество описаний	12	18	31	21
Среднее ОПП, %	75	70	80	70
Общее количество видов	11	26	26	36
Среднее число видов в описании	3	4	3	4

Диагностические виды (Д.в.) ассоциаций

<i>Fontinalis antipyretica</i>	V	II	.	I
<i>Brachythecium rivulare</i>	I	V	II	I
<i>Hygrohypnum luridum</i>	.	I	I	.
<i>Cratoneuron filicinum</i>	II	II	V	I
<i>Scapania undulata</i>	.	.	.	V

Д. в. класса *Montio-Cardaminetea*

<i>Cardamine amara</i>	I	II	I	.
<i>Veronica beccabunga</i>	.	I	.	.
<i>Palustriella commutata</i>	.	.	I	.
<i>Palustriella decipiens</i>	.	I	I	.
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	.	I	.	.
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	.	.	.	I

Д. в. класса *Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae*

<i>Chiloscyphus polyanthos</i>	.	I	.	I
<i>Dichodontium pellucidum</i>	.	II	I	I
<i>Rhynchostegium riparioides</i>	I	.	.	.

Д. в. порядка *Leptodictyetalia riparii* и союза *Brachythecion rivularis*

<i>Leptodictyum riparium</i>	II	.	I	.
<i>Hygroamblystegium tenax</i>	I	.	.	.
<i>Rhizomnium punctatum</i>	.	.	I	I

Д. в. порядка *Brachythecietalia plumosi*

<i>Schistidium rivulare</i>	.	.	.	I
-----------------------------	---	---	---	---

Д. в. союза *Racomitrium acicularis*

<i>Hygrohypnella ochracea</i>	I	I	.	.
<i>Codriophorus acicularis</i>	.	.	.	I
<i>Sciuro-hypnum plumosum</i>	.	.	.	I
<i>Dichelyma falcatum</i>	.	.	.	I
<i>Jungermannia pumila</i>	.	.	.	I

Синтаксон	1	2	3	4
Д.в. союза <i>Hygrohypnion dilatati</i>				
<i>Philonotis fontana</i>	.	I	.	I
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	.	.	III	II
<i>Ochyraea duriuscula</i>	.	.	.	II
<i>Plectocolea obovata</i>	.	.	.	II
Прочие виды				
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	.	I	I	I
<i>Marchantia polymorpha</i>	.	I	I	.
<i>Agrostis stolonifera</i>	.	.	I	.
<i>Taraxacum officinale</i>	.	.	I	.
<i>Tussilago farfara</i>	.	.	I	.
<i>Amblystegium serpens</i>	.	I	I	.
<i>Plagiochila porelloides</i>	.	.	I	I
<i>Sanionia uncinata</i>	.	I	I	I

Кроме того, единично встречены: *Batrachium eridicatum* 2 – I; *Sciuro-hypnum populeum* 4 – I; *Brachythecium salebrosum* 3, 4 – I; *Bryum capillare* 4 – I; *Calliergon giganteum* 4 – I; *Calliergonella cuspidata* 3 – I; *Campylidium sommerfeltii* 2 – I; *Cortusa matthioli* 3 – I; *Didymodon fallax* 3 – I; *Drepanocladus aduncus* 2 – I; *Epilobium sp.* 2 – I; *Oxyrrhynchium hians* 2 – I; *Fissidens osmundoides* 4 – I; *Fontinalis hypnoides* 4 – I; *Geum rivale* 2 – I; *Harpanthus flotovianus* 4 – I; *Calliergonella lindbergii* 2, 4 – I; *Jungermannia borealis* 4 – I; *Chiloscyphus profundus* 2 – I; *Mnium spinulosum* 4 – I; *Myriophyllum spicatum* 1 – I; *M. verticillatum* 3 – I; *Orthotrichum rupestre* 4 – I; *Pellia endiviifolia* 4 – I; *Pellia epiphylla* 4 – I; *Pellia sp.* 4 – I; *Plagiomnium cuspidatum* 3 – I; *Plagiomnium rostratum* 3 – I; *Poa remota* 3 – I; *Potamogeton pectinatus* 1 – I; *Potamogeton perfoliatus* 1 – I; *Schistidium apocarpum* 2 – I; *Sphagnum sp.* 4 – I; *Warnstorfia exannulata* 4 – I.

Синтаксоны:

- 1 – ассоциация *Fontinaletum antipyreticae* Kaiser 1926
- 2 – ассоциация *Brachythecio rivularis-Hygrohypnetum luridi* Philippi 1965
- 3 – ассоциация *Cratoneuretum filicini* Poelt 1954
- 4 – ассоциация *Scapanietum undulatae* Schwickerath 1944

Таблица 5.2

Характеристика эпифитных, эпиксилльных и эпилитных брисиосообществ РБ

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Количество описаний	18	24	23	27	24	31	33	26	40	37	21	39	14	14	25	26	14	8	9	10	11
Количество видов	7	16	23	18	22	35	40	32	56	33	30	45	20	26	44	34	40	20	25	17	27
ОПП, %	80	90	90	98	85	90	95	95	95	95	90	95	90	95	95	90	60	70	75	95	90

Диагностические виды ассоциаций, субассоциаций и сообществ

<i>Orthotrichum pallens</i>	V
<i>O. speciosum</i>	II	IV	II	I	II	I	.	I
<i>O. obtusifolium</i>	I	V	I	I	I	I	.	I
<i>Pyralisia polyantha</i>	V	V	V	V	V	III	I	IV	I	I	I
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	V	I	I	V	I	.	I	II	I	I	II	.
<i>Leskea polycarpa</i>	.	IV	II	.	V	III	I
<i>Amblystegium serpens</i>	.	I	I	.	II	V	V	I	I	I	.	II	I	I	II	.	.	.	I	.	.	.
<i>Brachythecium salebrosum</i>	.	I	I	.	I	IV	V	II	I	II	.	I	II	I	I	I
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	I	I	I	.	.	II	V	I	I	I	.	II	I	I	I	I	.	.	I	II	.	.

Продолжение табл. 5.2

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Platygyrium repens</i>	.	I	I	I	.	I	I	V	I	I	.	I	.	I	I	.	I	II	.	.	.
<i>Stereodon pallescens</i>	.	.	II	I	I	II	II	III	V	V	I	II	IV	I	II	.	II	II	.	.	.
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	.	.	I	II	IV	IV	II	.	I	.	I	I	II
<i>Callicladium haldanianum</i>	.	.	I	.	I	I	I	II	I	V	I	II	.	IV	I
<i>Dicranum montanum</i>	.	.	I	.	.	.	I	II	III	II	V	I	.	III	I	I	II	I	.	.	.
<i>Plagiothecium laetum</i>	I	I	I	I	I	V	IV	I	IV	II	.	I
<i>Pohlia nutans</i>	I	I	I	I	I	II	V	III	III	I	.	II
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	I	II	.	I	I	.	II	V	II	II	I	I	I	.	.	.
<i>Tetraphis pellucida</i>	I	.	I	I	I	.	V	I	I
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	.	.	I	I	.	I	IV	I	II	III	III	I	II	I	V	III	I
<i>Pleurozium schreberi</i>	I	I	I	I	II	I	II	I	I	I	V	I	I	.	.	.
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	I	I	I	.	.	.	I	.	V	V	.	.	.

Продолжение табл. 5.2

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Barbilophozia barbata</i>	IV	I	.	.	.
<i>Hedwigia ciliata</i>	II	V	.	.	.
<i>Anomodon longifolius</i>	V	II	.	.
<i>Anomodon rugelii</i>	V	.	.
<i>Pseudoleskeella catemulata</i>	.	.	I	.	I	II	.	V

Диагностические виды класса *Frullanio-Leucodontetea* и порядка *Orthotrichetalia*

<i>Orthotrichum affine</i>	.	I	I	II
<i>Frullania bolanderi</i>	.	I	.	.	I	.	.	I
<i>Leucodon sciuroides</i>	.	.	I	III	.	.	.	I	I
<i>Radula complanata</i>	.	.	.	I	I	I	I	I	I	I	II	II	I
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	.	.	.	I	I
<i>Physconia grisea</i>	.	.	.	I

Продолжение табл. 5.2

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Диагностические виды класса <i>Cladonio digitatae-Lepidozietea</i> и порядка <i>Cladonio digitatae-Lepidozietalia</i>																					
<i>Chiloscyphus profundus</i>	I	II	I	IV	IV	III	IV	II	III	IV	.	IV	I	.	.	.	I
<i>Chiloscyphus minor</i>	I	II	I	I	I	I	I	III	I	II	II	I	.	II	III	I
<i>Dicranum scoparium</i>	I	.	III	II	II	I	II	I	I	V	II	I	.	.	.
<i>Dicranum fuscescens</i>	I	.	II	I	II	I	.	.	I	.	I	I	.	.	.
<i>Cladonia coniocraea</i>	.	.	.	I	.	.	.	I	II	.	II	I	.	.	I	II
<i>Dicranum flagellare</i>	I	I	I	I	.	.	I	I
<i>Lophozopsis longidens</i>	I	I	II	.	.	.	I	.	III
<i>Lophozia ventricosa</i>	I	I
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	I	.	I	.	.	II	I
<i>Cephalozia lumulifolia</i>	I	.	.	.	III
<i>Lepidozia reptans</i>	I	I	I	I

Продолжение табл. 5.2

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Диагностические виды порядка <i>Brachythecietalia rutabulo-satebrosi</i>																						
<i>Brachytheciasstrum velutinum</i>	.	I	.	.	.	I	I	.	I	I	I	I	I	.	I	
<i>Sciuro-hyrrnum curtum</i>	I	I	.	I	I	II	I	I	II	I	
<i>Sciuro-hyrrnum rutabulum</i>	I	I	.	I	I	.	I	.	.	I	
<i>Sciuro-hyrrnum starkei</i>	I	I	.	I	I	.	I	.	I	I	I	
Диагностические виды класса <i>Hylocomietea splendidensis</i> и союза <i>Pleurozozion schreberii</i>																						
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	I	V	I	.	.	.	
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	II	
<i>Hylocomium splendens</i>	I	III	
Диагностические виды порядка <i>Grimmietales hartmanii</i>																						
<i>Cynodonium strumiferum</i>	III	IV	.	.	.	
Диагностические виды класса <i>Grimmietales anodontis</i>																						
<i>Didymodon rigidulus</i>	I
<i>Schistidium apocarpum</i>	I	III	.	IV
<i>Schistidium submuticum</i>	I

Продолжение табл. 5.2

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Диагностические виды класса <i>Neckereeta complanatae</i> и союза <i>Neckerion complanatae</i>																					
<i>Serpoteskea subtitlis</i>	.	.	I	.	I	.	.	I	.	I	I
<i>Neckera pennata</i>	I	.	.	I
<i>Homalothecium sericeum</i>	I	III	.
<i>Anomodon viticulosus</i>	I	II	I
<i>Sciuro-hypnum populeum</i>	I	.	III	IV	I	.
<i>Rhynchostegium arcicum</i>	II	II
<i>Mnium stellare</i>	I	I	.	.	I
Прочие виды																					
<i>Sanionia uncinata</i>	.	I	II	.	I	II	III	IV	IV	II	II	II	I	I	III	V
<i>Hypogymnia physodes</i>	.	II	I	I	I	.	.	I	I	I	I
<i>Ceratodon purpureus</i>	I	.	.	.	I	II	I	I	I	.	.	II	I	.	I
<i>Campyloidium sommerfeltii</i>	I	I	.	I	I	.	I	II	I	I	I
<i>Bryum capillare</i>	.	.	.	I	.	I	I	I	I	.	.	II	I	I

Продолжение табл. 5.2

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
<i>Hydroamblystegium varium</i>	.	.	I	.	.	.	I	.	I	.	I	I	.	.	I	I
<i>Oxurhynchium hians</i>	I	I	I
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	I	.	I	.	I
<i>Climacium dendroides</i>	I	I	.	I
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	I	I	.	I	.	I
<i>Brachythecium mildeanum</i>	I	.	I	.	.	II
<i>Cladonia parasitica</i>	I	.	I	I
<i>Cladonia pyxidata</i> subsp. <i>chlororhaea</i>	I	.	I	I
<i>Cladonia rei</i>	I	.	I	I	.	I	.	I
<i>Cladonia fimbriata</i>	I	.	I	I	.	I	.	I
<i>Polytrichum juniperinum</i>	III
<i>Leptobryum pyriforme</i>	II
<i>Hypnum cupressiforme</i>	I	II	III	.	.	.	II

Продолжение табл. 5.2

Синтаксон	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
<i>Abietinella abietina</i>	I	II	I	.	I	
<i>Tortella tortuosa</i>	I	.	V	I	IV
<i>Homomallium incurvatum</i>	I	I	III	I	.
<i>Encalypta streptocarpa</i>	III	.	.
<i>Tortella fragilis</i>
<i>Tortula ruralis</i>	III	.	IV
<i>Brachythecium albicans</i>	I	.	II	I	I
<i>Taxiphyllum wissgrillii</i>	II
<i>Diitrichum flexicaule</i>	III

Кроме того, единично встречаются: *Alectoria sarmentosa* 9 – I; *Andreaea rupestris* 17 – I; *Atragea sibirica* 16 – I; *Aulacomnium palustre* 12, 15, 16 – I; *Barbilophozia hyopodioides* 17 – I; *Bartramia pomiformis* 17 – I; *Brachythecium* sp. 5, 15 – I; *Bryum caespiticium* 19, 21 – I; *Bryum creberrimum* 6 – I; *B. pallescens* 7, 19, 21 – I; *Bryum* sp. 5–7, 12, 19 – I; *Cephalosziella divaricata* 17 – I; *C. hampeana* 17 – I; *C. rubella* 14 – I; *Chiloscyphus pallescens* 16 – I; *Circaea alpina* 16 – I; *Cladonia amaurocraea* 9 – I; *C. bacillaris* 9 – I; *C. cenotea* 15 – I; *C. grayi* 15 – I; *C. macilenta* 12 – I; *Cladonia* sp. 17, 19 – I; *Cynodontium* sp. 17, 21 – I; *C. tenellum* 17 – I; *Dicranella heteromalla* 17 – I; *Dicranum boijeanae* 10, 14 – I; *D. polysetum* 9, 12 – I; *Drepanocladus aduncus* 7 – I; *Encalypta rhaptoparpa* 21 – I; *Goodyera repens* 16 – I; *Grimmia longirostris* 17, 18 – I; *G. muehlenbeckii* 18 – I; *Grimmia* sp. 21 – I; *Haplocladium microphyllum* 6, 10 – I; *Herzogiella seligeri* 9, 12 – I; *Heterocladium dimorphum* 2 – I; *Hytrogamblystegium humile* 4 – I; *Hypohymnia bitteri* 15 – I; *Jamesoniella autumnalis* 8, 12 – I; *Leptodictyum riparium* 6, 7, 21 – I; *Leptogium tenuissimum* 19 – I; *Limnaea borealis* 16 – I; *Milium effusum* 16 – I; *Mnium marginatum* 11 – I; *Myrinia pulvinata* 2 – I; *Oncophorus wahlenbergii* 8 – I; *Orthotrichum anomalum*

21 – I; *Parmelia sulcata* 9, 16 – I; *Peltigera canina* 15 – I; *Physconia tenella* 3 – I; *P. detersa* 3, 4 – I; *Plagiochila porelloides* 9, 11 – I; *Plagiomnium medium* 12 – I; *P. rostratum* 20, 21 – I; *Plagiothecium latebricola* 7 – I; *Pohlia longicollis* 17 – I; *Polytrichum longisetum* 12 – I; *Pseudobryum cinctiloides* 9 – I; *Pseudoveernia furfuracea* 9 – I; *Pterigyantrum filiforme* 17, 18 – I; *Ramalina farinacea* 9 – I; *Rhabdoweisia crispata* 17 – I; *Rhizomnium punctatum* 9, 12 – I; *Rhodobryum roseum* 15 – I; *Rhytidium rugosum* 18 – I; *Sphagnum capillifolium* 14 – I; *Sphenolobus minutus* 17 – I; *Stellaria nemorum* 16 – I; *Tetraplodon angustatus* 16 – I; *Timmia megapolitana* 6 – I; *Tortula* sp. 5 – I; *Usnea glabrescens* 9 – I; *Vulpicida pinastri* 9 – I; *Xanthoria candelaria* 4 – I.

СИНТАКСОНЫ:

- 1 – acc. *Orthotrichetum pallentis* Ochsner 1928
- 2 – субасс. *Orthotrichetum speciosi orthotrichetosum obtusifolii* Baisheva 1995
- 3 – acc. *Pyloisietum polyanthae* Felföldy 1941
- 4 – acc. *Pyloisietum polyanthae-Leskeletum nervosae* Baisheva & al. 1994
- 5 – acc. *Syntrichio latifoliae-Leskeetum polycarpae* v. Hübschmann 1952
- 6 – субасс. *Brachythecio salebrosi- Amblystegietum serpentis typicum* Baisheva & al. 1994
- 7 – субасс. *B. s.- A. s. plagiomnietosum cuspidati* Baisheva 1995
- 8 – acc. *Platygyrietum repentis* Le Blanc ex Marstaller 1986
- 9 – acc. *Ptilidio pulcherrimi-Hypnetum pallescentis* Barkman ex Wilmanns 1962
- 10 – субасс. *Pp.-H.p. callitaditosum haldaniani* Baisheva 1995
- 11 – acc. *Orthodicrano montanii-Plagiothecietum laeti* Baisheva et al. 1994
- 12 – acc. *Plagiothecio laeti-Pohlietum nutantis* Baisheva & al. 1994
- 13 – сообщ. *Pohlia nutans-Plagiothecium denticulatum*
- 14 – сообщ. *Tetraphis pellucida*
- 15 – acc. *Brachythecietum reflexi* Baisheva & al. 1994;
- 16 – acc. *Pleurozietum schreberi* Wisniewski 1930
- 17 – сообщ. *Paraleucobryum longifolium-Barbilophozia barbata*
- 18 – acc. *Hedwigietum albicansis* Allorge ex Vanden Berghen 1953
- 19 – acc. *Anomodontetum longifolii* Wäldheim 1944
- 20 – acc. *Anomodontetum rugelii* Peciar 1965
- 21 – acc. *Pseudoleskeletum catenulatae* Ježek & Vondráček 1962

Приложение к главе 7

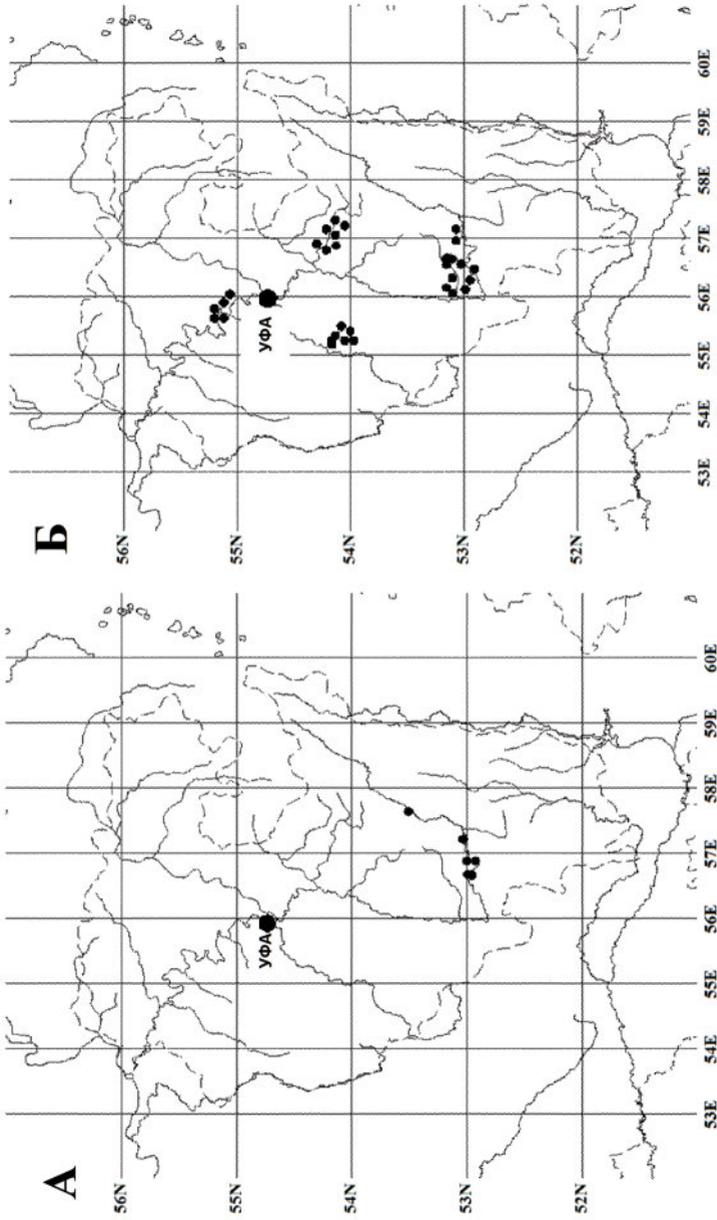


Рис. 7.1. Карта-схема распространения сообществ ассоциаций *Omphaloido scorpioidis-Quercetum roboris* (А) и *Stachyo sylvaticae-Tilietum cordatae* (Б)

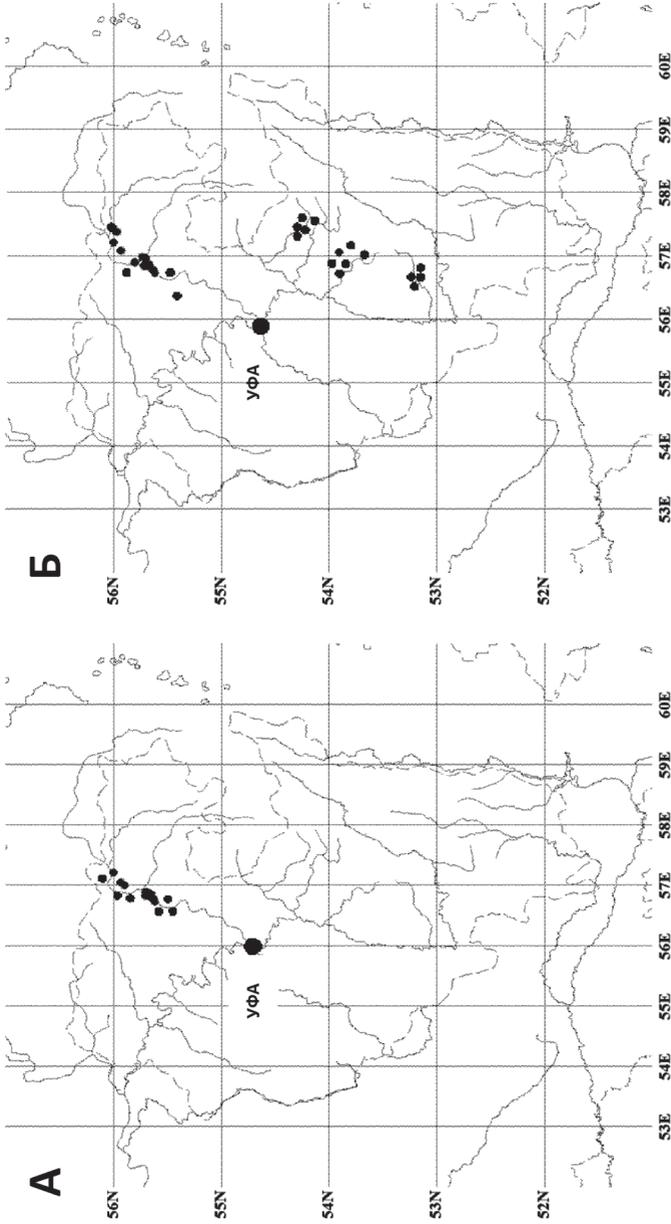


Рис. 7.2. Карта-схема распространения сообществ ассоциации *Frangulo alni-Piceetum obovatae* (А) и *Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae* (Б)

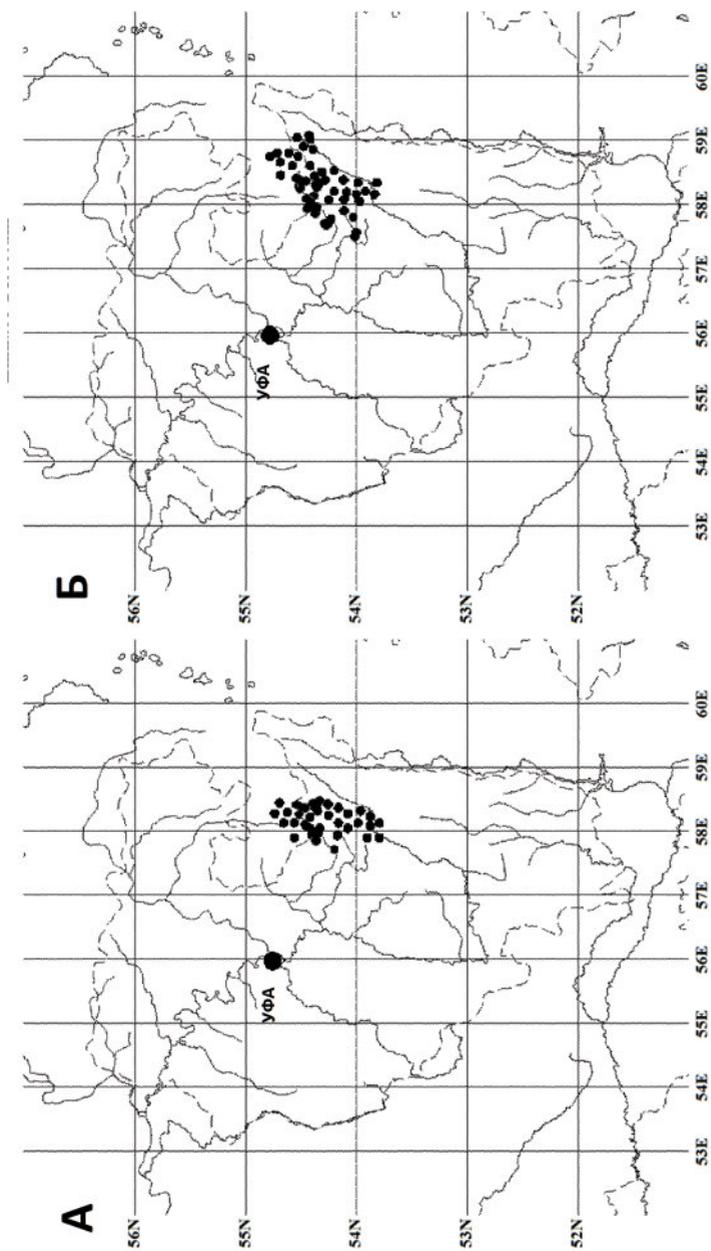


Рис. 7.3. Карта-схема распространения сообществ ассоциаций *Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae* (А) и *Linnaco borealis-Piceetum abietis* (Б)

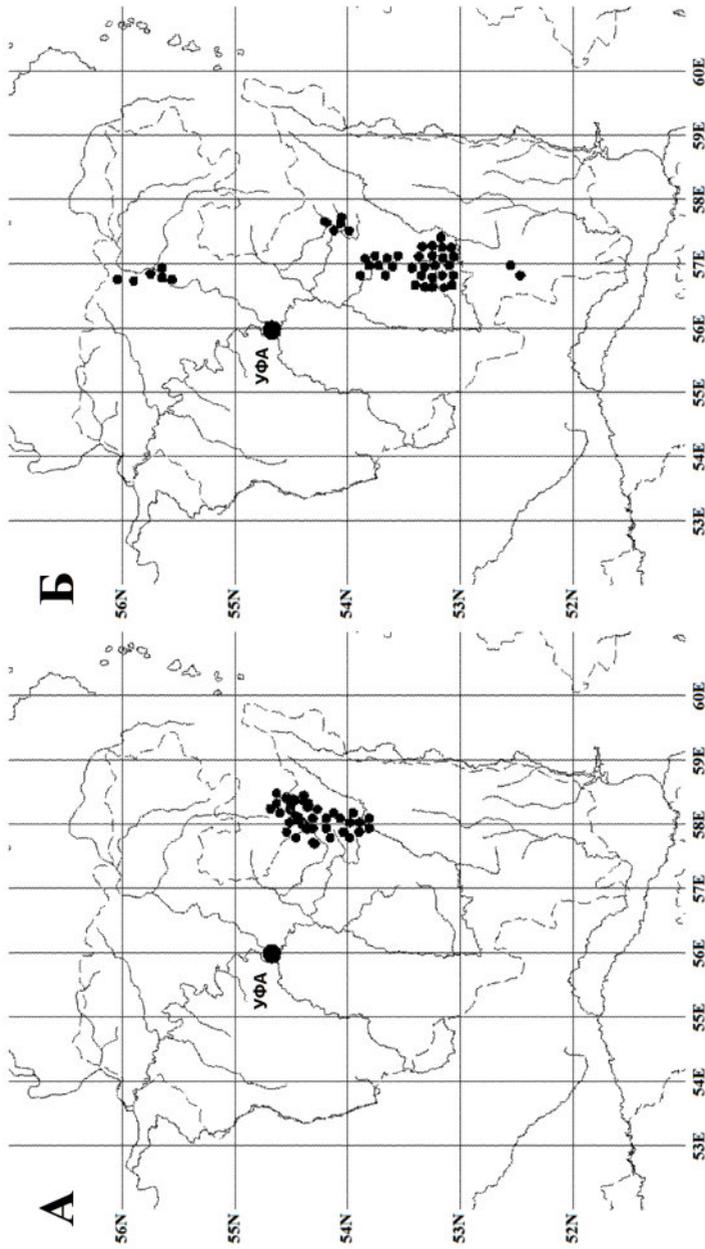


Рис. 7.4. Карта-схема распространения сообществ ассоциации *Bistorta majoris-Piceetum obovatae* (А) и *Ceraso fruticos-Pinetum sylvestris* (Б)

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Баишева Эльвира Закирьяновна – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского Института биологии РАН.

Область научных интересов: бриология, изучение флоры и структуры разнообразия мохообразных, биоиндикация, охрана природы.

Автор более 150 публикаций, в том числе 7 монографий.
elvbai@mail.ru

Мартыненко Василий Борисович – доктор биологических наук, ВрИО директора Уфимского Института биологии РАН.

Область научных интересов: геоботаника, классификация и динамика растительности, охрана видов и сообществ.

Автор более 160 публикаций, в том числе 9 монографий.
vasmar@anrb.ru

Широких Павел Сергеевич – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского Института биологии РАН.

Область научных интересов: фитоценология, динамика растительности, экологические шкалы, картография, охрана природы.

Автор более 85 публикаций, в том числе 3 монографий.
shirpa@mail.ru

Оглавление

От редактора	3
Введение	5
Глава 1. Краткий очерк природных условий Республики Башкортостан	8
1.1. Геология и рельеф	8
1.2. Климат	11
1.3. Гидрография и гидрология	13
1.4. Почвы и почвообразующие породы	14
1.5. Характеристика природных районов	16
1.6. Краткая характеристика лесной растительности	23
Глава 2. Материалы и методы	27
Глава 3. Обзор бриокомпонента условно-коренных лесных сообществ Республики Башкортостан	31
3.1. Продромус обследованных лесных сообществ	32
3.2. Широколиственные и хвойно-широколиственные леса (класс <i>QUERCO-FAGETEA</i>)	36
3.2.1. Сероольховые леса (союз <i>Alnion incanae</i>)	37
3.2.2. Дубовые леса (союз <i>Lathyro-Quercion roboris</i>)	44
3.2.3. Липово-кленово-дубовые леса (союз <i>Aconito septentrionalis-Tilion cordatae</i> , подсоюз <i>Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae</i>)	53
3.2.4. Сосново-широколиственные леса (союз <i>Aconito septentrionalis-Tilion cordatae</i> , подсоюз <i>Tilio cordatae-Pinienion sylvestris</i>)	59
3.3. Гемибореальные темнохвойные и смешанные леса (класс <i>MILIO EFFUSI-ABIETETEA SIBIRICAE</i>)	64
3.3.1. Темнохвойные и широколиственно-темнохвойные неморальноотравные леса (союз <i>Aconito septentrionalis-Piceion</i> <i>obovatae</i>)	64
3.4. Бореальные хвойные леса (класс <i>VACCINIO-PICEETEA</i>)	75
3.4.1. Темнохвойные высокотравно-зеленомошные леса (союз <i>Piceion excelsae</i> , подсоюз <i>Atrageno</i> <i>sibiricae-Piceenion obovatae</i>)	77
3.4.2. Темнохвойные зеленомошные леса (союз <i>Piceion excelsae</i> , подсоюз <i>Eu-Piceenion</i>)	84
3.4.3. Сосновые зеленомошные и травяно-зеленомошные леса (союз <i>Dicrano-Pinion</i>)	87
3.5. Светлохвойные и светлохвойно-мелколиственные травяные леса (класс <i>BRACHYPODIO-BETULETEA</i>)	95
3.5.1. Остепненные сосновые и сосново-лиственничные леса (союз <i>Caragano fruticis-Pinion sylvestris</i>)	96

3.5.2. Ксеромезофитные березовые и березово-сосновые леса (союз <i>Veronico teucrii-Pinion sylvestris</i>).....	99
3.5.3. Мезофитные березово- и лиственнично-сосновые леса (союз <i>Trollio europaea-Pinion sylvestris</i>).....	102
3.6. Анализ бриоценофлор условно-коренных лесов РБ.....	108
3.6.1. Видовое богатство и таксономический состав.....	108
3.6.2. Постоянство видов.....	114
3.6.3. Субстратные группы.....	116
3.6.4. Половые типы и особенности размножения видов.....	125
3.6.5. Жизненные стратегии видов.....	132
Глава 4. Бриокомпонент вторичных лесов Южного Урала и особенности его формирования.....	142
4.1. Сообщества на месте рубок травяно-зеленомошных сосновых лесов.....	144
4.2. Сообщества на месте рубок высокотравно-зеленомошных пихтово-еловых лесов.....	149
4.3. Сообщества на месте рубок травяных темнохвойных лесов.....	153
4.4. Сообщества на месте рубок высокотравных широколиственно-темнохвойных лесов.....	157
4.5. Особенности изменений бриокомпонента сукцессионных сообществ при естественном лесовозобновлении.....	159
Глава 5. Классификация бриосообществ.....	163
5.1. Особенности классификации группировок мохообразных.....	163
5.1.1. Синузильный подход.....	163
5.1.2. Классификация бриосообществ на основе подхода Браун-Бланке.....	173
5.2. Синтаксономия лесных бриосообществ.....	176
5.2.1. Продромус бриосинтаксонов.....	176
5.2.2. Бриосообщества русел и берегов ручьев и малых рек.....	178
5.2.3. Эпифитные бриосообщества.....	183
5.2.4. Эпиксильные бриосообщества.....	189
5.2.5. Эпилитные бриосообщества.....	197
Глава 6. Бриофлора лесных экосистем РБ.....	203
6.1. История изучения.....	203
6.2. Конспект видов.....	205
6.2.1. Печеночники.....	206
6.2.2. Мхи.....	214
6.3. Анализ бриофлоры лесных экосистем РБ.....	246
Глава 7. Охрана разнообразия мохообразных лесных экосистем РБ.....	257
Литература.....	269
Приложения.....	299
Информация об авторах.....	349

Научное издание

**Баишева Эльвира Закирьяновна, Мартыненко Василий Борисович,
Широких Павел Сергеевич**

**МОХООБРАЗНЫЕ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ
РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН**

Редактор: *Л.Д. Петрова*
Технический редактор: *Ф.Д. Емалетдинов*
Компьютерная верстка: *Е.Т. Хомякова*

Подписано в печать 15.12.2015 г. Формат 60x84 ¹/₁₆. Бумага офисная «Снегурочка».
Гарнитура «Таймс». Печать на ризографе.
Усл. печ. л. 20,53+0,93 вкл. Уч.-изд. л. 20,12+0,89 вкл.
Тираж 500 экз. Заказ № 87.

Издательство «Гилем» НИК «Башкирская энциклопедия».
450006, г. Уфа, ул. Революционная, 55. Тел.: (347) 250-06-72
gilem_anrb@mail.ru

Отпечатано в типографии НИК «Башкирская энциклопедия».
450006, г. Уфа, ул. Революционная, 55. Тел.: (347) 251-02-27.

Переплетные работы выполнены ООО «Альфа-Реклама».
г. Уфа, Карла Маркса, 37, корпус 3, офис 205.



Фото 1. Сероольховые леса союза *Alnion incanae*



Фото 2. Дубовые леса союза *Lathyro-Quercion roboris*



Фото 3. Липово-кленово-дубовые леса подсоюза
Aconito septentrionalis-Tilienion cordatae



Фото 4. Сосново-широколиственные неморальнотравные леса
подсоюза *Tilio cordatae-Pinenion sylvestris*



Фото 5. Темнохвойно-широколиственные неморальнотравные леса подсоюза *Aconito septentrionalis-Piceenion obovatae*



Фото 6. Темнохвойные высокотравно-зеленомошные леса подсоюза *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae*



Фото 7. Темнохвойные зеленомошные леса подсоюза *Eu-Piceonion*



Фото 8. Сосновые зеленомошные и травяно-зеленомошные леса союза *Dicrano-Pinion*



Фото 9. Остепненные сосновые и сосново-лиственничные леса
союза *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*



Фото 10. Ксеромезофитные березовые и березово-сосновые
леса союза *Veronico teucrii-Pinion sylvestris*



Фото 11. Мезофитные березово- и лиственнично-сосновые
леса союза *Trollio europaea-Pinion sylvestris*



Фото 12. Вторичный осиновый лес субассоциации
Chrysosplenio alternifolii-Piceetum obovatae populetosum tremulae



Фото 13. Вторичный осиновый лес субассоциации
Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae populetosum tremulae



Фото 14. Вторичный березовый лес субассоциации
Cerastio pauciflori-Piceetum obovatae betuletosum pubescentis



Фото 15. Вторичный березовый лес субассоциации
Bistorto majoris-Piceetum obovatae dianthetosum superbutis



Фото 16. Вторичный березовый лес субассоциации
Bupleuro longifolii-Pinetum sylvestris betuletosum pendulae



Фото 17. Вырубка широколиственного леса
ассоциации *Stachyo sylvatici-Tilietum cordatae*



Фото 18. Разрастание бореальных мхов в посадках ели
на месте рубки широколиственных лесов



Фото 19. Вторичный ивняк на месте рубки кленово-липового леса



Фото 20. Вырубка травяно-зеленомошного соснового леса ассоциации *Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris*



Фото 21. Сжигание порубочных остатков на вырубках сосняков-зеленомошников



Фото 22. Возобновление растительности на вырубках ассоциации *Pleurosermo uralensis-Pinetum sylvestris*



Фото 23. Ингибирующая (луговая) стадия восстановительной сукцессии на вырубках травяно-зеленомошных сосновых лесов



Фото 24. Эпиксилные бриосообщества класса *Hylocomietea splendidis* Marstaller 1992



Фото 25. Бриосообщество ассоциации *Cratoneuretum filicini* Poelt 1954



Фото 26. Прибрежно-водные бриосообщества порядка *Leptodictyetalia riparii* Philippi 1956



Фото 27. Водные бриосообщества порядка *Hygrohypnetalia*
Krajina 1933



Фото 28. *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vain.



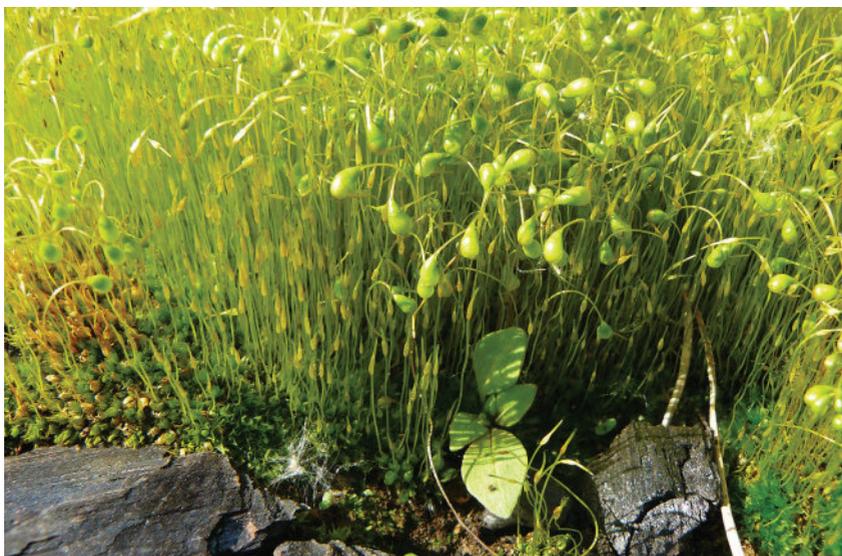
Φωτο 29. *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.



Φωτο 30. *Callicladium haldanianum* (Grev.) H.A. Crum



Φοτο 31. *Stereodon pallescens* (Hedw.) Mitt.



Φοτο 32. *Funaria hygrometrica* Hedw.