

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БРИОКОМПОНЕНТА ОСТЕПЕННЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО УРАЛА

Э.З. БАИШЕВА

FLORISTIC AND PHYTOCOENOTIC FEATURES OF THE BRYOPHYTE COMPONENT IN THE MODERATELY DRY FORESTS OF THE SOUTHERN URALS MTS.

E.Z. BAISHEVA

Институт биологии Уфимского научного центра РАН, 450054 Уфа, пр-кт Октября, 69

Institute of Biology, Ufa Scientific Center of RAS, 450054 Ufa, October av., 69

Fax: +7 (347) 235–53–62; e-mail: elvbai@anrb.ru

Обсуждаются результаты исследований бриокомпонента остепненных дубовых (союз *Lathyro-Quercion roboris*), сосновых (союз *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*) и лиственнично-березовых (союз *Veronico teucrii-Pinion sylvestris*) лесов Южного Урала. Выявлено 80 видов листостебельных мхов и 8 печеночников. 49 % видов имеют низкое постоянство. Самое низкое разнообразие мохообразных отмечено в лиственнично-березовых (23 вида) и дубовых лесах (32 вида), самое высокое — в сосновых лесах (83 вида). Наиболее высокое постоянство имеют виды, растущие на основаниях стволов и гнилой древесине (*Pylaisia polyantha*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Stereodon pallescens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Platygyrium repens*). В сообществах, растущих на крутых склонах, обильны эпилиты карбонатных пород (*Tortella tortuosa*, *Schistidium apocarpum* s.l., *Pseudoleskeella tectorum*) и напочвенные светолюбивые виды (*Abietinella abietina*, *Ceratodon purpureus*, *Rhytidium rugosum*, *Syntrichia ruralis*). По сравнению с остепненными дубовыми и сосновыми лесами Русской равнины южно-уральские сообщества отличаются почти полным отсутствием напочвенных рудеральных видов. Это является показателем слабой степени нарушенности и естественного происхождения южно-уральских остепненных лесов и подчеркивает их высокую природоохранную ценность.

Ключевые слова: мохообразные, лесостепь, дубовые леса, сосновые леса.

The results of study of bryophytes in the moderately dry oak-woods (all. *Lathyro-Quercion roboris*), pine forests (all. *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*) and larch-birch forests (all. *Veronico teucrii-Pinion sylvestris*) of the South Urals are discussed. Eighty moss species and 8 liverworts have been revealed. Forty nine percent of bryophyte species have low constancy. The lowest diversity of bryophytes is characteristic of larch-birch forests (23 species) and oak-woods (32 species), the highest — of pine forests (83 species). Species that grow on the bases of tree trunks and on the rotten wood (*Pylaisia polyantha*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Stereodon pallescens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Platygyrium repens*) have high constancy. In the forest communities which are developed on the slopes, epilythic bryophytes of carbonate rocks (*Tortella tortuosa*, *Schistidium apocarpum* s.l., *Pseudoleskeella tectorum*) and ground light-loving species (*Abietinella abietina*, *Ceratodon purpureus*, *Rhytidium rugosum*, *Syntrichia ruralis*) are abundant. In comparison with moderately dry forests of the Russian Plain, communities from the South Urals are distinguished by almost complete absence of ruderal moss species. This indicates low disturbance and natural character of the Urals communities and emphasizes their high conservation value.

Key words: bryophytes, forest-steppe, oak-woods, pine-woods.

ВВЕДЕНИЕ

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 лесной зоне и горах, являются ценными объектами для изучения лесостепной растительности

(Дидух, 2007). Для Южного Урала характерно высокое разнообразие остепненных лесных сообществ. Это связано с обширностью территории лесостепной зоны, сложностью рельефа и неоднородностью физико-географического режима отдельных районов (Крашенинников, 1954). В бриологическом отношении остепненные лесные сообщества

Южно-Уральского региона изучены недостаточно, поэтому инвентаризация и оценка уровня своеобразия их бриоценофлор представляют собой актуальную задачу, решение которой позволит использовать данные по мохообразным при мониторинге растительности лесостепной зоны республики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены материалы обработки коллекций мохообразных, собранных в 1991–2008 гг. сотрудниками лаборатории геоботаники и охраны растительности В.Б. Мартыненко, П.С. Широких, И.Н. Григорьевым, А.И. Соломешчем, Р.М. Хазиахметовым и автором в ходе геоботанического обследования лесной растительности на территории 12 административных районов Республики Башкортостан (РБ). Всем коллекторам автор выражает искреннюю признательность.

Использованы данные по 6 ассоциациям лесной растительности, представленные 167 геоботаническими описаниями, выполненными на пробных площадях размером 400–1000 м². В пределах пло-

щадок проводилось выявление мохообразных на всех микроместообитаниях: стволах и комлях деревьев, гнилой древесине, валеже, почве, скальных выходах и пр. Для напочвенных видов было указано обилие по шкале Браун-Бланке. При обработке описаний использованы программы TURBOVEG, MEGATAB (Hennekens, Schaminee, 2001) и GRAPHS (Новаковский, 2004). Названия видов сосудистых растений даны по работе С.К. Черепанова (1995), листостебельных мхов — по «Check-list of mosses of East Europe and North Asia» (Ignatov et al., 2006), печеночников — по «Аннотированному списку печеночников и антоцеротовых России» (Потемкин, Софронова, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На Южном Урале остепненные лесные сообщества, в основном, представлены дубовыми, сосновыми, сосново-березовыми и лиственнично-березовыми насаждениями. Краткая характеристика синтаксонов, в сообществах которых проводились исследования бриокомпонента, приведена по работе В.Б. Мартыненко (2009).

Ксеромезофитные дубняки Южного Урала относятся к союзу *Lathyro-Quercion roboris* Solomeshch et al. 1989. В районе исследования дубовые леса встречаются на низкогорном западном макросклоне Южного Урала, его южной оконечности и в виде небольших массивов на Уфимском плато, Зилаирском плато и Бугульминско-Белебеевской возвышенности. Они связаны с наиболее освещенными и прогреваемыми местообитаниями: южными, юго-восточными и юго-западными склонами увалов и сыртов (Горчаковский, 1972; Попов, 1980; Леса Башкортостана, 2004). Особенностью дубрав Южного Урала является высокое флористическое богатство, наличие большого блока лугово-степных видов, а также видов лесного широколиственного травяного покрова преимущественно уральского и сибирского распространения: *Aconitum lycoctonum* L., *Crepis sibirica* L., *Cacalia hastata* L., *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd.,

Hieracium pseudirectum Schljak., *Lathyrus pisiformis* L. и др.

К ассоциации *Filipendulo vulgaris-Quercetum roboris* Martynenko et al. 2009 отнесены термофитные дубравы, представленные небольшими массивами в лесостепной зоне южной оконечности Урала. Сообщества формируются на слабо развитых почвах в верхних частях сыртов, на южных и юго-восточных склонах или представлены колками среди степей. Большинство деревьев имеют невысокие показатели высоты (9–12 м) при диаметре стволов 25–50 см. В составе травяного яруса содоминантами чаще всего выступают *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth., *C. epigeios* (L.) Roth., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., реже — *Fragaria viridis* (Duch.) Weston и *Rubus saxatilis* L. Напочвенные мохообразные практически отсутствуют, эпилиты немногочисленны, относительно высокое постоянство отмечено только у видов, растущих на гнилой древесине и основаниях стволов. Ассоциация *Carici macrourae-Quercetum roboris* Gorczakovskij ex Solomeshch et al. 1989 объединяет сообщества разреженных закустаренных дубняков на слабо развитых щебнистых дерново-карбонатных почвах, приуроченные к верхним частям крутых южных склонов в районе

широколиственных лесов западного макросклона Южного Урала. В древесном ярусе высокое простоянство имеет *Tilia cordata* Mill., в кустарниковом — *Caragana frutex* (L.) С. Koch. и *Euonymus verrucosa* Scop., в травяном — *Carex macroura* Meinsh., *Stellaria holostea* L., *Rubus saxatilis* L., *Digitalis grandiflora* Mill., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. и др. В сообществах выявлено высокое постоянство эпилитных и эпигейных мохообразных, характерных для сухих хорошо освещенных местообитаний с выходами известняков. Ассоциация *Bistorta majoris-Quercetum roboris* (Martynenko et Zhigunov 2005) Martynenko 2009 объединяет редкие сообщества остепненных стланиковых дубрав, описанные на одном из хребтов западного макросклона Южного Урала. Сообщества представлены небольшими участками на крутом склоне в полосе лугово-степной растительности. Древесный ярус образован стланиковой формой дуба черешчатого, его высота составляет 50–70 см, толщина стволиков — 5–8 см. В сообществах присутствуют *Sorbus aucuparia* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds., *Caragana frutex*. Травяной ярус развит слабо, доминирует *Bistorta major* S.F. Gray. Бриокомпонент ассоциации беден, бриофиты, в основном, встречаются на коре *Sorbus aucuparia* и гнилой древесине.

Остепненные сосновые и сосново-лиственничные леса Южного Урала отнесены к союзу *Caragano fruticis-Pinion sylvestris* Solomeshch et al. 2002. Сообщества приурочены к обрывистым крутым южным склонам и осыпям, сложенным известняками и доломитами, покрытыми щебнистыми дерновыми перегнойно-карбонатными горно-лесными почвами. Древостой характеризуется небольшой сомкнутостью и высотой (10–15 м). Подлесок образован степными кустарниками *Caragana frutex*, *Cerasus fruticosa* Pall., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková, *Rosa majalis* Herrm. Травяной ярус сформирован лугово-степными, степными и петрофитными видами, его проективное покрытие зависит от развитости почв и варьирует от 20 до 55 %.

Ассоциация *Carici caryophylleae-Pinetum sylvestris* Martynenko in Ermakov et al. 2000 объединяет сосново-лиственничные леса, приуроченные к верхним частям крутых склонов горного массива Южный Крак. Древесный ярус редкостойный и низкопродуктивный, доминируют *Pinus sylvestris* L. и *Larix sukaczewii* Dyl., изредка встречается *Betula pendula* Roth. Травяной ярус отличается высоким видовым богатством. Доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Festuca rupicola* Heuff., *Rubus saxatilis*, *Pulsatilla patens* (L.) Mill., часто встречаются *Aconogonon alpinum* (All.) Schur., *Poa transbaicalica* Roshev., *Galium ruthenicum* Willd., *Viola rupestris* F.W. Schmidt. и

др. Бриокомпонент, в основном, представлен бореальными напочвенными мхами и видами, характерными для оснований стволов и гнилой древесины деревьев хвойных пород. К ассоциации *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris* Solomeshch et al. 2002 отнесены остепненные сосняки, встречающиеся на крутых обрывистых склонах глубоко врезанных долин горных рек Южного Урала (Инзер, Нугуш, Зилим и др.). В древесном ярусе доминирует *Pinus sylvestris*, с небольшим участием представлены *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, а также *Quercus robur* L., *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, проникающие из близлежащих сообществ широколиственных лесов. Травяной ярус имеет куртинный характер, преобладают *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea* и *Carex rhizina* Blytt ex Lindbl. 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 либо бореальных мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens* и др.), либо видов открытых местообитаний (*Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*, *Rhytidium rugosum*) или неморальных лесов (*Plagiomnium cuspidatum*). В большинстве сообществ покрытие напочвенных мхов незначительное — 1–2 (5 %), но на крутых склонах с многочисленными выходами известняков может достигать 40–60 %, и даже 80 % за счет разрастания *Pleurozium schreberi* или *Rhytidium rugosum*. Часто высокое обилие напочвенных мохообразных отмечается на площадках со следами лесных пожаров.

Березово-сосновые и березовые ксеромезофитные травяные леса отнесены к союзу *Veronico teucrii-Pinion sylvestris* Ermakov et al. 2000. На восточном макросклоне Южного Урала они преобладают на пологих склонах, в восточных предгорьях встречаются в виде колков. Ассоциация *Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae* Solomeshch in Ermakov et al. 2000 объединяет леса с доминированием *Betula pendula* или *Larix sukaczewii*, в колках изредка встречается *Populus tremula* L. Сообщества низкопродуктивные, высота древостоя обычно не превышает 15–17 м, деревья имеют корявые и сбежистые стволы. Кустарниковый ярус представлен *Rosa majalis*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Cotoneaster melanocarpus*, в колочных лесах — *Caragana frutex* и *Cerasus fruticosa*. В травяном ярусе доминируют *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis*, иногда содоминируют *Brachypodium pinnatum*, *Fragaria viridis*, *Bistorta major* и *Aconogonon alpinum*, высока роль луговых и лугово-степных видов. Бриокомпонент, в основном, сформирован видами, растущими на основаниях стволов берез и гнилой древесине.

Характеристика бриокомпонента остепненных лесов Южного Урала

| Класс | Quercus-Fagetea | | | Brachypodio-Betuletea | | |
|---|-----------------|-----|-----|-----------------------|-----|-----|
| | L-Q | L-Q | L-Q | C-P | C-P | V-P |
| Союз | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Порядковый номер синтаксона | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Число описаний | 23 | 15 | 14 | 31 | 57 | 27 |
| Количество видов мхов | 21 | 13 | 16 | 44 | 78 | 23 |
| Ср. ОПП древесного яруса, % | 55 | 65 | 85 | 40 | 50 | 65 |
| Ср. ОПП травяного яруса, % | 55 | 45 | 20 | 20 | 35 | 55 |
| Ср. ОПП напочвенных мхов, % | <1 | <1 | <1 | 5 | 10 | <1 |
| Эпифиты | | | | | | |
| <i>Pseudoleskeella nervosa</i> (Brid.) Nyholm | V | V | II | r | II | + |
| <i>Pyloisia polyantha</i> (Hedw.) Bruch et al. | II | III | I | r | II | III |
| <i>Orthotrichum speciosum</i> Nees | . | . | II | r | r | . |
| <i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.) Schwaegr. | . | . | . | . | I | . |
| Виды, встречающиеся на основаниях стволов и гнилой древесине | | | | | | |
| <i>Stereodon pallescens</i> (Hedw.) Mitt. | V | III | II | V | IV | IV |
| <i>Sciuro-hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov & Huttunen | III | . | IV | III | I | II |
| <i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J. Kop. | . | III | I | r | I | I |
| <i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen | II | III | I | I | + | r |
| <i>Brachythecium salebrosum</i> (F. Weber & D. Mohr) Bruch et al. | II | . | . | II | II | III |
| <i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Bruch et al. | II | . | . | r | r | II |
| <i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Bruch et al. | II | I | I | I | II | . |
| <i>Callicladium haldanianum</i> (Grev) H.A. Crum | I | . | . | I | I | r |
| <i>Bryum moravicum</i> Podp. | I | . | I | I | r | . |
| <i>Radula complanata</i> (L.) Dumort. | r | . | . | r | + | . |
| <i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske | . | . | . | V | I | II |
| <i>Dicranum montanum</i> Hedw. | . | . | . | III | III | r |
| <i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain. | . | . | . | II | II | r |
| <i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb. | . | . | . | III | I | . |
| Эпилиты | | | | | | |
| <i>Tortella tortuosa</i> (Hedw.) Limpr. | I | III | II | + | III | . |
| <i>Pseudoleskeella tectorum</i> (Funck ex Brid.) Kindb. ex Broth. | . | II | . | . | r | . |
| <i>Schistidium apocarpum</i> s.l. (Hedw.) Bruch et al. | I | . | . | I | II | r |
| <i>Paraleucobryum longifolium</i> (Hedw.) Loeske | I | . | I | r | r | . |
| <i>Hedwigia ciliata</i> (Hedw.) P. Beauv. | I | . | . | r | + | r |
| <i>Homomallium incurvatum</i> (Schrad. ex Brid.) Loeske | I | . | . | + | r | + |
| <i>Ditrichum flexicaule</i> (Schwaegr.) Hampe | . | . | . | . | II | . |
| Эпигейные виды, иногда встречающиеся на камнях и валеже | | | | | | |
| <i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) M. Fleisch. | I | V | . | I | III | + |
| <i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid. | I | . | . | III | r | III |
| <i>Brachythecium albicans</i> (Hedw.) Bruch et al. | I | . | I | r | r | . |
| <i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb. | . | II | . | . | I | . |
| <i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F. Weber & D. Mohr. | . | III | . | r | II | + |
| <i>Dicranum scoparium</i> Hedw. | . | III | . | V | II | r |
| <i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw. | . | . | . | I | r | . |
| <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt. | . | . | . | V | IV | . |
| <i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch et al. | . | . | . | III | II | . |
| <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst. | . | . | . | II | I | r |
| <i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not. | . | . | . | III | II | . |
| <i>Dicranum polysetum</i> Sw. | . | . | . | V | II | . |
| <i>Dicranum fuscescens</i> Turner | . | . | . | IV | + | . |
| <i>Sciuro-hypnum oedipodium</i> (Mitt.) Ignatov & Huttunen | . | . | . | II | r | r |

Кроме того, редко встречаются: *Anomodon longifolius* (Brid.) Hartm. 5(+), *A. viticulosus* (Hedw.) Hook. & Taylor 5(+), *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. 5(r), *Barbilophozia barbata* (Schmidel ex Schreb.) Loeske 5(+), *Brachythecium campestre* (Muell. Hal.) Bruch et al. 5(r), *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (Hedw.) P.C. Chen 5(r), *Bryum capillare* Hedw. 5,6(r), *B. pallescens* Schleich. ex Schwaegr. 5(r), *Campyliadelphus chrysophyllus* (Brid.) R.S. Chopra 5(+), *Campylidium sommerfeltii* (Myrin) Ochyra 1,5(I), *Campylium stellatum* (Hedw.) C.E.O. Jensen 5(r), *Cephaloziella divaricata*

(Sm.) Schiffn. 4(r), *C. hampeana* (Nees) Schiffn. 4(r), *Chiloscyphus minor* (Nees) J.J. Engel et R.M. Schust. 5(+), *C. profundus* (Nees) J.J. Engel et R.M. Schust. 4,5(r), *Dicranum flexicaule* Brid. 5(r), *D. flagellare* Hedw. 4,5(+), *D. fragilifolium* Lindb. 5(I), *D. leioneuron* Kindb. 4(r), *D. spadiceum* J.E. Zetterst. 5(r), *D. viride* (Sull. & Lesq.) Lindb. 5(I), *Didymodon rigidulus* Hedw. 5(r), *Distichium capillaceum* (Hedw.) Bruch et al. 5(+), *Drepanium recurvatum* (Lindb. & Arnell) G. Roth. 5(r), *Encalypta procera* Bruch 5(+), *Entodon schleicheri* (Schimp.) Demet. 5(r), *Eurhynchiastrum pulchellum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen 4,5(+), *Grimmia incurva* Schwaegr. 3(+), *G. laevigata* (Brid.) Brid. 5(r), *Haplocladium microphyllum* (Hedw.) Broth. 5(r), *Homalothecium sericeum* (Hedw.) Bruch et al. 5(+), *Hypnum cupressiforme* Hedw. 5(I), *Lophozia excisa* (Dicks.) Dumort. 3(r), *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson 5(r), *Lescuraea mutabilis* (Brid.) Lindb. 5(r), *Neckera besseri* (Lobarz.) Jur. 5(r), *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske 5(r), *Oxystegus tenuirostris* (Hook. & Taylor) A.J.E. Sm. 3(r), *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Bruch et al. 3,5(r), *P. laetum* Bruch et al. 1,5(I), *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb. 5(r), *Polytrichum strictum* Brid. 6(r), *Pseudoleskeella catenulata* (Brid. ex Schrad.) Kindb. 4,5(r), *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. 2(I), *Schistidium submuticum* Broth. ex H.H. Blom 4(r), *S. crassipilum* H.H. Blom 4(r), *Sciuro-hypnum starkei* (Brid.) Ignatov & Huttunen 5(r), *Tortella fragilis* (Hook. & Wilson) Limpr. 5(r), *Weissia controversa* Hedw. 5(r).

Примечание: 1. Номера синтаксонов: 1 — *Filipendulo vulgari-Quercetum roboris*; 2 — *Carici macrourae-Quercetum roboris*; 3 — *Bistorto majoris-Quercetum roboris*; 4 — *Carici caryophyllae-Pinetum sylvestris*; 5 — *Ceraso fruticis-Pinetum sylvestris*; 6 — *Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae*. 2. Обозначения союзов: L-Q — *Lathyro-Quercion roboris*, V-P — *Veronico teucree-Pinion sylvestris*, C-P — *Caragano fruticis-Pinion sylvestris*. Постоянство: r — вид встречен менее, чем в 5 % описаний, + — в 6-10 % описаний, I — в 11-20, II — в 21-40, III — в 41-60; IV — в 61-80, V — в 81-100 %.

В обследованных сообществах выявлено 80 видов листостебельных мхов и 8 печеночников. Это составляет 42 % от бриоразнообразия лесов Южного Урала и 19 % — от бриофлоры Башкортостана. В дубняках выявлено 32 вида мохообразных, в сосняках — 83 вида, в березово-лиственничных лесах — 23 вида. 43 вида (49 %) бриофитов в обследованных сообществах были встречены от 1 до 3 раз. Высокая пропорция редко встреченных видов, в целом, является характерной чертой как локальных бриофлор, так и бриоценофлор лесных сообществ. Тем не менее, по сравнению с бореальными или неморальными сообществами, бриофлора остепненных лесов характеризуется более высокой пропорцией видов с низким постоянством, что подчеркивает островной характер сообществ, в состав которых постоянно проникают виды, более характерные для других типов растительности.

Мохообразных, имеющих высокое постоянство во всех типах остепненных лесов, немного. В средних частях стволов лиственных деревьев встречаются *Pylaisia polyantha* и *Pseudoleskeella nervosa* (последний вид предпочитает кору широколиственных деревьев и избегает берез и оснований стволов хвойных), для оснований стволов и гнилой древесины характерны *Stereodon pallescens*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Plagiomnium cuspidatum* (только в сосновых и лиственнично-березовых лесах отмечены *Sanionia uncinata* и *Dicranum montanum*). В исследованных сообществах виды *Ceratodon purpureus* и *Pohlia nutans*, в основном, встречаются на гнилой древесине и основаниях стволов, гораздо реже — представлены на камнях и почве. В сообществах, приуроченных к крутым каменистым склонам, обычны эпилиты: *Tortella tortuosa*, *Schistidium apocarpum* s.l., *Homomallium incurvatum*, *Pseudoleskeella tectorum* и прочие виды, характерные для известняков. Ярус напочвенных мхов относительно хорошо развит только в остепненных сосновых лесах.

Группа видов, характерных для сосняков, но почти полностью отсутствующая в дубравах, включает бореальные напочвенные мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum polysetum* и др.), а также виды, характерные для оснований стволов и гнилой древесины берез и хвойных деревьев (*Dicranum montanum*, *Dicranum flagellare*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Chiloscyphus profundus*, *Sanionia uncinata*).

Для оценки своеобразия состава мохообразных исследованных сообществ было проведено их сравнение с бриологическими данными по остепненным лесам других регионов и мезофитным южно-уральскими сообществам с близким составом древостоя.

Сравнение показало, что бриокомпонент остепненных южно-уральских дубняков насчитывает в 2 раза меньше видов, чем в южно-уральских мезофитных липово-кленово-дубовых лесах и в 2-3 раза меньше видов, чем в дубравах Центрального Черноземья и Приволжской возвышенности (рис. 1). Существенно различаются и спектры субстратной приуроченности видов: разнообразие бриоценофлор дубрав Русской равнины сформировано преимущественно за счет напочвенных видов, а южно-уральских сообществ — за счет эпифитных, эпиксильных и эпилитных видов. В эпифитном комплексе остепненных южно-уральских дубняков слабо представлены *Neckera pennata*, *Orthotrichum speciosum*, *O. obtusifolium*, *Serpoleskea subtilis*, *Anomodon longifolius*, *A. viticulosus*, отсутствуют *Leskea polycarpa*, *Hypnum cupressiforme*, *Homalia trichomanoides*. Очевидно, что бедность эпифитного комплекса южно-уральских дубняков связана, главным образом, с засушливыми условиями обитания, т.к. в более мезофитных липово-вязовых лесах восточного макросклона Южного Урала эти виды встречаются с высоким обилием и постоянством.

В остепненных дубравах Центрального Черноземья и Приволжской возвышенности среди

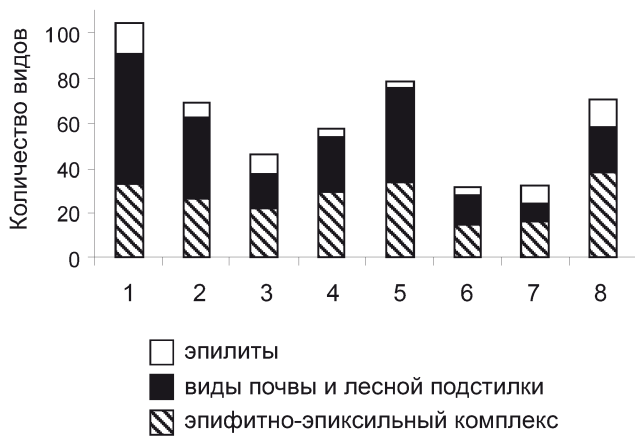


Рис. 1. Разнообразие и субстратные группы мохообразных дубовых лесов Южного Урала и других регионов.

1 — нагорные дубравы бассейна Среднего Дона (Хмелев, Попова, 1988), 2 — байрачные дубравы бассейна Среднего Дона (Хмелев, Попова, 1988), 3 — дубовые и дубово-вязовые леса Волгограда (Сурагина, 2001), 4 — травяные дубняки Ульяновской области (Мордвинов, Благовещенский, 1995), 5 — сложные дубняки Ульяновской области (Мордвинов, Благовещенский, 1995), 6 — остепненные дубняки Ульяновской области (Мордвинов, Благовещенский, 1995), 7 — остепненные дубняки Южного Урала, 8 — мезофитные широколиственные леса Южного Урала

напочвенных мхов немало видов-колонистов, характерных для почвенных обнажений, участков, нарушенных в результате выпаса или рекреации (*Bryum caespiticeum*, *Leptobryum pyriforme*, *Hygroamblystegium varium*, *Funaria hydrometrica*, *Marchantia polymorpha*, *Barbula unguiculata*, *Tortula acaulon* и др.), что является показателем высокой степени антропогенной трансформации лесов этих регионов (Курнаев, 1968). В южно-уральских сообществах группа этих видов немногочисленна.

Остепненные и зеленомошные сосновые леса Южного Урала характеризуются близкими показателями разнообразия бриокомпонента (рис. 2). Основные отличия остепненных сообществ состоят в уменьшении проективного покрытия бореальных напочвенных видов (которые при густом травостое часто переходят на основания стволов и гнилую древесину) и увеличении в ряде сообществ постоянства светлюбивых эпигейных мхов (*Abietinella abietina*, *Rhytidium rugosum*, *Syntrichia ruralis*).

В отличие от дубовых лесов, разнообразие мохообразных в южно-уральских остепненных сосняках гораздо выше, чем в аналогичных сообществах других регионов (см. рис. 2). Вероятно, это связано с тем, что на Русской равнине сосновые леса встречаются преимущественно на бедных песчаных

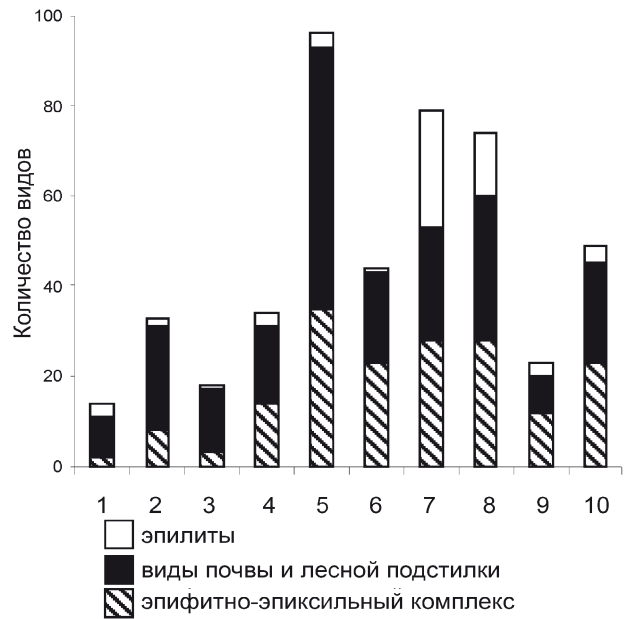


Рис. 2. Разнообразие и субстратные группы мохообразных сосновых и лиственнично-березовых лесов Южного Урала и других регионов.

1 — меловые боры Среднего Дона (Хмелев, Попова, 1988), 2 — злаково-разнотравные сосняки левобережной лесостепи Украины (Гапон, 1992), 3 — остепненные сосняки Ульяновской области (Мордвинов, Благовещенский, 1995), 4 — травяные сосняки Ульяновской области (Мордвинов, Благовещенский, 1995), 5 — сосново-березовые леса Ульяновской области (Мордвинов, Благовещенский, 1995), 6 — мезофитные березово-сосновые леса Салаира (Писаренко, 1997), 7 — остепненные сосняки Южного Урала, 8 — зеленомошные сосняки Южного Урала, 9 — остепненные лиственнично-березовые леса Южного Урала, 10 — мезофитные березово-сосновые леса Южного Урала

почвах и имеют практически монодоминантный состав древостоя. В то же время, в составе южно-уральских сосняков почти всегда присутствуют *Betula 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.

По сравнению с мезофитными березовыми и березово-сосновыми лесами Южного Урала и других регионов (см. рис. 2), остепненные лиственнично-березовые леса восточного склона Южного Урала характеризуются бедным составом бриофлоры, сформированной, главным образом за счет малоспецифичного комплекса видов, растущих на основаниях стволов и гнилой древесине. Развитию мохообразных в этих сообществах препятствуют развитый травяной ярус, отсутствие выходов камней и засушливые условия обитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Бриокомпонент остепненных дубовых и сосново-лиственничных лесов Южного Урала беден и малоспецифичен. Состав мохообразных сосновых лесов, напротив, характеризуется довольно высокими показателями разнообразия. От остепненных лесов Русской равнины южно-уральские сообщества отличаются низкой представленностью напочвенных рудеральных видов. Это является

показателем естественного происхождения и слабостью нарушенности южно-уральских остепненных лесов, подчеркивая их высокую природоохранную ценность.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 10-04-00534-а, а также подпрограммы «Разнообразие и мониторинг лесных экосистем России» программы «Биологическое разнообразие» Президиума РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Гапон С.В. Мохообразные Левобережной Лесостепи Украины: Дис. ... канд. биол. наук. Львов, 1992. 290 с.
- Дидух Я.П. Что такое лесостепь? // Ботаника и микология: современные горизонты / Отв. ред. А.А. Созинов. Киев, 2007. С. 40–53.
- Крашенинников И.М. Взаимоотношение леса и степи на Южной окраине Уральской возвышенности (материалы к истории лесостепного ландшафта) // Географические работы. М., 1954. С. 174–213.
- Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 356 с.
- Мартыненко В.Б. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны: Дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2009. 495 с.
- Мордвинов А.Н., Благовещенский И.В. Флора мохообразных Ульяновской области. Ульяновск, 1995. 88 с.
- Новаковский А.Б. Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPHS» // Автоматизация научных исследований. Сыктывкар, 2004. Вып. 27. 28 с.
- Потемкин А.Д., Софронова Е.В. Печеночники и антоцеротовые России. СПб.-Якутск, 2009. Т. 1. 368 с.
- Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. Воронеж, 1988. 168 с.
- Писаренко О.Ю. Мохообразные как компонент растительного покрова Салаирского кряжа: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1997. 174 с.
- Сурагина С.А. Листостебельные мхи Волгоградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 23 с.
- Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 356 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб., 1995. 992 с.
- Hennekens S.M., Scaminée J.H.J. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data // J. Veget. Sci. 2001. Vol. 12. P. 589–591.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130.