

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации  
ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет»  
Институт естественных наук  
Кафедра ботаники, зоологии и биоэкологии

А.В. Рубцова

# **БРИОФЛОРА УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ**

Монография



Ижевск  
2024

УДК 582.32 (470.51)

ББК 28.592.2

P827

*Монография подготовлена в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ «Биоразнообразие природных экосистем Заволжско-Уральского региона: история его формирования, современная динамика и пути охраны» (FEWS-2024-0011).*

*Рекомендовано к изданию Редакционно-издательским советом УдГУ*

**Рецензенты:** д-р биол. наук, гл. науч. сотрудник лаборатории геоботаники и охраны растительности Уфимского Института биологии УФИЦ РАН **Э.З. Баишева,**

канд. биол. наук, доцент каф. общей экологии, биотехнологии и природопользования К(П)ФУ **Н.Р. Шафигуллина.**

**Рубцова А.В.**

P827 Бриофлора Удмуртской Республики : монография. – Ижевск : Удмуртский университет, 2024. – 169 с.

**ISBN 978-5-4312-1199-7**

**DOI:10.35634/978-5-4312-1199-7-2024-1-169**

Монография представляет первую наиболее полную сводку о видовом разнообразии мохообразных Удмуртской Республики. Приведен конспект бриофитов, содержащий сведения о 255 видах и 4 разновидностях, установлена специфика таксономической и эколого-ценотической структуры бриофлоры Удмуртии, показаны особенности урбанобриофлор. Подробно проанализирована фитоценотическая и субстратная приуроченность моховидных. Освещен вопрос редких и нуждающихся в охране видов.

Книга адресована ботаникам, экологам, специалистам по охране природы, преподавателям и студентам биологических специальностей, а также руководителям биологических кружков и экологических лагерей школьников.

УДК 582.32 (470.51)

ББК 28.592.2

**ISBN 978-5-4312-1199-7**

**DOI:10.35634/978-5-4312-1199-7-2024-1-169**

© Рубцова А.В., 2024

© ФГБОУ ВО «Удмуртский  
государственный университет», 2024

## ВВЕДЕНИЕ

Мохообразные являются неотъемлемой частью многих наземных биоценозов. Некоторые бриофиты являются эдификаторами сообществ, определяя их облик. Другие играют незначительную роль в сложении биоценозов. Небольшие размеры мохообразных и некоторая трудность в видовой идентификации делает их «непопулярными» во время проведения флористических и геоботанических исследований.

Именно поэтому территория европейской части России в бриофлористическом отношении исследована неравномерно. Это не позволяет детально охарактеризовать особенности распространения некоторых видов мохообразных, откладывая тем самым решение теоретических и практических проблем, связанных с рациональным использованием и охраной природных ресурсов.

Для понимания специфики региональных бриофлор Европейской России большое значение имеют исследования регионов, расположенных на пересечении физико-географических и ботанико-географических границ, в которых высока доля более или менее хорошо сохранившегося естественного растительного покрова. К числу таких регионов относится Удмуртская Республика (УР). Северная часть УР входит в подзону южной тайги, южная – широколиственно-хвойных лесов. Территория республики характеризуется значительным разнообразием растительных сообществ и лесистостью около 46% (Удмуртская Республика, 2008). Во флоре республики, наряду с бореальными, достаточно широко представлены неморальные и даже лесостепные виды растений.

Возрастающие темпы лесо- и недропользования на территории Удмуртии, сопровождающиеся элиминацией естественных местообитаний, влекут за собой снижение биологического разнообразия и нарушения структуры бриофлоры республики. Поэтому работы, направленные на инвентаризацию, выявление особенностей эколого-ценотической структуры бриофлоры и распределение мохообразных по экотопам, очень важны. Особое значение исследова-

ние бриофлоры республики приобретает в плане сохранения редких и охраняемых бриофитов, которые могут находиться на грани исчезновения в европейских странах (Hodgetts et al., 2019) и включены в Красную книгу Удмуртской Республики (2023).

Автор выражает искреннюю благодарность и признательность своим Учителям – д.б.н. Ольге Германовне Барановой и к.б.н. Александру Николаевичу Пузыреву за многие годы всесторонней помощи и обучения;

коллегам-бриологам д.б.н. М.С. Игнатову, к.б.н. Е.А. Игнатовой, д.б.н. Э.З. Баишевой, д.б.н. Н.А. Константиновой, к.б.н. Н.Р. Шафигуллиной, к.б.н. В.И. Золотову, д.б.н. А.П. Дьяченко за помощь в идентификации видов и ценные консультации;

заведующему кафедрой ботаники, зоологии и биоэкологии д.б.н. Н.И. Науменко и сотрудникам кафедры за поддержку и помощь;

знатоку природы родного края П.Б. Бутолину за активное участие в поисках и мониторинге популяций редких видов мохообразных;

студентам, выполняющим выпускные квалификационные работы под руководством автора: Е. Булдакову, А. Егоровой, Ю. Шалаумовой, В. Федоровой, Д. Преженниковой, М. Малых, Д. Дмитриевой, Д. Поткиной, П. Михайловой за помощь в сборе материала;

своей семье за терпение и поддержку.

## Глава 1

### Природные условия Удмуртской Республики

#### *1.1. Географическое положение*

Удмуртская Республика расположена на востоке Русской равнины, в Среднем Предуралье в междуречье Вятки и Камы, в пределах 55°12'–58°38' северной широты, 51°10'–54°26' восточной долготы. На западе и севере она граничит с Кировской областью, на востоке с Пермским краем, на юго-востоке – с Республикой Башкортостан, на юге и юго-западе – с Республикой Татарстан. Территория республики занимает площадь равную 42,1 тыс. км<sup>2</sup>. Протяженность с севера на юг 297,5 км и с запада на восток – 200 км (Широбоков, 1972; Природа, 1972; Удмуртская Республика, 2008).

#### *1.2. Геология и рельеф*

Территория республики по своему геологическому строению соответствует восточной части Русской платформы (Удмуртская Республика, 2008). В составе геологического разреза – породы кристаллического фундамента архейского и нижнепротерозойского возраста (3,5–1,5 млрд. лет), перекрытые осадочным чехлом пород верхнего протерозоя и палеозоя мощностью от 4000 до 7000 м. Повсеместно на поверхности территории обнажаются континентальные отложения нижнетатарского подъяруса пермской системы. Оставшаяся ее часть покрыта чехлом четвертичных отложений мощностью до 10 м. В речных долинах современные аллювиальные отложения достигают мощности 25 м (Бутаков, 1986; Рысин, 2001).

Разнообразные формы рельефа опосредуют влияние климатических факторов, выступая как региональный фактор размещения растительности и животного населения (Чернов, 1975). Общий характер местности Удмуртии представлен равниной преимущественно увалисто-холмистого вида с перепадами высот от 65 до 225 м над уровнем моря, преобладающие высоты 150–200 м (Рысин, 2001).

### *1.3. Гидрологическая сеть*

Поверхностные воды в Удмуртской Республике представлены реками, озерами, прудами, водохранилищами и болотами. Речная сеть относится к бассейнам Камы и Вятки, густота речной сети – около 0,5-0,6 км/км<sup>2</sup> (Рысин, 2001). Большинство водотоков имеют длину менее 10 км, их насчитывается более 7 тыс., что составляет примерно 95 % от общего количества всех рек Удмуртии. Малых рек (длиной до 100 км) в Удмуртии насчитывается 368, их общая длина превышает 8 тыс. км (Государственный доклад, 2023).

На территории Удмуртии имеется около 800 прудов общей площадью 8433 га. Большинство из них небольшие – от 0,5 до 30 га. Крупными являются Ижевский (2400 га), Воткинский (1880 га), Камбарский (400 га) и Пудемский (350 га) пруды (Государственный доклад, 2023). Озер в республике мало. Встречаются только озера-старицы в поймах долин Камы, Чепцы, Кильмези, Ижа и других рек (их общая площадь – 2416 га). Старицы чаще всего небольшой глубины, серповидной или вытянутой формы, дно их сложено песчано-глинистыми и илистыми осадками. Нередко они соединены с руслом реки протоками. Подобные озера пополняются водой во время весенних разливов, от атмосферных осадков и грунтовых вод. Вода их имеет слабый желтоватый оттенок от обилия взвешенных органических веществ. Старицы постепенно зарастают и превращаются в низинные болота (Государственный доклад, 2023).

В Удмуртии около 750 болот общей площадью 59,0 тыс. га, что составляет около 3 % от общей площади республики (Удмуртская Республика, 2008). Наибольшее количество болот встречается на западе и севере республики, наименьшее – на востоке и юге, особенно в местах близкого залегания к поверхности пермских известняков. Преобладающим является низинный (эвтрофный) тип болот, с вогнутой или плоской поверхностью, питание которых осуществляется за счет поступления атмосферных осадков, а также водами поверхностного и подземного стоков, богатых минеральными веществами. Значительные по площади низинные болота развиты в пой-

мах Камы, Чепцы, Кильмези, Валы, Увы, Нылги, Лумпуна, Ижа. Верховые (олиготрофные) и переходные (мезотрофные) болота встречаются в междуречье Кильмези и Лумпуна, на террасах Камы, Сивы, в верховьях Вятки (Рысин, 2001).

#### *1.4. Климат*

Климатические условия выступают как зональные факторы размещения биоты. Климат Удмуртии умеренно континентальный с продолжительной, холодной и многоснежной зимой, тёплым летом и хорошо выраженными переходными сезонами: весной и осенью (Чернов, 1975).

Среднегодовая температура воздуха на территории УР положительная (табл. 1). На термический режим влияет рельеф и растительность. На возвышенных участках суточные амплитуды температуры воздуха меньше, чем в понижениях рельефа. На вершинах холмов заморозки весной прекращаются раньше (примерно на 10 суток), осенью наступают позднее, чем в широких долинах. На полях и других открытых пространствах летом температура воздуха выше, чем в лесу.

Увлажнение территории Удмуртии происходит в основном за счёт циклонов, несущих влажный воздух с Атлантики. Годовое количество осадков составляет в среднем 500-550 мм (табл. 1). Более половины всех осадков (65 %) – жидкие, выпадающие преимущественно в июне-июле, остальная часть – твердые и смешанные, выпадающие преимущественно в ноябре-декабре (Егоров, 2001).

Атмосферные осадки превышают испарение, т.е. Удмуртия характеризуется достаточным увлажнением и относится к гумидным областям (Дерюгина, Могунова, 1972). Однако, в связи с преимущественно меридиональной протяженностью территории (несмотря на относительно небольшую площадь) наблюдаются заметные различия в климате ее северной и южной частей. Так, среднегодовая температура воздуха в северо-восточных районах +1°C, в юго-западных – +2,5°C.

Таблица 1

**Основные климатические показатели в Удмуртской Республике  
(Удмуртская Республика, 2008)**

| <b>Показатели</b>                                               |       |
|-----------------------------------------------------------------|-------|
| Средняя температура воздуха (°С)                                |       |
| января                                                          | -14,3 |
| июля                                                            | 18,4  |
| годовая                                                         | 2,1   |
| Продолжительность периода с положительной температурой (дни)    | 203   |
| Продолжительность безморозного периода (дни)                    | 119   |
| Сумма активных (выше 10°С) температур                           | 2023  |
| Продолжительность периода со ср.-суточ. температурой 15°С (дни) | 74    |
| Скорость ветра (м/с)                                            | 3,3   |
| Осадки (мм)                                                     | 545   |
| Дата установления снежного покрова                              | 06.11 |
| Дата схода снежного покрова                                     | 15.04 |

Промерзание почвы на территории Удмуртии происходит в третьей декаде октября в северной половине республики и в первой декаде ноября – в южной. К моменту образования снежного покрова, во второй декаде ноября, почва промерзает на глубину 10-15 см. Максимальное промерзание почвы происходит в марте: 65-90 см в центральных и южных районах и 120-180 см – на севере и северо-востоке. Полное оттаивание почвы наблюдается в последней пятидневке апреля – начале мая (Дерюгина, Могунова, 1972; Удмуртская Республика, 2008).

### ***1.5. Почвы***

Эдафические условия оказывают прямое влияние на флору. Причем распространение растительных сообществ обычно коррелирует с определенными типами почв. Согласно почвенно-географическому районированию территории России (Национальный атлас, 2007) основная земельная площадь Удмуртской Республики отнесена к Вятско-Камской провинции южно-таежной подзо-



ны дерново-подзолистых почв, а южные её районы – к Предуральской провинции серых лесных почв. В Удмуртии основными типами почв являются дерново-подзолистые, смешанные лесные оподзоленные и дерново-карбонатные.

В северной и центрально-восточной частях республики среди преобладающих дерново-подзолистых суглинистых почв повсеместно встречаются дерново-карбонатные и серые лесные оподзоленные почвы. В центрально-западной части преобладают дерново-подзолистые песчаные и супесчаные, а в южной – серые лесные оподзоленные, дерново-карбонатные и местами дерново-подзолистые почвы. Кроме этих почв на всей территории республики встречаются пойменные дерновые аллювиально-слоистые и зернистые, овражно-балочные почвы и небольшие площади дерново-глеевых, болотных и болотно-подзолистых почв (Ковриго, 2004). Около 60 % площади республики занимают дерново-подзолистые почвы суглинистого механического состава. В настоящее время они значительно распаханы. Для дерново-подзолистых суглинистых почв характерна кислая реакция – рН-4,1-4,8 (Удмуртская Республика, 2008).

Супесчаные и песчаные почвы занимают около 20 % площади Удмуртии (Государственный доклад, 2023). Механический состав рассматриваемых почв супесчаный или связнопесчаный. Реакция обычно кислая (Удмуртская Республика, 2008). Серые лесные почвы занимают 8 % площади УР и распространены в южных районах (Государственный доклад, 2023). Светло-серые лесные почвы по своим морфолого-химическим свойствам близки к суглинистым дерново-подзолистым почвам. Серые почвы по свойствам занимают среднее положение между светло-серыми и темно-серыми почвами. Темно-серые лесные почвы резко выделяются своей темной окраской и характеризуются слабокислой и близкой к нейтральной реакции.

Дерново-карбонатные почвы (3 % площади) встречаются небольшими массивами во всех районах республики, располагаясь обычно на повышенных участках рельефа. Особенностью механи-

ческого состава дерново-карбонатных почв является высокое содержание фракции ила (Государственный доклад, 2023). Кроме вышеописанных почв, на территории УР встречаются болотные, дерново-глеевые, пойменные и др., занимающие небольшие площади.

### ***1.6. Краткая характеристика растительности***

Удмуртия находится в Камско-Печёрско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таёжной провинции, относящейся к Евразийской таёжной области (Удмуртская Республика, 2008). Северная часть УР входит в подзону южной тайги, южная – в подзону широколиственно-хвойных лесов (Удмуртская Республика, 2008). Территория республики характеризуется значительным разнообразием растительных сообществ (Баранова, 2009).

***Лесная растительность.*** Леса являются основным типом растительности и занимают около 46,4 % площади (Удмуртская Республика, 2008). Древесная растительность республики представлена еловыми, елово-пихтовыми и пихтово-еловыми, сосновыми, березовыми, осиновыми, липовыми, дубовыми, ивовыми, сероольховыми и черноольховыми лесами. С севера на юг происходит постепенное обогащение хвойных лесов широколиственными породами и неморальными травянистыми растениями (Баранова, 2009). Зональным типам растительности соответствуют ельники-зеленомошные кисличные (на севере), ельники липовые неморально-травяные (в центре) и ельники сложные неморально-травяные (на юге республики), однако благодаря выраженности рельефа эти лесные формации часто сосуществуют в одних зональных условиях. Особенно данная закономерность характерна для водораздельных лесов юга республики, где наряду с широколиственно-темнохвойными формациями с присутствием дуба и лещины (на возвышенных участках), в понижениях рельефа часто встречаются типичные елово-пихтовые южнотаёжные леса.

Для зональных типов лесов центра и особенно юга республики характерна сложная ярусная структура. Как древесный, так

и травянисто-кустарничковый ярус изобилуют представителями неморального и бореального комплекса видов, поэтому состоят из 2-3, а травянистый ярус нередко и из 4-х подъярусов (Баранова, 2009). В древостое, наряду с елью и пихтой, активное участие принимает липа (часто в первом ярусе), местами клен, вяз и дуб, в кустарничковом ярусе обычны бересклет бородавчатый, жимолость лесная и лещина обыкновенная.

Кроме зональных типов (темнохвойных, хвойно-широколиственных и широколиственно-хвойных) из коренных лесов в Удмуртии присутствуют ельники сфагновые и кустарничковые, светлохвойные (сосновые) и широколиственные (дубовые, липовые, ольхово-вязовые) лесные формации.

Ельники сфагновые, долгомошные и черничные формируются на бедных, преимущественно супесчаных почвах в локальных понижениях рельефа. Данные типы лесных формаций, свойственные подзоне средней тайги, характеризуются простой ярусной структурой и практическим отсутствием неморальных элементов растительности. В республике они распространены преимущественно в северных и центральных районах (Баранова, 2009).

Сосновые леса относятся к азональным элементам растительности. Они приурочены к бедным почвам, образуя массивы на эоловых равнинах и песчаных надпойменных террасах, сопровождающих речные долины, а также на крутых склонах. В Удмуртии наиболее представлены сосняки зеленомошного цикла, на сухих дюнах и террасах формируются сосняки лишайниковые и сухотравные, часто с явлениями остепнения; в депрессиях рельефа – сосняки сфагновые (Ефимова, 1972). В долинах крупных рек встречаются участки сосняков сложных травяных, с подлеском из широколиственных деревьев (липа, вяз). В республике коренные сосновые боры распространены главным образом в центральных и юго-западных районах (на материковых дюнах), а также на востоке на первой надпойменной террасе и правых крутых склонах коренных берегов долины Камы. По всей республике обычны сосновые посадки.

Отличительной особенностью лесов Предуралья является то, что в их состав входят сибирские породы деревьев (пихта и лиственница). Причем, если пихта регулярно входит в состав темнохвойных и темнохвойно-липовых лесов Удмуртии, то небольшие лиственничные насаждения встречаются как примесь в сосновых и сосново-широколиственных лесах лишь на надпойменных террасах Камы, Кильмези и дюнных песчаных массивах в центре республики.

Широколиственные леса представлены в основном дубравами, тянущимися узкими полосами вдоль долин Камы (Ефимова, 1972), Вятки и Кильмези (у границы с Кировской областью). Водораздельные дубравы (и смешанные леса с участием дуба) на юге лесной зоны преимущественно располагаются небольшими участками в условиях пересеченного рельефа на богатых почвообразующих породах (элювии пермских мергелей) (Курнаев, 1973). Благодаря этому, в республике они распространены в основном на юго-востоке в пределах Сарапульской возвышенности и приурочены к южным склонам коренных берегов малых рек и прилегающим возвышенным водоразделам. Небольшие участки смешанных лесов с участием дуба встречаются на хорошо дренированных плакорах.

Повсеместно по берегам и притеррасным частям пойм лесных рек распространены сероольшаники. Ассоциации с преобладанием ольхи черной (*Alnus glutinosa*), характерные для пойм неморального типа (Липатова, 1980), встречаются в поймах рек на юге республики, особенно в притеррасной пойме Камы. В прирусловых частях пойм крупных и средних рек республики небольшие участки занимают насаждения из тополя черного (*Populus nigra*). Из вторичных типов лесов большие площади в республике занимают мелколиственные (березняки и осинники) и мелколиственно-темнохвойные леса (Баранова, 2009).

**Болотная растительность.** На территории Удмуртии болота занимают около 3 % площади. Встречаются все три типа болот: верховые, низинные и переходные (Баранова, 2009).

Верховые (олиготрофные) и переходные (мезотрофные) болота представляют собой интразональные элементы ландшафта (Алехин, 1951, цит. по: Чернов, 1975), определяемые средообразующей ролью леса. В УР встречаются локально, имеют небольшие площади, так как находятся на южной границе распространения (Ефимова, 1972; Баранова, 2009), крайние южные точки отмечены в Камбарском, Каракулинском и Кизнерском районах. В республике представлены в основном олиготрофные болота междунного типа, приуроченные к депрессиям рельефа в районах песчаных массивов эолового и древнеаллювиального происхождения. На крайнем севере республики встречаются участки водораздельных сфагновых болот на суглинистом основании. Благодаря сукцессионной устойчивости и специфичности условий, верховые болота являются одним из мест сохранения реликтов флоры и фауны (преимущественно ледниковых) в лесной зоне (Ефимова, 1972). В целом растительность лесных сфагновых болот носит всегда более северный (таежный) облик, по сравнению с зональными формациями. В древостое таких болот обычна редкая и невысокая сосна, кустарники. Травяно-кустарничковый ярус представлен пушицей влагилищной (*Eriophorum vaginatum*), осокой волосистоплодной (*Carex lasiocarpa*), о. вздутой (*C. rostrata*), морошкой (*Rubus chamaemorus*), росянками круглолистной и английской (*Drosera rotundifolia*, *D. anglica*), клюквой болотной (*Oxycoccus palustre*) и др. (Баранова, 2009).

Низинные (эвтрофные) болота, располагаются в притеррасных поймах рек и других понижениях (Ефимова, 1972). Распространены такие болота достаточно широко. Для травяных низинных болот характерно доминирование представителей семейства осоковых, реже встречаются растения из других систематических групп.

Для территории Удмуртии, как и для всего Предуралья, характерны лесные низинные болота – согры. В древесном ярусе доминируют береза пушистая (*Betula pubescens*), ель финская (*Picea x fennica*) и сибирская (*P. obovata*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), в подлеске – жимолость Палласа (*Lonicera pallasii*), береза

приземистая (*Betula humilis*), различные виды рода ива. Травяно-кустарничковый ярус более разнообразен, он представлен как болотными, так и лесными видами (Баранова, 2009).

**Луговая растительность.** Луга в Удмуртии, занимая относительно небольшие площади (около 7,7 %), представляют собой разнообразные растительные ассоциации (Государственный доклад, 2023). Большая часть лугов имеет вторичное происхождение и возникла в результате хозяйственной деятельности человека (Баранова, 2009). По положению в рельефе луга подразделяются на пойменные и материковые (суходольные и низинные). Пойменные луга наиболее богаты в среднем течении рр. Камы и Вятки (Баранова, 1998). Крупнотравно-злаковые луга, с присутствием лесостепных растений, являются специфическими растительными ассоциациями пойм высокого уровня Камы и Средней Волги (Баранова, 2009). Пойменные луга средних и малых рек занимают небольшие площади и характеризуются небогатым растительным составом. Суходольные луга хорошо представлены на склонах коренных берегов рек и других участках водоразделов, свободных от леса. Наибольшие площади суходольные луга занимают в южной половине республики. Низинные луга характерны для местообитаний с близким залеганием грунтовых вод, то есть депрессии рельефа, днища логов, оврагов, нижние части склонов речных долин (Баранова, 2009).

Помимо природных растительных сообществ, около половины территории УР занимают антропогенные ландшафты: под пашнями находится 39,5 %, под пастбищами – 5 % (Кузнецов, 1994).

Таким образом, территория Удмуртии характеризуется значительным разнообразием природных условий, определяемых расположением ее на стыке ряда ландшафтно-географических зон (в пределах бореального экотона), неоднородностью рельефа и хозяйственной деятельностью человека.

## Глава 2

### История изучения бриофлоры Удмуртской Республики

Первые данные по флоре моховидных Удмуртии (относившейся в то время к Вятской губернии) представлены в сводке С.И. Коржинского (Korshinsky, 1898) с указанием местонахождений в окрестностях городов Воткинска, Глазова, Ижевска, сел Дебессы, Кизнера, Сюмси, Июльское. В сводке значится 12 видов листостебельных мхов.

В опубликованном списке растений г. Глазова А.А. Нимвицким (1906) отмечается местонахождение одного вида листостебельного мха. В материалах А.П. Ильинского (1915) по Вятской губернии имеются указания о 2-х видах листостебельных мхов из окрестностей г. Сарапула. В августе 1920 года В.А. Некрасовой обследовались окрестности г. Сарапула. Собранный гербарный материал, насчитывающий 10 видов мхов, хранится в краеведческом музее г. Сарапула.

Большую работу по сбору и определению мхов на территории Удмуртии провели А.Д. Фокин и П.Н. Никольский в 1924 году. Ими были обследованы окрестности городов Ижевска, Воткинска, сел Дебессы, Юськи и Поломской лесной дачи. Образцы печеночников (2 вида) и листостебельных мхов (19) находится в краеведческом музее г. Кирова, а их дублиеты – в отделе споровых растений БИН имени В.Л. Комарова РАН. Участником почвенной Чепецкой экспедиции И. Кудрявцевым в 1925 году собраны 1 вид печеночников и 6 видов листостебельных мхов в долине р. Чепцы в Глазовском районе (Ложкина, 1970).

Л.Н. Васильевой (1930) обследовались окрестности г. Ижевска, Можги, Сарапула. Дан список из 13 видов мхов (3 вида сфагнов и 10 видов зеленых мхов). Д.С. Аверкиевым (1936) проведены обследования в окрестностях деревень Старый Сентег, Чужьялово и при описании елового и березово-осинового лесов отмечается присутствие 2 видов листостебельных мхов. Л.А. Мустафин (1938) при описании типов лесов республики обращает внимание на раз-

витие мохового покрова с преобладанием наиболее широко распространенных листостебельных мхов (11 видов).

Т.П. Ефимова в кандидатской диссертации «Материалы к флоре Удмуртии» (1964), характеризуя моховой покров растительных формаций, указала 16 видов листостебельных и 1 вид печеночников.

Таким образом, в большинстве флористических и геоботанических работ по Вятской губернии, в которую до 1920 года входила Удмуртия, видовой состав бриофлоры обстоятельно не изучался, лишь отмечались наиболее распространенные виды мхов тех или иных растительных формаций. С 1898 по 1963 гг. по литературным данным бриофлора УР насчитывала 45 видов: 3 вида печеночников и 42 вида листостебельных мхов.

Особое место в изучении бриофлоры УР занимают исследования Н.В. Ложкиной. Ею с 1963 по 1968 гг. проводились сборы бриофитов на территории республики.

В 1970 году на основании собранных материалов написана и защищена кандидатская диссертация «Мхи Удмуртии». Диссертация включала конспект видов мохообразных УР, а также экологический и географический анализы. В конспекте видов указывалось 179 видов мохообразных из 78 родов и 49 семейств. При этом для каждого вида приводилась краткая характеристика, включающая основные экологические предпочтения видов, их распространение по территории республики и в мире в целом.

Кроме того, в работе Н.В. Ложкиной представлены картосхемы распространения некоторых видов, фотографии отдельных видов мохообразных и их экологических группировок.

Экологический анализ бриофитов, проведенный Н.В. Ложкиной, основывался на разделении мохообразных лесных формаций на группы, согласно предпочитаемому субстрату. Всего было выделено 4 группы:

1. группа мхов, обитающих на лесной почве – напочвенные мхи;



2. группа мхов, обитающих на коре стволов, основаниях, выступающих корнях и ветвях – эпифитные мхи;

3. группа мхов, обитающих на гнилой древесине, пнях, колоднике – мхи гнилой древесины;

4. группа мхов, обитающих на незадернованной почве: кострицах, на почве после пожаров, вывороченных пнях, вдоль тропинок – мхи обнаженных субстратов;

Приручевые, болотные, луговые и водные мхи объединялись Н.В. Ложкиной в группу мхов, обитающих во влажных условиях. При характеристике болотных мхов, ею отмечались группы бриофитов по отношению к водному режиму (мезогигрофильные, гигрофильные виды) и кислотности субстрата (ацидонейтрофилы, ацидофилы).

В работе Н.В. Ложкиной были охарактеризованы следующие географические элементы: бореальный, субарктический горный, аркто-горный, неморальный, аридный, космополитный. В каждом географическом элементе виды разделялись по типам ареалов (голарктический, евразийский, европейско-североамериканский, европейский, паннеморальный). Согласно результатам, полученным Н.В. Ложкиной, бриофлора УР является бореально-неморальной. При этом отмечалось уменьшение роли неморального элемента к северо-востоку и северо-западу.

Также Н.В. Ложкиной изучался видовой состав печеночных мхов Удмуртии в целом и окрестностей г. Ижевска (Ложкина, 1967). В результате проведенного ею таксономического анализа печеночных мхов УР отмечаются лидирующие позиции некоторых семейств печеночников и выявлены часто встречающиеся виды, описывались их экологические особенности и приуроченность к определенному типу субстрата. Одной из первых Н.В. Ложкина стала изучать бриофиты антропогенных местообитаний (Ложкина, 1977). К подобным местообитаниям она относила гари, кострища, вырубki, выгоны, сорные места, заброшенные огороды, обнажения торфа, возделанная почва полей и огородов, крыши и стены строений, теплицы, оранжереи. Для каждого выделенного типа антропо-

генных местообитаний приводятся характерные виды бриофитов, отмечаются особенности и динамика произрастания моховидных.

В целом трудно переоценить значение для познания региональной бриофлоры исследований Н.В. Ложкиной. Исследования видового разнообразия моховидных в республике ею были выведены на качественно новый уровень. Выявлено 70 % видов бриофлоры, впервые для территории УР приводится 41 вид печеночников и 93 вида листостебельных мхов. Но, кроме того, изучение моховидных Удмуртии вышло за пределы простой инвентаризации бриофлоры. Был проведен экологический анализ (по типу субстрата, водному режиму, кислотности), согласно которому в бриофлоре Удмуртии первое место занимают напочвенные виды мхов. Географический анализ определил бриофлору УР как бореально-неморальную.

Следующий этап в изучении бриофлоры УР начался только в конце 1990-х годов. В 1998 г на кафедре общей экологии Удмуртского университета Н.В. Глазыриной написан и защищен дипломный проект по теме «Трансформация бриофлоры в условиях нефтяного загрязнения и рекреации». В работе приводился список моховидных для поймы р. Подборенки (г. Ижевск) и окрестностей п. Чутырь Игринского р-на – всего 59 видов. Из них 4 вида (*Ditrichum pusillum*, *Oncophorus virens*, *Pohlia wahlenbergii*, *Drepanocladus turgescens*) приводятся для территории УР впервые. Прослежены изменения бриофлоры при нефтяном загрязнении и повышенной антропогенной нагрузке. К сожалению, гербарий образцов, собранных Н.В. Глазыриной, утерян, что затрудняет цитирование данных и местонахождение в республике ряда видов мохообразных, указываемых в ее работе, требует подтверждения.

Таким образом, к 2000 году бриофлора УР насчитывала 183 вида мохообразных: 44 вида печеночников и 139 видов листостебельных мхов.

С 2000-х годов началось планомерное изучение бриофлоры Удмуртской Республики автором. Исследованию бриофлоры рес-

публики способствовало и выполнение научно-исследовательских работ по заданию и при финансировании Министерства природных ресурсов Удмуртской Республики, направленных на создание локальной сети особо охраняемых природных территорий и мониторингу популяций редких и охраняемых видов растений.

Благодаря накопленным данным, во 2-м издании Красной книги Удмуртской Республики (2012) впервые появился раздел, посвященный редким мохообразным.

## Глава 3

### Материалы и методы исследования

Флористический материал для написания данной работы соби-рался нами в течение полевых сезонов с 2000 по 2023 год. Исследования проводились широко используемым во флористике маршрутным методом во всех административных районах республики. Планомерное изучение эколого-фитоценологических и географических особенностей моховидных на территории республики проводилось с 2003 года в ходе экспедиционных исследований по всей территории республики. Одновременно проводились исследования в 3 основных направлениях: инвентаризация региональной бриофлоры, изучение эколого-фитоценологических и географических особенностей моховидных республики, выявление редких видов мохообразных.

В результате собрано около 11500 образцов, которые хранятся в Гербарии Удмуртского университета (UDU), ряд дублетов передан в Гербарий Главного Ботанического сада РАН (МНА) и Гербарий Уральского государственного педагогического университета. Кроме собственных образцов, были просмотрены и частично перепределены образцы моховидных (всего около 1200 гербарных единиц), собранные Н.В. Ложкиной. Также были изучены коллекции бриофитов, собранные флористами Удмуртии и хранящиеся в Гербарии Удмуртского государственного университета (А.Н. Пузырев, О.Г. Баранова, М.С. Булдаков, П.В. Бутолин и др.). Были просмотрены студенческие сборы мохообразных с полевых практик, спецпрактикумов и выполнения выпускных квалификационных работ. Кроме того, были изучены литературные материалы по бриофлоре республики.

Обработка и определение коллекций осуществлялись на кафедре ботаники, зоологии и биоэкологии Удмуртского государственного университета по общепринятым в бриологии методам (сравнительно-морфологический, анатомо-морфологический) с использованием определителей и определительных ключей (Шляков,

1975, 1976, 1979, 1980, 1981, 1982; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004; Потемкин, Софронова, 2009; Флора мхов России, 2017, 2018, 2020, 2022).

Номенклатура видов мохообразных, приводимых в конспекте видов, соответствует принятой в бриологической литературе (Hodgetts et al., 2020; Флора мхов России, 2017, 2018, 2020, 2022) с дополнениями по отдельным таксонам (Hedenas, 2017; Fedosov et al., 2020; Afonina et al., 2023). Названия сосудистых растений даются согласно работе С.К. Черепанова (Черепанов, 1995).

Статистическую обработку данных вели с использованием пакета программ STATISTICA 6.0 ® for Windows, предварительная обработка данных и описательная статистика – в табличном процессоре Microsoft ® EXCEL 2009.

Видовое разнообразие бриофитов в пространственных выборках, с использованием данных по видовому богатству и относительному обилию видов, оценивалось с помощью коэффициента Жаккара (Мэгарран, 1992).

$$C_j = \frac{j}{A + B - j},$$

где А – число видов в первой флоре, В – число видов во второй флоре, j – число видов, общие для двух флор.

Картина связей между бриофлорами определялась с помощью кластерного анализа. Дендрограммы кластеризации строили с применением формулы Евклидова расстояния (меры различия), объединение в кластеры осуществлялось по методу Варда.

## Глава 4

### Конспект бриофлоры Удмуртской Республики

В конспекте для каждого вида указываются: русское и латинское название, синонимы, обобщенная характеристика, содержащая информацию о регулярности спороношения и образования органов вегетативного размножения, встречаемости, обилия, принадлежности к соответствующим геоэлементам и типам ареала, эколого-ценотическим группам, форме роста и экологической стратегии, субстратно-фитоценотическим предпочтениям вида в Удмуртской Республике.

Для видов, занесенных в Красную книгу Удмуртии (2023), и видов, встречающихся очень редко, цитируется гербарная этикетка. Коллектор не указывается для образцов, собранных автором или с его участием. Для видов, известных только по литературным данным, приводится ссылка на источник.

### Принятые сокращения и обозначения

**Образование органов размножения:** S+ – вид собран преимущественно со спорогонами, S± – спорогоны нечасто, S- – спорогоны не отмечены, V+ – регулярное образование специализированных выводковых органов, V± – нерегулярное образование специализированных выводковых органов.

**Шкала встречаемости:** 1) очень часто (**Com**) – собрано более 50 образцов; 2) часто (**Fq**) – от 30 до 50; 3) спорадически (**Sp**) – от 20 до 29; 4) изредка (**Oc**) – от 10 до 19; 5) редко (**R**) – от 5 до 9; 6) очень редко (**OR**) – от 1 до 4.

**Шкала обилия:** 1) обильно (**Ab**) – вид образует чистые, крупные дерновинки; 2) рассеянно (**Sc**) – вид образует небольшие дерновинки, часто с примесью других бриофитов; 3) единично (**Un**) – вид встречается как примесь к другим бриофитам, чистых дерновинок не образует.

**Районы Удмуртской Республики:** 1 – Алнашский, 2 – Балезинский, 3 – Вавожский, 4 – Воткинский, 5 – Глазовский, 6 – Гра-

ховский, 7 – Дебёсский, 8 – Завьяловский, 9 – Игринский, 10 – Камбарский, 11 – Каракулинский, 12 – Кезский, 13 – Кизнерский, 14 – Киясовский, 15 – Красногорский, 16 – Малопургинский, 17 – Можгинский, 18 – Сарапульский, 19 – Селтинский, 20 – Сюмсинский, 21 – Увинский, 22 – Шарканский, 23 – Юкаменский, 24 – Якшур-Бодьинский, 25 – Ярский.

**Тип ареала:** **АзСа** – азиатско-североамериканский, **БП** – би-полярный, **ЕАз** – евразийский, **Ев** – европейский, **ЦП** – циркумполярный, **МЗ** – мультizonальный.

**Геоэлемент:** **Арк** – арктический, **АркАльп** – арктоальпийский, **АркГ** – арктогорный, **Б** – бореальный, **ГБ** – гемибореальный, **ГАрк** – гипоарктогорный, **К** – космополит, **Н** – неморальный, **Неяс** – вид с неясной зональной приуроченностью.

**Экологические группы.** *Увлажнение:* **ГдФ** – гидрофит, **ГгФ** – гигрофит, **МГгФ** – мезогигрофит, **ГгМФ** – гигромезофит, **МФ** – мезофит, **КсМФ** – ксеромезофит, **МКсФ** – мезоксерофит, **КсФ** – ксерофит, **ИндВл** – индифферентный по отношению к увлажнению.

*Освещенность:* **ГлФ** – гелиофит, **ГлСцФ** – гелиосциофит, **СцФ** – сциофит, **ИндОс** – индифферентный по отношению к освещенности.

*Кислотность:* **АцФ** – ацидофил, **АцНФ** – ацидонеитрофил, **НФ** – нейтрофил, **БФ** – базифил, **ИндК** – индифферентный по отношению к кислотности субстрата.

**Тип жизненной стратегии:** **F** – беженец, **C** – колонист, **L** – челнок, **Ps** – многолетний стайер, **D** – доминант.

**Форма роста:** **Tf** – настоящая дерновина, **Ts** – рыхлая дерновина, **Tuft** – подушковидная дерновина, **Cu** – подушка, **Mr** – вертикально-ветвистый ковер, **Ms** – гладкий ковер, **Mt** – талломный ковер, **De** – дендроидная форма, **We** – сплетение, **Fa** – веер, **At** – водная плавающая форма.

\* и **жирным шрифтом** отмечены виды, занесенные в Красную книгу Удмуртской Республики (2023).

## **ANTHOCEROTOPHYTA STOTLER ET GRAND.-STOTL.**

### **Anthocerotopsida de Bary ex Jancz.**

#### **Anthocerotaceae Dumort.**

1. *Anthoceros agrestis* Paton – Антоцерос полевой. S+. ГГМФ, СцФ, АцФ. Ев, Н. OR: 4; Ab. С, Mt. Воткинский р-н, окрестности д. Малиновка, край поля, почва, 05.10.67, Н.В. Ложкина.

#### **Notothyladaceae (Milde) Mull. Frib. ex Prosk.**

2. *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. – Феоцерос гладкий (цв. вкл., фото. 1). S+. ГГМФ, СцФ, АцФ. Ев, Н. OR: 15, 21; Sc. С, Mt. Увинский р-н, окрестности с. Нылга, край ржаного поля, нарушенная почва, 12.09.1971, Н.В. Ложкина; Красногорский р-н, 6 км южнее п. Кокман, ботанический заказник «Кокманский», просека в смешанном лесу, нарушенная почва, 03.08.2016.

## **MARCHANTIOPHYTA STOTLER & CRAND.-STOTL.**

### **Jungermanniopsida Stotler & Crand.-Stotl.**

#### **Jungermanniales H.Klinggr.**

##### **Adelanthaceae Grolle**

3. *Syzygiella autumnalis* (DC.) K. Feldberg, Vaña, Hentschel & Heinrichs (*Crossogyna autumnalis* (DC.) Schljakov) – Сизигиелла осенняя. S±. МФ, СцФ, АцНФ. МЗ, Н. Ос: 2, 4, 5, 8, 12, 19, 20, 24; Ab. Ps, Ms. Встречается в переувлажненных и заболоченных местобитаниях – хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, лесных переходных болотах. Поселяется на гнилой древесине, реже в основании стволов деревьев и на почве.

##### **Anastrophyllaceae L. Soderstr., De Roo & Hedd.**

4. *Barbilophozia barbata* (Schmidel ex Schreb.) Loeske – Барбилофозия бородачатая. S-, V-. МФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. Fq: 2, 4-9, 12, 15, 16, 19, 20, 22, 24, 25; Ab. Ps, Mr. Лесной вид, приуроченный к хвойным (еловым), реже хвойно-мелколиственным, лесам, переходным лесным болотам, поселяется на гнилой древесине, основаниях стволов деревьев или на почве.



5. *Crossocalyx hellerianus* (Nees ex Lindenb.) Meyl. – Кроссокаликс Галлера. S-. МФ, ГСцФ, АцФ. ЦП, Б. R: 12, 20, 21, 25; Sc. Ps, Ms. Отмечен в еловых лесах, реже в заболоченных сосняках, на валежнике (Ложкина, 1970).

6. *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dumort. – Гимноколея инфлята. S- ГрФ, ГСцФ, АцФ. ЦП, Б. OR: 2; Un. L, Ms. Базезинский р-н, окрестности с. Люк, хвойный лес, почва, 10.06.1958, Н.В. Ложкина.

7. \**Neorthocaulis attenuatus* (Mart.) L. Söderstr., De Roo & Hedd. (*Orthocaulis attenuatus* (Mart.) A. Evans) – Неоортокаулис утончающийся. S-. МФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 15; Ab. С, Ms. Красногорский р-н, окрестности п. Кокман, сосняк зеленомошник, гнилая древесина, 09.08.2003.

8. *Neorthocaulis floerkei* (F. Weber & D. Mohr) L. Söderstr., De Roo & Hedd. (*Orthocaulis floerkei* (F. Weber & D. Mochr) H. Buch) – Неоортокаулис Флерке. S-. МГГФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 12; Un. С, Ms. Кезский р-н, окрестности с. Кулига, ельник-кисличник, на почве, 25.06.66, Н.В. Ложкина.

### **Cephaloziaceae Mig.**

9. *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort. – Цефалозия двузаостренная. S-. ГГМФ, СцФ, АцНФ. ЦП, К. Ос: 5, 8, 12, 13, 15, 17, 20, 21, 24; Sc. С, Ms. Встречается в заболоченных хвойных лесах, на переходных болотах и по берегам лесных водоемов. Обитает на гнилой древесине, реже в основании стволов деревьев и на почве.

10. *Fuscocephaloziopsis connivens* (Dicks.) Vana & L. Söderstr. (*Cephalozia connivens* (Diks.) Lindb.) – Фускоцефалозиопсис сходящийся. S-. МГГФ, СцФ, АцФ. ЦП, Б. R: 2, 9, 12, 17, 19, 21, 25; Ab. С, Ms. Встречается в еловых лесах и на переходных лесных болотах на гнилой древесине.

11. *Fuscocephaloziopsis leucantha* (Spruce) Vana & L. Söderstr. (*Cephalozia leucantha* Spruce) – Фускоцефалозиопсис беловатый. S-. МФ, ГСцФ, АцФ. ЦП, Б. OR: 9, 12, 16, Sc. С, Ms. Игринский р-н, окрестности д. Родгино, смешанный лес, валежник, 21.08.1963, Н.В. Ложкина; Малопургинский р-н, окрестности д. Яган, березо-

вый лес, валежник, 17.09.1966, Н.В. Ложкина; Кезский р-н, окрестности с. Кулига, еловый лес, валежник, 26.06.1966, Н.В. Ложкина; окрестности д. Степаненки, еловый лес, валежник, 06.08.1966, Н.В. Ложкина.

12. *Fuscocephaloziopsis lunulifolia* (Dumort.) Vana & L. Söderstr. (*Cephalozia lunulifolia* (Dumort.) Dumort.) – Фускоцефалозиопсис лунолистный. S-. ГГМФ, ГСЦФ, АцФ. ЦП, Б. Fq: 1-5, 8, 9, 12, 13, 15-17, 19-21, 24; Sc. С, Ms. Встречается в смешанных и хвойных лесах, часто переувлажненных, лесных болотах, прибрежно-водных местообитаниях, на валежнике и почве.

13. *Fuscocephaloziopsis pleniceps* (Austin) Vana & L. Söderstr. (*Cephalozia pleniceps* (Austin) Lindb.) – Фускоцефалозиопсис обильноголовый. S-. ГГФ, СцФ, НФ. МЗ, Б. R: 8, 19, 20; Sc. С, Ms. Леса различных типов, часто переувлажненные, лесные переходные болота и прибрежно-водные местообитания, на валежнике и почве.

### **Cephaloziellaceae Douin**

14. *Cephaloziella rubella* (Nees) Warnst. – Цефалозиелла красная. S-. МГГФ, СцФ, АцФ. ЦП, Б. R: 2, 13, 16, 17; Уп. С, Ms. Хвойные и хвойно-мелколиственные леса, переходные лесные болота, на почве и валежнике.

### **Lophoziaceae Cavers**

15. *Lophozia ascendens* (Warnst.) R.M. Schust. – Лофозия восходящая. S-. МФ, ГСЦФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 12, 21; Sc. С, Ms. Увинский р-н, окрестности с. Нылга, еловый лес, на гнилой древесине, 28.08.1963, Н.В. Ложкина; Кезский р-н, окрестности д. Степаненки, еловый лес, на гнилой древесине, в смеси с *Lophocollea heterophylla*, *Fuscocephaloziopsis connivens*, 06.08.66, Н.В. Ложкина (1970); 4 км юго-западнее д. Ильмово, государственный охотничий заказник «Кулигинский», смешанный лес по берегу р. Кама, почва, 26.07.2016.

16. *Lophozia longiflora* (Nees) Schiffn. (*Lophozia ventricosa* var. *longiflora* (Nees) Macoun) – Лофозия длинноцветковая. S-. МГГФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 21; Sc. С, Ms. Увинский р-н, окрестности с. Нылга, смешанный лес, валежник, 09.07.1967, Н.В. Ложкина.

17. *Lophozia ventricosa* (Dicks.) Dumort. – Лофозия вздутая. S-. МФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. Sp: 7, 8, 9, 15, 17-21, 24, 25; Ab. С, Ms. Встречается в лесах (хвойных и хвойно-мелколиственных). Поселяется на гнилой древесине, реже – в основании стволов деревьев.

18. *Lophozia excisa* (Dicks.) Konstant. & Vilnet (*Lophozia excisa* (Dicks.) Dumort.) – Лофозиопсис вырезанный. S-. МГГФ, ГСцФ, НФ. МЗ, Б. OR: 2, 13; Un. С, Ms. Балезинский р-н, окрестности с. Карсовой, в овраге, на почве, 06.08.66, Н.В. Ложкина; Кизнерский р-н, окрестности д. Короленко, государственный охотничий заказник «Казанский», лесное переходное болото на берегу р. Люга, гнилая древесина, 06.07.2016.

19. *Lophozia longidens* (Lindb.) Konstant. & Vilnet (*Lophozia longidens* (Lindb.) Macoun) – Лофозиопсис длиннозубый. S-. МФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 7, 21, 22, 25; Sc. С, Ms. Увинский р-н, окрестности с. Красное, еловый лес, валежник, 29.05.1964, Н.В. Ложкина; Шарканский р-н, окрестности с. Шаркан, смешанный лес, валежник, 30.11.1964, Н.В. Ложкина; Дебесский р-н, окрестности с. Тыловой, еловый лес, валежник, 04.08.1966, Н.В. Ложкина; Ярский р-н, окрестности п. Пудем, еловый лес, валежник, 09.07.1967, Н.В. Ложкина.

20. *Trilophozia quinqueidentata* (Huds.) Bakalin (*Tritomaria quinqueidentata* (Huds.) N. Vuch) – Трилофозия пятизубчатая. S-. МФ, ГСцФ, БФ. ЦП, Б. OR: 8, 21; Sc. L, Ms. Завьяловский р-н, окрестности г. Ижевска, смешанный лес, валежник, 20.07.1965, Н.В. Ложкина; Увинский р-н, окрестности п. Ува, смешанный лес, валежник, 03.08.1965, Н.В. Ложкина.

21. *Tritomaria exsectiformis* (Breidl.) Schiffn. ex Loeske – Тритомария почтивырезанная. S±, V±. МГГФ, СцФ, АцФ. ЦП, Б. R: 5, 7-9, 24; Sc. L, Ms. В хвойных переувлажненных лесах, на валежнике, часто в смеси с другими печеночниками.

### **Scapaniaceae Mig.**

22. *Scapania curta* (Mart.) Dumort. – Скапания укороченная. S-. МГГФ, ГСцФ, АцНФ. МЗ, Б. OR: 2, 5, 13, 24; Sc. С, Ms. Балезинский

р-н, окрестности с. Карсовой, еловые посадки, на почве, 06.08.66, Н.В. Ложкина; Кизнерский р-н, окрестности д. Короленко, государственный охотничий заказник «Казанский», лесное переходное болото на берегу р. Люга, почва, 06.07.2016; Глазовский р-н, 6 км северо-западнее д. Ниж. Колевой, памятник природы «Тумское болото», переходное болото, 27.07.2016; Якшур-Бодьинский р-н, окрестности д. Чекерovo, лесное переходное болото, почва, 14.07.2016.

23. *Scapania irrigua* (Nees) Nees – Скапания росистая. S±. ГГМФ, ГСЦФ, АцНФ. ЦП, Б. R: 12, 15, 20, 22, 24; Ab. С, Ms. В заболоченных хвойных лесах, прибрежно-водных местообитаниях и на болотах, на почве и гнилой древесине.

24. *Scapania undulata* (L.) Dumort – Скапания волнистая. S- ГГФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 15; Un. С, Ms. Красногорский р-н, 11 км на северо-восточнее с. Красногорское, берег лесного ручья, гнилая древесина, 09.08.1999, А.Н.Пузырев; 3 км северо-восточнее п. Кокман, государственный охотничий заказник «Пестеринский», переходное болото с сосной, почва, 01.08.2016; окрестности д. Коровкинцы, государственный охотничий заказник «Пестеринский», переувлажненная просека в сосняке зеленомошнике, почва, 03.08.2016.

25. *Schistochilopsis incisa* (Schrad.) Konstant. (*Massularia incisa* (Schrad.) Schljak.) – Схистохилопсис надрезанный. S-. МГГФ, ГСЦФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 8; Sc. С, Ms. Завьяловский р-н, пос. Воложка, берег водоема, гнилая древесина, 19.10.1967, Н.В. Ложкина; окрестности г. Ижевска, еловый лес, почва, 12.08.1965, Н.В. Ложкина.

### **Calypogeiaceae Arnell**

26. *Calypogeia integristipula* Steph. – Калипогея межстеблевая. S- МФ, ГСЦФ, АцНФ. ЦП, Н. OR: 15; Sc. L, Mr. Красногорский р-н, 4 км северо-восточнее п. Малягурт, верховое болото, валежник, 28.07.2004.

27. *Calypogeia muelleriana* (Schiffn.) Müll. Frib. – Калипогея Мюллера. S-. МФ, ГСЦФ, АцНФ. ЦП, Н. R: 2, 5, 6, 9, 12, 13, 17, 21;

Sc. L, Mr. В хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, на переходных болотах, на валежнике, реже на почве.

28. *Calypogeia neesiana* (C. Massal. & Carestia) Mull. Frib. – Калипогея Нееса. S-. МФ, СцФ, АцФ. ЦП, Б. OR: 21, 25; Sc. L, Mr. Увинский р-н, окрестности с. Нылга, смешанный лес, валежник, июль 1967, Н.В. Ложкина; Ярский р-н, окрестности п. Пудем, памятник природы «Урочище “Пудемское”», смешанный лес, задернованная почва, 09.07.1967, Н.В. Ложкина.

### **Blepharostomataceae W. Frey & M. Stech**

29. *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dumort. – Блефаростома волосистолистная. S-. МГФ, СцФ, НФ. МЗ, Б. Sp: 2, 4, 5, 8, 9, 12, 13, 15, 17, 19, 20, 22, 24, 25; Sc. L, Mr. Отмечается на гнилой древесине, основаниях стволов лиственных пород деревьев, реже на почве в лесах и переходных и верховых болотах.

### **Lepidoziaceae Limpr.**

30. *Lepidozia reptans* (L.) Dumort. – Лепидозия ползучая. S±, V±. МФ, ГСцФ, АцФ. ЦП, Б. Ос: 2, 4, 8, 9, 12, 15, 17, 19-22, 24, 25; Ab. С, Ms. Встречается в переувлажненных хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, переходных болотах, на гнилой древесине в различной степени разложения.

### **Lophocoleaceae Vanden Berghen**

31. *Chiloscyphus pallescens* (Ehrh.) Dumort. var. *pallescens* – Хилосцифус бледноватый разн. бледноватый. S-. ГФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 12; Sc. Ps, Ms. Кезский р-н, окрестности д. Липовка, ельник зеленомошник, почва, 05.08.1966, Н.В. Ложкина (1970); окрестности д. Новый Унтем, еловый лес, валежник, 05.08.1966, Н.В. Ложкина (1970).

*Chiloscyphus pallescens* var. *fragilis* (Roth) Mull. Frib – Хилосцифус бледноватый разн. ломкий. S-. ГФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Б. Ос: 5, 8, 9, 12, 16, 21, 24; Ab. Ps, Ms. Встречается на низинных болотах, в прибрежно-водных местообитаниях. Поселяется на слабо задернованной почве, валежнике, основаниях стволов деревьев.

32. *Chiloscyphus polyanthos* (L.) Corda var. *polyanthos* – Хилосцифус многоцветковый. S±. ГГФ, СцФ, АцФ. ЦП, Б. Сом: 1-6, 8-14, 16-25; Ab. Ps, Ms. Встречается в лесах и болотах различных типов, поселяется на почве, в сосновых посадках покрывает валежник.

33. *Lophocolea bidentata* (L.) Dumort. – Лофоколея двузубчатая. S-. МФ, СцФ, АцНФ. ЦП, ГБ. R: 8, 14, 15, 17; Sc. С, Ms. Встречается в лесных и болотных фитоценозах, где поселяется на сильно разложившемся валежнике, реже переувлажненной почве.

34. *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort. – Лофоколея разнолистная. S±. МГГФ, СцФ, АцФ. ЦП, Б. Сом: 1-25; Ab. С, Ms. Встречается в хвойно-мелколиственных и хвойных лесах, на переходных болотах, реже пойменных лугах и в прибрежно-водных и антропогенно нарушенных местообитаниях. Поселяется на почве, валежнике, в основании стволов хвойных пород деревьев.

35. *Lophocolea minor* Nees – Лофоколея малая. S±, V+. МФ, СцФ, НФ. ЦП, Б. Сом: 1-25; Ab. Ps, Ms. Встречается в хвойно-мелколиственных лесах, на переходных и верховых болотах. Поселяется на почве, часто нарушенной, в основании стволов хвойных пород деревьев, реже на валежнике.

#### **Plagiochilaceae Müll. Frib.**

36. *Plagiochila asplenioides* (L.) Dumort. (*Plagiochila major* (Nees) S.W. Arnell) – Плагиохила асплениевидная. S±. МФ, СцФ, НФ. ЦП, Б. Sp: 1, 4, 5, 7-9, 12, 15, 18, 19, 21, 22; Ab. Ps, Ms. Встречается по берегам водоемов, во влажных оврагах, низинных и переходных болотах. Поселяется на слабозадернованной почве, гнилой древесине, основаниях стволов деревьев.

### **Porellales Schljakov**

#### **Frullaniaceae Lorch**

37. \**Frullania dilatata* (L.) Dumort. – Фруллания расширенная (цв. вкл., фото. 2). S-. МФ, ГСцФ, АцНФ. ЕАз, Н. R: 8, 12, 15, 19, 21, 22; Sc. L, Ms. Завьяловский р-н, окрестности ст. Воложка, лиственный лес, ствол березы, 03.05.1963, Н.В. Ложкина (Ложкина,

1970); Шарканский р-н, окрестности с. Шаркан, смешанный лес, ствол березы, 30.09.1964, Н.В. Ложкина (Ложкина, 1970); Красногорский р-н, 4 км южнее д. Сюрзяне, государственный охотничий заказник «Пестеринский», липняк, ствол липы, 02.08.2016; Увинский р-н, 3 км восточнее с. Чекан, лесное переходное болото, ствол осины, 26.07.2016; Селтинский р-н, 6 км северо-западнее с. Валамаз, государственный охотничий заказник «Валамазский», заболоченный лес по берегу р. Уть, ствол липы, 04.08.2016; Завьяловский р-н, г. Ижевск, пос. Варакисно, планируемое ООПТ «Липовая роща», липово-березовый лес, ствол липы, 08.06.2018; Кезский р-н, окрестности д. Гулейшур, памятник природы «Урочище Гулейшурское», смешанный лес, ствол осины, 12.07.2018, Бутолин П.В.

### **Radulaceae (Dum.) Müll. Frib.**

38. *Radula complanata* (L.) Dumort. – Радула сплюснутая (цв. вкл., фото. 3). S±. КсФ, ГСцФ, БФ. ЦП, Б. Fq: 1, 4, 7-9, 11-14, 18-22, 24, 25; Ab. L, Ms. Облигатный эпифит, распространение связано с листовыми породами деревьев (осина, режа липа, береза, ива). Образует чистые дерновинки, либо встречается как примесь к другим эпифитным бриофитам.

## **Ptilidiales Schljakov**

### **Ptilidiaceae H.K. Klinggr.**

39. *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe – Птилидий реснитчатый. S±. МФ, ГСцФ, АцФ. МЗ, Б. R: 4, 7, 8, 11, 14, 15, 17, 19, 24; Ab. L, Mr. Встречается в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, на почве и гнилой древесине.

40. *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vain. – Птилидий красивейший (цв. вкл., фото. 4). S±. МФ, ГСцФ, АцФ. ЦП, Б. Com: 1-25; Ab. L, Mr. Встречается в лесах различных типов, чаще хвойных и хвойно-мелколиственных, на переходных и верховых болотах. Поселяется на стволах деревьев (чаще листовых пород), валежнике, реже – на почве.

## Metzgeriales Chalaud

### Aneuraceae H. Klinggr.

41. *Aneura pinguis* (L.) Dumort. (*Riccardia piguis* (L.) Gray) – Аневра жирная. S-, V±. ГГФ, СцФ, АцНФ. ЦП, К. Ос: 6, 8, 11, 12, 14, 15; Ab. L, Mt. Встречается в переувлажненных и прибрежно-водных местообитаниях, часто нарушенных, предпочитает поселяться на карбонатной почве или песчано-гравийной смеси.

42. *Riccardia latifrons* (Lindb.) Lindb. – Риккардия широкая. S-V±. ГГМФ, СцФ, НФ. ЦП, Б. R: 3, 5, 8, 12, 13, 15, 19, 21; Ab. L, Mt. Встречается в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах и на переходных болотах, на сильно разложившейся гнилой древесине.

43. *Riccardia palmata* (Hedw.) Carruth. – Риккардия пальчатая. S- V±. МФ, ГСцФ, АцФ. ЦП, Н. OR: 17; Un. L, Mt. Можгинский р-н, окрестности с. Пычас, памятник природы «Торфяное болото “Пычасское”», переходное болото, среди дерновинок сфагновых мхов, почва, 17.06.2016; окрестности д. Мал. Сюга, ключевое болото, почва, 07.07.2016.

## Pelliales He-Nygren

### Pelliaceae H. Klinggr

44. *Apopellia endiviifolia* (Dicks.) Nebel & D. Quandt (*Pellia endiviifolia* (Dicks.) Dumort.) – Апопеллия рассеченнолистная (цв. вкл., фото. 5). S-, V+. МГГФ, СцФ, БФ. ЦП, Б. Com: 1-25, Ab. L, Mt. Встречается по берегам водоемов, в заболоченных лесах, на пойменных лугах. Поселяется на почве, реже – на древесине в стадии сильного разложения.

45. *Pellia epiphylla* (L.) Corda – Пеллия налистная. S-. ГГФ, СцФ, НФ. ЦП, Б. OR: 8; Un. L, Mt. Завьяловский р-н, г. Ижевск, р-н Нефтемаш, овраг с ручьем в смешанном лесу, нарушенная почва, 22.10.2000.

46. \**Pellia neesiana* (Gottsche) Limpr. – Пеллия Нееса. S-. ГГФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. R: 1, 8, 11; Ab. L, Mt. Алнашский р-н, окрестности д. Елкибаево, карьеры с водой, нарушенная почва, 03.07.2001, А.Н. Пузырев; окрестности д. Черный ключ, низинное



болото, почва, 03.08.2005; 2 км северо-западнее д. Писеево, берег лесного ручья, сильно разложившаяся древесина в воде, 16.08.2022, П.А. Михайлова; Завьяловский р-н, г. Ижевск, пос. Воложка, карьеры на берегу Ижевского пруда, нарушенная почва, 10.07.2000, А.Н. Пузырев; Каракулинский р-н, окрестности с. Каракулино, выход ключей на склоне, почва, 12.07.2005.

## **Marchantiopsida Cronquist, Takht. & W. Zimm.**

### **Blasiales Stotler & Crand.-Stotl.**

#### **Blasiaceae H. Klinggr.**

47. *Blasia pusilla* L. – Блазия маленькая (цв. вкл., фото. 6). S-, V+. МГГФ, СцФ, НФ. Цп, К. Sp: 1, 5, 6, 8, 10-12, 14-16, 19, 22, 24, 25; Ab. С, Mt. Обитает во влажных, затененных и полузатененных местах на нарушенной почве: по берегам рек и ручьев, просеках, обочинах лесных тропинок, краям оврагов.

### **Marchantiales Limpr.**

#### **Conocephalaceae Müll. Frib. ex Grolle**

48. *Conocephalum conicum* (L.) Dumort. – Коноцефал конический (цв. вкл., фото. 7). S±. МГГФ, ГСцФ, БФ. ЦП, Б. Fq: 1, 8, 10-12, 14, 16-18, 20, 22, 24; Ab. С, Mt. Поселяется во влажных местообитаниях на нарушенной почве: по берегам рек и ручьев, краям оврагов. Обычно образуется крупные чистые дерновинки.

#### **Marchantiaceae Lindl.**

49. *Marchantia polymorpha* L. – Маршанция многообразная (цв. вкл., фото. 8). S±, V+. МГГФ, ГСцФ, ИндВл. ЦП К. Fq: 1-25; Ab. С, Mt. Встречается по берегам водоемов, на болотах, в заболоченных лесах, селитебной зоне городов. Поселяется на почве, влажном валежнике, строительных материалах, горелой древесине. В Удмуртии отмечено произрастание 2 подвидов: *Marchantia polymorpha* L. subsp. *ruderalis* Bischl. & Boissel.-Dub. и *Marchantia polymorpha* L. subsp. *polymorpha* (*M. aquatica* (Nees) Burgeff).

50. \**Marchantia quadrata* Scop. (*Preissia quadrata* (Scop.) Nees) – **Маршанция квадратная** (цв. вкл., фото. 9). S±, V-. ГГФ, ГСЦФ, АЦФ. ЦП, Б. ОР: 3, 15, 20; Ab. L, Mt. Вавожский р-н, окрестности д. Гуляево, памятник природы «Урочище “Гуляевское”», торфянистые карты, на обнаженной торфянистой почве, с архегониальными подставками, 05.07.2016; окрестности д. Инга, памятник природы «Башмурские карьеры», торфянистые карты, на обнаженной торфянистой почве, с архегониальными и антеридиальными подставками, 05.07.2016; Красногорский р-н, окрестности с. Красногорское, памятник природы «Андреевский сосновый бор», старые торфянистые карты, на почве, 16.06.2016; Сюмсинский р-н, 1 км юго-восточнее д. Орловское, торфянистые карты, на нарушенной почве, 23.05.2017.

#### **Ricciaceae Rchb.**

51. *Riccia cavernosa* Hoffm. – Риччия пещеристая. S±. МФ, ГФ, БФ. ЦП, Неяс. ОР: 19; Un. С, Mt. Селтинский р-н, окрестности пос. Льнозаводский, левый пологий песчаный берег р. Кильмезь, почва, 24.07.2013 (Капитонова и др., 2015).

52. *Riccia ciliata* Hoffm. – Риччия реснитчатая. S±. МФ, ГФ, БФ. ЦП, Неяс. ОР: 1, 22; Sc. С, Mt. Алнашский р-н, 2,5 км северо-западнее д. Стар. Утчан, стенка оврага, обнаженная почва, 27.09.2005; Шарканский р-н, окрестности д. Удм. Альцы, природный парк «Шаркан», агрофитоценоз, почва, 07.09.2015.

53. *Riccia fluitans* L. – Риччия плавающая. S-. ГдФ, ГСЦФ, АцНФ. ЦП, К. Ос: 1, 4, 6, 8, 10, 11, 15, 18-20, 22; Ab. С, At. Обитает в мелких хорошо прогреваемых стоячих или медленно текущих водоемах. Образует плотные скопления в воде вместе с сосудистыми растениями или поселяется на обнаженной, регулярно заливаемой почве по берегам водоемов.

54. *Riccia glauca* L. – Риччия сизая. S±. МФ, ГСЦФ, НФ. ЦП, Неяс. ОР: 14; Un. L, Mt. Киясовский р-н, 1,5 км северо-восточнее с. Мушак, берег ручья в овраге, обнаженная почва, 17.06.2005.

55. *Riccia sorocarpa* Bisch. – Риччия кучкоплодная. S±. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Неяс. ОР: 20; Уп. L, Мт. Сюмсинский р-н, окрестности д. Каменная Пристань, государственный охотничий заказник «Лумпунский», берег р. Лумпун, уплотненный песок вдоль уреза воды, 05.08.2016.

56. \**Ricciocarpos natans* (L.) Corda – Риччиокарп плавающий (цв. вкл., фото. 10). S-. ГдФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, К. R: 4, 8, 10, 11, 19, 20; Ab. С, At. Камбарский р-н, 7 км восточнее г. Камбарки, берег старицы, почва, 04.08.1991, О.Г. Баранова; Завьяловский р-н, г. Ижевск, р-н Малиновая Гора, берег р. Малиновки, почва, 13.08.2002; Каракулинский р-н, 1 км юго-восточнее с. Колесниково, берег старицы, почва, 12.08.05; Воткинский р-н, 5 км северо-западнее п. Новый, низинное болото, почва, 15.09.2005; Селтинский р-н, 11 км северо-западнее с. Валамаз, государственный охотничий заказник «Валамазский», берег старицы р. Уть, почва, 04.08.2016; Сюмсинский р-н, 2 км юго-западнее д. Шмыки, государственный охотничий заказник «Лумпунский», берег р. Лумпун, почва, 05.08.2016.

## BRYOPHYTA SCHIMP.

### Sphagnopsida Schimp.

#### Sphagnales Limpr.

#### Sphagnaceae Dumort.

57. *Sphagnum angustifolium* (С.Е.О. Jensen ex Russow) С.Е.О. Jensen – Сфагнум узколистный. S-. ГдФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б. R: 5, 15, 19-21; Ab. L, Tf. На переходных и верховых болотах, на почве.

58. *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. – Сфагнум волосolistный. S-. ГгФ, ГСцФ, АцФ. ЦП, Б. Ос: 4, 5, 8, 15-17, 19-21, 24; Ab. L, Tf. На переходных болотах, заболоченных хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, на почве.

59. *Sphagnum centrale* С.Е.О. Jensen – Сфагнум центральный. S-. ГгФ, ГСцФ, АцФ. ЦП, Б. ОР: 20; Ab. D, Tf. Сюмсинский р-н, окрестности п. Кильмезь, переходное болото, почва, 07.07.1965,

Н.В. Ложкина; 20 км северо-западнее д. Гура, памятник природы «Патранские болота», переходное болото, почва, 18.07.2017.

60. *Sphagnum compactum* Lam. & DC. – Сфагнум компактный. S-. ГгФ, ГлФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 8, 25; Ab. L, Tf. Ярский р-н, окрестности ст. Перелом, верховое болото, почва, 14.07.1968, Н.В. Ложкина; Завьяловский р-н, Ижевск, пос. Воложка, сплавина на Ижевском пруду, почва, 19.08.2002.

61. *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex. Hoffm. – Сфагнум остроко-  
нечный. S-. ГгФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б. L, Tf Ос: 3, 19-21, 24; Sc. Отмечался на территории Удмуртии С.И. Коржинским (Korshinsky, 1898) на заболоченных вырубках сосновых лесов между кочками в воде. Встречается в заболоченных местообитаниях – по берегам водоемов, хвойным лесам, переходным ключевым болотам, на почве, реже на сильно разложившейся гнилой древесине.

62. *Sphagnum divinum* Flatberg & K. Hassel (*Sphagnum magellanicum* auct. eur. p.p., non Brid.) – Сфагнум божественный. S±. ГгФ, ГлФ, АцФ. МЗ, Б. Sp: 1, 4-6, 8, 10, 12, 15, 17-21, 24; Ab. D, Tf. Встречается в переходных и верховых болотах, заболоченных лесах. Поселяется на почве, реже – на гнилой древесине.

63. *Sphagnum fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr. – Сфагнум обманчивый. S-. ГдФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б. Sp: 2, 3, 5, 8, 15, 18-20, 24; Ab. L, Tf. В заболоченных хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, на сплавинах и переходных болотах, на почве.

64. *Sphagnum fimbriatum* Wilson – Сфагнум бахромчатый. S-. ГгФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б. OR: 20; Sc. L, Tf. Сюмсинский р-н, окрестности п. Кильмезь, переходное болото, почва, 07.07.1965, Н.В. Ложкина.

65. *Sphagnum flexuosum* Dozy & Molk. – Сфагнум извилистый. S- ГгФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б. OR: 12; Sc. L, Tf. Кезский р-н, окрестности ст. Кузьма, ельник сфагновый, на кочках в тени, 1925 г., А.Д. Фокин, П.Н. Никольский.

66. *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr. – Сфагнум бурый. S-. ГгФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б вид. Ос: 3, 4, 8, 15, 17-21, 24; Sc. L, Tf. Отмечался А.Д. Фокиным в заболоченных елово-пихтовых лесах

(Ложкина, 1970). Встречается на переходных болотах, по заболоченным берегам водоемов и переувлажненным хвойно-мелколиственным лесам, на почве.

67. *Sphagnum girgensohnii* Russow – Сфагнум Гиргензона. S±. ГГФ, ГСцФ, АцФ. ЦП, Б. Fq: 2-6, 8, 9, 12, 13, 15, 17-22, 24, 25; Ab. D, Tf. Встречается в переходных и верховых болотах, заболоченных лесах. Поселяется на почве, реже – на гнилой древесине.

68. *Sphagnum obtusum* Warnst. – Сфагнум тупой. S-. ГГФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б. OR: 12, 17, 20; Ab. L, Tf. Можгинский р-н, окрестности д. Мельниково, верховое болото, почва, 06.06.1961, Н.В. Ложкина; Сюмсинский р-н, окрестности п. Кильмезь, переходное болото, почва, 07.07.1965, Н.В. Ложкина; 0,5 км севернее д. Муки-Какси, лесное переходное болото, почва, 19.07.2017; Кезский р-н, окрестности с. Кулига, смешанный лес, почва, 24.06.1966, Н.В. Ложкина.

69. *Sphagnum palustre* L. – Сфагнум болотный. S-. ГГФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б. OR: 24; Ab. L, Tf. Якшур-Бодьинский р-н, окрестности д. Чекерово, лесное переходное болото, почва, 14.07.2016.

70. *Sphagnum papillosum* Lindb. – Сфагнум папиллозный. S-. ГГФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б. OR: 12; Ab. L, Tf. Отмечался в 1925 г. А.Д. Фокиным в Кезском р-не, окрестности ст. Кузьма, заболоченный елово-пихтовый лес, на почве.

71. *Sphagnum platyphyllum* (Lindb. ex Braithw.) Warnst. – Сфагнум плосколистный. S-. ГГФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б. OR: 24; Ab. L, Tf. Якшур-Бодьинский р-н, 2 км юго-восточнее п. Бегешка, памятник природы «Урочище "Скипидарка"», озеро в понижении между песчаными гривами, почва, 26.06.2013, (Капитонова и др., 2015).

72. *Sphagnum riparium* Angstr. – Сфагнум береговой. S-. ГГФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б. OR: 12, 25; Ab. L, Tf. Кезский р-н, окрестности с. Кулига, еловый лес, почва, 23.06.1966, Н.В. Ложкина; Ярский р-н, окрестности п. Пудем, смешанный лес, почва, 12.07.65, Н.В. Ложкина; окрестности ст. Перелом, переходное болото, почва, 12.07.1971, Н.В. Ложкина.

73. *Sphagnum russowii* Warnst. – Сфагнум Руссова. S-. ГГФ, ГСЦФ, АЦФ. ЦП, Б. R: 4, 15, 20, 21; Ab. L, Tf. В заболоченных хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, на переходных болотах, на почве.

74. *Sphagnum squarrosum* Crome – Сфагнум оттопыренный (цв. вкл., фото. 11). S±. ГГФ, ГЛФ, АЦФ. ЦП, Б. Sp: 1, 6, 8-10, 13, 15-17, 19-22, 24; Ab. D, Tf. В заболоченных лесах, на ключевых переходных болотах, по берегам водоемов, на почве, почти всегда погружен в воду или в непосредственной близости от нее.

75. *Sphagnum subsecundum* Nees – Сфагнум однобокий. S-. ГГФ, ГЛФ, АЦФ. ЦП, Б. OR: 20; Sc. L, Tf. Сюзинский р-н, 1,5 км севернее д. Удм. Вишорки, памятник природы «Урочище “Орловское”», заболоченный смешанный лес, почва, 18.07.2017.

76. *Sphagnum teres* (Schimp.) Angstr. – Сфагнум гладкий. S- ГГФ, ГЛФ, АЦФ. ЦП, Б. Oc: 3, 17, 18, 20, 21, 24, 25; Ab. L, Tf. На переходных болотах, реже в переувлажненных лесах, на почве в смеси с другими мхами.

77. *Sphagnum warnstorffii* Russow – Сфагнум Варнсторфа. S±. ГГФ, ГЛФ, АЦФ. ЦП, Б. Com: 1, 2, 5, 6, 8-10, 12, 15-21, 24, 25; Ab. D, Tf. Встречается на переходных и верховых болотах, в заболоченных лесах. Поселяется на почве, реже – на гнилой древесине.

78. *Sphagnum wulfianum* Girg. – Сфагнум Вульфа. S-. ГГФ, ГСЦФ, АЦФ. ЦП, Б. Oc: 5, 8, 9, 15, 20, 21, 24, 25; Ab. L, Tf. В переувлажненных лесах по берегам водоемов, переходных ключевых болотах, на почве.

## **Tetraphidopsida Goffinet & W.R. Buck**

### **Tetraphidales M. Fleisch.**

#### **Tetraphidaceae Schimp.**

79. *Tetraphis pellucida* Hedw. – Тетрафис прозрачный (цв. вкл., фото. 12). S±, V±. МФ, СЦФ, АЦФ. ЦП, Б. Com: 1-25; Ab. C, Tf. В лесах различных типов, на переходных и верховых болотах. Облигатный эпиксил, реже поселяется в основании стволов деревьев.

## Polytrichopsida Doweld

### Polytrichales M. Fleisch.

#### Polytrichaceae Schwagr.

80. *Atrichum flavisetum* Mitt. – Атрихум желтоножковый. S±. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Н. Ос: 1, 3, 6, 8, 10, 14, 16, 20, 22, 24; Sc. С, Тf. В смешанных лесах, часто вторичных, прибрежно-водных местообитаниях, на нарушенной почве, реже в основании стволов деревьев или на гнилой древесине.

81. *Atrichum tenellum* (Rohl.) Bruch & Schimp. – Атрихум нежный. S±. МФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Н. Sp: 6, 8, 14, 15, 20, 22, 24; Ab. С, Тf. В лесах различных типов, по берегам водоемов, на почве.

82. *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. – Атрихум волнистый. S±. МФ, СцФ, НФ. ЦП, Н. Com: 2, 4-8, 10-12, 14-16, 19, 20, 22, 24; Ab. С, Тf. Поселяется в лесах, на пойменных лугах, прибрежно-водных местообитаниях на обнаженной почве. Образует чистые дерновинки, чаще всего со спорогонами.

83. *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv. – Погонатум урно-видный (цв. вкл., фото. 13). S±. МФ, ГСцФ, БФ. ЦП, Б. Ос: 6, 14, 15, 20-22, 24; Ab. L, Тf. В хвойных, чаще сосновых, лесах, по берегам лесных речек, на нарушенной почве.

84. *Polytrichum commune* Hedw. – Политрихум обыкновенный (цв. вкл., фото. 14). S±. ГГМФ, ГСцФ, АцНФ. БП, Б. Fq: 2-4, 6, 8, 10, 13, 15, 16, 18-22, 24; Ab. Ps, Тf. На переходных и верховых болотах, в заболоченных лесах различных типов. Поселяется на почве, реже – гнилой древесине. Образует крупные чистые дерновики, часто со спорогонами.

85. *Polytrichum juniperinum* Hedw. – Политрихум можжевельниковый. S±. МКсФ, ГлФ, АцНФ. МЗ, Неяс. Com: 1-25; Ab. Ps, Тf. На переходных и верховых болотах, лесах различных типов, реже на лугах, насыпях железных дорог, в искусственных посадках деревьев. Поселяется на почве, реже – гнилой древесине, основаниях стволов деревьев.

86. *Polytrichum longisetum* Sw. ex Brid. (*Polytrichastrum longisetum* (Sw. ex Brid.) G.L. Sm.) – Политрихум длинноножковый. S±. МГГФ, СцФ, АцНФ. БП, Б. Sp: 1, 5, 8, 9, 12, 13, 15, 19-22, 24; Ab. Ps, Tf. На верховых и переходных лесных болотах, реже в переувлажненных хвойных лесах, на почве.

87. *Polytrichum piliferum* Hedw. – Политрихум волосоносный. S±. КсФ, ГлФ, АцНФ. БП, Неяс. Fq: 4-6, 8-11, 14-22; Sc. Ps, Tf. На сухих опушках хвойных и хвойно-мелколиственных лесов, суходольных лугах, в сосняках. Поселяется на почве, реже – гнилой древесине.

88. *Polytrichum strictum* Menzies ex Brid. – Политрихум сжатый (цв. вкл., фото. 15). S±. МГГФ, ГлФ, АцФ. МЗ, Б. Sp: 1, 3-6, 8, 10, 15, 16, 18-21, 24; Sc. Ps, Tf. На переходных и верховых болотах, среди сфагноума, на почве или гнилой древесине.

## **Bryopsida Pax.**

### **Buxbaumiales M. Fleisch.**

#### **Buxbaumiaceae Schimp.**

89. *Buxbaumia aphylla* Hedw. – Буксбаумия безлистная (цв. вкл., фото. 16). S+. МКсФ, ГСцФ, АцФ. БП, Б. Ос: 4, 10, 15, 20, 21, 24; Уп. С, Tf. Вид сосновых лесов, поселяется на нарушенной почве.

### **Timmiales Ochyra**

#### **Timmiaceae Schimp.**

90. \**Timmia megapolitana* Hedw. – Тиммия мекленбургская. S+. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. R: 5, 12, 14, 19; Ab. С, Tf. В заболоченных лесах, на низинных болотах, на почве, валежнике или в основаниях стволов деревьев. Киясовский р-н, 2 км юго-западнее д. Унур-Киясово, низинное болото, валежник, 14.06.2005; Глазовский р-н, окрестности д. Чажай, государственный охотничий заказник «Северный», заболоченный смешанный лес на берегу р. Белая, почва, 28.07.2016; Селтинский р-н, 4,5 км юго-западнее п. Виняшур-Бия, памятник природы «Урочище “Сардыкское”», заболоченный сосняк, почва, 23.05.2017; 4 км северо-восточнее д. Стар. Копки, госу-



дарственный охотничий заказник «Валамазский», заболоченный еловый лес, почва, 19.07.2017; Кезский р-н, окрестности д. Гулейшур, памятник природы «Урочище Гулейшурское», заболоченный смешанный лес, основание ствола липы, 12.06.2018, П.В. Бутолин.

## **Funariales M. Fleisch.**

### **Funariaceae Schwaegr.**

91. *Funaria hygrometrica* Hedw. – Фунария влагомерная. S±. ИндВл, ИндОс, НФ. ЦП, К. Сом: 1, 2, 5-9, 11, 14-16, 18-22, 25; Sc. F, Tuft. Встречается почти всегда на нарушенных местах: обочинах дорог, тропинок, кострищах, выворотах. Обилен на сегетально-рудеральных местообитаниях. Поселяется на нарушенной уплотненной почве, строительных материалах.

92. *Physcomitrium pyriforme* (Hedw.) Bruch & Schimp. – Фискомитриум грушевидный. S±. МГГФ, ГСцФ, БФ. ЦП, Н. Sp: 1, 3, 6, 8, 11, 16, 20, 22, 25; Sc. L, Tf. На нарушенной почве в переувлажненных местообитаниях – на низинных болотах, пойменных лугах, по берегам водоемов.

## **Dicranales H. Philib. ex M. Fleisch.**

### **Distichiaceae Schimp.**

93. *Distichium capillaceum* (Hedw.) Bruch et al. – Дистихиум волосовидный. S+. МФ, ГСцФ, БФ. ЦП, Неяс. OR: 5; Ab. L, Tuft. Глазовский р-н, окрестности д. Заболотово, хвойно-мелколиственный лес, почва, 09.06.2003.

### **Dicranellaceae M.Stech**

94. *Dicranella crispa* (Hedw.) Schimp. – Дикранелла курчавая. S±. МГГФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. R: 1, 4, 5, 8, 11, 20, 22; Ab. C, Tf. В хвойно-мелколиственных лесах, на лесных болотах, по берегам водоемов, на нарушенной почве.

95. *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp. – Дикранелла разнонаправленная. S±. МГГФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Н. R: 1, 8, 11, 14, 15,

19; Sc. С, Tf. В лесах различных типов, на лугах и по берегам водоемов, на нарушенной почве, реже на гнилой древесине.

96. *Dicranella humilis* R. Ruthe – Дикранелла низкая. S±. МГГФ, ГСЦФ, НФ. ЦП, Б. R: 1, 4, 8, 13, 20, 21; Sc. С, Tf. Поселяется на нарушенной почве в лесных, болотных и прибрежно-водных местообитаниях.

97. *Dicranella rufescens* (Dicks.) Schimp. – Дикранелла рыжеватая. S-. ГГФ, ГСЦФ, БФ. ЦП, Б. OR: 20; Sc. С, Tf. Сюмсинский р-н, 1 км юго-восточнее д. Орловское, разработанный старый торфяник, торфянистые карты, нарушенная почва, 23.05.2017.

98. *Dicranella schreberiana* (Hedw.) Dixon – Дикранелла Шребера. S-. МФ, СцФ, НФ. ЦП, ГБ. OR: 11; Sc. С, Tf. Каракулинский р-н, 2 км юго-западнее с. Чеганда, берег р. Емаши, почва, 21.06.2002.

99. *Dicranella subulata* (Hedw.) Schimp. – Дикранелла шиловидная. S-. МФ, СцФ, НФ. ЦП, ГБ. OR: 8, 24; Sc. С, Tf. Отмечался Н.В. Ложкиной для окрестностей г. Ижевска (1970). Якшур-Бодьинский р-н, окрестности п. Бегеш, государственный охотничий заказник «Чекеровский», переходное болото, почва, 07.07.2016.

100. *Dicranella varia* (Hedw.) Schimp. – Дикранелла изменчивая. S±. МГГФ, ГСЦФ, БФ. ЦП, Неяс. Sp: 1, 5, 6, 8, 11, 14, 22; Ab. С, Tf. Вид поселяется обычно на нарушенной почве, реже гнилой древесине, по берегам рек, краям оврагов.

### **Fissidentaceae Schimp.**

101. *Fissidens adianthoides* Hedw. – Фиссиденс адиантовидный. S±. ГГФ, ГСЦФ, ИндК. ЦП, Неяс. Ос: 1, 3, 5, 8, 9, 14, 15, 17, 25; Ab. Ps, Tf. На переходных болотах, пойменных лугах, в заболоченных хвойных и хвойно-мелколиственных лесах и прибрежно-водных местообитаниях, на почве.

102. *Fissidens bryoides* Hedw. – Фиссиденс моховидный. S±. МГГФ, СцФ, НФ. БП, Неяс. Ос: 1, 3, 5, 8, 10, 14, 16; Ab. Ps, Tf. В переувлажненных местообитаниях (берега водоемов в лесах, лесные болота различных типов, заболоченные леса), на нарушенной почве или гнилой древесине.

103. *Fissidens osmundoides* Hedw. – Фиссиденс осмундовидный. S±. ГГФ, ГСцФ, НФ. БП, Б. Ос: 1, 3, 5, 8, 12, 15, 17, 20; Ab. Ps, Tf. На низинных и переходных болотах, по берегам лесных водоемов, в заболоченных смешанных лесах, на почве и гнилой древесине.

104. *Fissidens taxifolius* Hedw. – Фиссиденс тисолистный. S-. ГГФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Н. OR: 3, 8; Sc. Ps, Tf. Вавожский р-н, окрестности п. Вавож, залесенный овраг с ручьем, почва, 17.06.2016; Завьяловский р-н, 1 км южнее с. Гольяны, национальный парк «Нечкинский», елово-липовый лес на склоне, почва, 04.08.2018.

### **Dicranaceae Schimp.**

105. *Dicranum bonjeanii* De Not. – Дикранум Бонжана. S-. МГГФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. Ос: 1, 3, 8, 9, 15, 16, 19, 20, 24, 25; Sc. Ps, Tuft. В переувлажненных местообитаниях (на болотах, заболоченных лесах, по берегам водоемов), на почве, реже на валежнике.

106. *Dicranum flagellare* Hedw. – Дикранум флагелленосный. S-, V+. МФ, СцФ, АцНФ. ЦП, ГБ. Ос: 4, 8, 13, 15, 20, 21, 24; Ab. L, Tuft. В хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, переходных болотах, на валежнике или в основании стволов деревьев.

107. *Dicranum flexicaule* Brid. – Дикранум извилистостебельный. S-. МГГФ, СцФ, АцФ. ЦП, Б вид. OR: 8, 9, 21; Sc. L, Tuft. В переувлажненных лесах и по берегам водоемов, на гнилой древесине. Игринский р-н, окрестности п. Лоза, берег водоема, валежник, 23.09.1967, Н.В. Ложкина; окрестности д. Родгино, смешанный лес, валежник, 25.08.1963, Н.В. Ложкина; Увинский р-н, окрестности п. Ува, смешанный лес, валежник, 03.08.1965, Н.В. Ложкина. Отмечался Глазыриной Н.В. в окрестностях г. Ижевска, на берегу р. Подборенки.

108. *Dicranum fragilifolium* Lindb. – Дикранум ломколистный. S±, V+. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. Ос: 5, 6, 14, 15, 20, 21, 24; Ab. Ps, Tuft. В лесах с преобладанием сосны, на лесных болотах, на валежнике.

109. *Dicranum fuscescens* Sm. – Дикранум буроватый. S±. МФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. Com: 2, 4-8, 10-16, 19-22, 24, 25; Ab. L, Tuft. Обычен в старых и зрелых хвойных и хвойно-мелколиственных ле-

сах, реже – на болотах (верховых и переходных). Поселяется на гнилой древесине в различной степени разложения, основаниях стволов деревьев (чаще всего – старые березы).

110. *Dicranum majus* Sm. – Дикранум большой. S-. МФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. Sp: 1, 2, 4-6, 8, 9, 12, 13, 16, 17, 19-22, 24; Ab. Ps, Tuft. В лесах различных типов, на лесных переходных и верховых болотах, по берегам лесных водоемов, на почве, основаниях стволов деревьев и валежнике.

111. *Dicranum montanum* Hedw. – Дикранум горный. S±. МФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Б. Com: 1-25; Ab. Ps, Tuft. Обычен в старых и зрелых лесах, на верховых и переходных болотах. Поселяется на гнилой древесине в различной степени разложения, основаниях стволов деревьев, стволах деревьев, реже – на сильно гумусированной почве.

112. \**Dicranum muehlenbeckii* Bruch & Schimp. – Дикранум Мюленбека. S-. МГГФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 7, 8, 12; Sc. Ps, Tuft. Кезский р-н, окрестности с. Кулига, еловый лес, валежник, 26.06.1966, Н.В. Ложкина; Дебесский р-н, окрестности с. Дебессы, еловый лес, валежник, 12.07.1965, Н.В. Ложкина; Завьяловский р-н, окрестности г. Ижевска, елово-липовый лес, почва, 25.08.1963, Н.В. Ложкина.

113. *Dicranum polysetum* Sw. ex anon. – Дикранум многожковый. S±. МФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. Com: 1, 4-25; Ab. L, Tuft. Встречается в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, на верховых и переходных болотах. Поселяется на почве, гнилой древесине, реже – в основании стволов деревьев.

114. *Dicranum scoparium* Hedw. – Дикранум метловидный. S±. МФ, ГСцФ, АцНФ. МЗ, Б. Com: 1-25, Ab. Ps, Tuft. Встречается в лесах различных типов, на верховых и переходных болотах. Поселяется в основании стволов деревьев, гнилой древесине.

115. *Dicranum undulatum* Schrad. ex Brid. (*Dicranum bergeri* Blandow) – Дикранум волнистый. S-. ГГМФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 3; Sc. Ps, Tuft. Вавожский р-н, окрестности д. Большая Можга, заболоченный сосновый лес, 05.07.1952, Н.В. Ложкина.

### **Rhabdoweisiaceae Limpr.**

116. *Oncophorus virens* (Hedw.) Brid. – Онкофорус зеленый. S-. ГГФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, АркАльп. ОР: 8, 17; Sc. L, Tf. Отмечался в 1998 г. Глазыриной Н.В. в г. Ижевск, на берегу р. Подборенки. Можгинский р-н, окрестности д. Мельниково, лесное переходное болото, почва, 07.07.2016.

117. *Oncophorus elongatus* (I. Hagen) Hedenas (*Oncophorus wahlenbergii* Brid.) – Онкофорус удлиненный. S±. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. R: 5, 8, 15; Sc. L, Tf. В переувлажненных смешанных лесах, выходах родников и на ключевых болотах, на гнилой древесине и нарушенной почве.

### **Bruchiaceae Schimp.**

118. *Trematodon ambiguus* (Hedw.) Hornsch. – ТрEMATодон сомнительный. S+. МГГФ, СцФ, НФ. ЦП, Н. ОР: 8, 20; Sc. L, Tf. Завьяловский р-н, г. Ижевск, окрестности садового массива «Булычево», обочина автодороги, нарушенная почва, 07.07.2002, А.Н. Пузырев; г. Ижевск, Юровский мыс, насыпь железной дороги, почва, 08.06.2001; Сюзсинский р-н, 20 км северо-западнее д. Гура, памятник природы «Урочище “Патранские болота”», просека в смешанном лесу, обнаженная почва, 18.07.2017.

### **Ditrichaceae Limpr.**

119. *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. – Цератодон пурпурный. S±. МФ, ИндОс, ИндК. ЦП, К. Som: 1-25; Ab. C, Tf. Характерен для нарушенных мест: обрывистые берега рек, овраги, пустыри, края дорог, вывороты. Поселяется на нарушенной почве, камнях, реже – в основании стволов деревьев, на гнилой древесине.

120. *Ditrichum heteromallum* (Hedw.) E. Britton – Дитрихум разнонаправленный. S-. МГГФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. R: 1, 3, 8, 19; Ab. C, Tf. В различных переувлажненных местообитаниях (берега водоемов, низинные болота, заболоченные леса) на нарушенной почве.

121. *Ditrichum pusillum* (Hedw.) Hampe – Дитрихум крошечный. S±. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, ГБ. Ос: 1, 6, 8, 11; Ab. C, Tf. В прибрежно-водных и болотных местообитаниях на нарушенной почве.

122. *Trichodon cylindricus* (Hedw.) Schimp. (*Ditrichum cylindricum* (Hedw.) Grout) – Триходон цилиндрический. S±. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Неяс. R: 1, 4, 8; Sc. С, Tf. На нарушенной почве по берегам лесных рек и ручьев, в хвойно-мелколиственных лесах.

### **Pottiaceae Schimp.**

123. *Barbula unguiculata* Hedw. – Барбула полудюймовая. S+. МФ, ГСцФ, индифферентный. МЗ, Неяс. Com: 1, 2, 5, 6, 8, 11, 14-16, 18-20, 22, 24; Ab. С, Tf. Встречается по нарушенным берегам водоемов, в селитебной зоне городов, агрофитоценозах, на железных дорогах. Поселяется на нарушенной и уплотненной почве, камнях, строительных материалах, реже – на гнилой древесине.

124. *Didymodon fallax* (Hedw.) R.H. Zander – Дидимодон обманчивый. S±. МКсФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Неяс. R: 1, 8, 20, 21; Sc. С, Tf. На нарушенной почве, часто с гравием, асфальте, бетоне и кирпичах в различных местообитаниях, обычно антропогенно нарушенных.

125. *Didymodon rigidulus* Hedw. – Дидимодон жестковатый. S±. КсФ, ГлФ, БФ. ЦП, Неяс. Com: 4, 5, 8, 11, 14, 21; Ab. С, Tf. Встречается по нарушенным берегам водоемов, в селитебной зоне городов, агрофитоценозах, на железных дорогах. Поселяется на нарушенной и уплотненной почве, камнях, строительных материалах.

126. *Syntrichia ruralis* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr – Синтрихия полевая (цв. вкл., фото. 17). S-. КсФ, ГлФ, ИндК. МЗ, Неяс. Fq: 1-25; Ab. Ps, Tuft. Встречается на сухих, хорошо прогреваемых опушках, суходольных лугах, иногда на газонах в населенных пунктах. Поселяется на почве.

127. *Tortula cernua* (Huebener) Lindb. – Тортула поникшая. S+. МКсФ, ГлФ, БФ. ЦП, Арк. OR: 8; Un. Ps, Tf. Обнаружен однажды в Завьяловском р-не, г. Ижевск, откос насыпи железной дороги, щебень, 14.10.2000.

128. *Tortula mucronifolia* Schwaegr. – Тортула остроконечная. S+. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, АркАльп. OR: 20; Un. Ps, Tf. Сюмсинский

р-н, 6 км юго-западнее п. Кильмезь, обрывистый берег р. Кильмезь, обнаженная почва, 16.05.2004.

129. *Tortula muralis* Hedw. – Тортула стенная. S+. МКсФ, ГлФ, НФ. ЦП, Неяс. R: 3-5, 8, 16, 18; Ab. C, Tf. На камнях и каменисто-подобных субстратах (кирпичи, бетон, песчаник) в открытых местообитаниях.

*Tortula muralis* var. *aestiva* Hedw. – Тортула стенная разн. осенняя. МКсФ, ГлФ, НФ. ЦП, Неяс. OR: 16; Ab. C, Tf. Малоपुरгинский р-н, д. Гожня, стена школы, кирпич, 07.07.2000.

130. *Tortula truncata* (Hedw.) Mitt. – Тортула усеченная. S±. МФ, ГСцФ, НФ. БП, Н. R: 5, 8, 11, 16; Sc. L, Tf. На нарушенной, регулярно обрабатываемой почве (огороды, поля), по железным дорогам и около строений.

131. *Streblotrichum convolutum* (Hedw.) P. Beauv. (*Barbula convoluta* Hedw.) – Стреблотрихум свернутый. S+. МФ, ГСцФ, НФ. МЗ, Неяс. Fq: 1, 4, 8, 9, 11, 13, 16, 18; Sc. C, Tf. Встречается по нарушенным берегам водоемов, в селитебной зоне городов, агрофитоценозах, на железных дорогах. Поселяется на нарушенной и уплотненной почве, камнях, строительных материалах, реже – на гнилой древесине.

## **Grimmiales M. Fleisch.**

### **Grimmiaceae Arn.**

132. *Grimmia ovalis* (Hedw.) Lindb. – Гриммия овальная. S- КсФ, ГлФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 8; Sc. C, Cu. Завьяловский р-н, Ижевск, берег Ижевского пруда, бетон, 27.07.2000, А.Н. Пузырев.

133. *Schistidium apocarpum* (Hedw.) Bruch & Schimp. – Схистидиум скрытоплодный. S+. КсФ, ГлФ, ИндК. ЦП, Б. OR: 8, 11; Sc. C, Cu. Каракулинский р-н, окрестности п. Зуевы ключи, берег р. Камы, песчаник, 15.07.1968, Н.В. Ложкина; Завьяловский р-н, г. Ижевск, ул. Ворошилова, обочина автодороги, камень, 08.05.1999, А.Н. Пузырев.

134. *Schistidium submuticum* Н.Н. Blom – Схистидиум почти-тупоконечный. S+. КсФ, ГлФ, ИндК. ЦП, Б. Ос: 1, 3, 4, 8, 10, 13, 18; Аб. С, Су. Облигатный эпилит, поселяется на камнях естественного (песчаник) и антропогенного (бетон, кирпичи) происхождения в открытых местообитаниях.

## **Bartramiales D.Quandt, N.E.Bell & M.Stech**

### **Bartramiaceae Schwägr.**

135. \**Philonotis caespitosa* Jur. – Филонотис дернистый. S-. ГГФ, ГлФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 5, 11, 15; Ab. Ps, Tf. На почве в прибрежно-водных местообитаниях. Красногорский р-н, 11 км южнее с. Бол. Селег, обочина автодороги, долгостоящая лужа, почва, 12.07.1999, А.Н. Пузырев; Каракулинский р-н, 6 км западнее д. Чеганда, выходы ключей, нарушенная почва, 17.06.2001; Глазовский р-н, окрестности д. Чажай, государственный охотничий заказник «Северный», смешанный лес на берегу р. Белая, почва, 28.07.2016.

136. \**Philonotis calcarea* (Bruch & Schimp.) Schimp. – Филонотис известняковый. S-. ГГФ, ГлФ, БФ. ЦП, ГБ. OR: 11, 15, 21; Ab. Ps, Tf. На карбонатной почве в прибрежно-водных местообитаниях. Каракулинский р-н, 1,5 км северо-восточнее п. Усть-Бельск, выходы ключей, почва, 03.05.2002; 4 км на юго-западнее с. Чеганда, памятник природы «Урочище “Чегандинское”», выходы родников на склоне, задернованная почва, 07.06.2002; Красногорский р-н, 5 км северо-восточнее п. Кокман, берег ручья, почва, 22.08.2001; Увинский р-н, 6 км севернее д. Подмой, ландшафтный заказник «Увинский», заболоченные карьеры, нарушенная почва, 16.06.2016.

137. *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. – Филонотис ключевой. S-. ГГФ, ГлФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 12, 19; Ab. Ps, Tf. На почве в заболоченных и прибрежно-водных местообитаниях. Кезский р-н, 1 км западнее д. Гулейшур, переходное болото, почва, 17.07.2004; Селтинский р-н, между д. Югдон и Колесур, берег пруда, плавающий валежник, 23.07.2013 (Капитонова и др., 2015).



## Splachnales Ochyra

### Splachnaceae Grev. & Arn.

138. \**Splachnum ampullaceum* Hedw. – Сплахнум бутылковидный. S+. МГГФ, ГлФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 12; Ab. L, Tf. Кезский р-н, окрестности д. Гулейшур, памятник природы «Урочище Гулейшурское», заболоченный смешанный лес, почва, 12.07.2018, П.В. Бутолин.

139. \**Splachnum rubrum* Hedw. – Сплахнум красный. S+. МГГФ, ГлФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 2, 12, 15, 24; Ab. L, Tf. Балезинский р-н, окрестности с. Люк, еловый лес, почва, 08.06.1958, Н.В. Ложкина; Красногорский р-н, 1 км северо-восточнее п. Кокман, переходное болото, почва, 13.07.1999, А.Н. Пузырев. Кезский р-н, окрестности д. Гулейшур, памятник природы «Урочище Гулейшурское», заболоченный смешанный лес, 12.07.2018, П.В. Бутолин; Якшур-Бодьинский район, 5 км восточнее д. Чекерovo, государственный охотничий заказник «Чекеровский», переходное болото, почва, 23.07.2023.

140. \**Tetraplodon angustatus* (Hedw.) Bruch et Schimp. – Тетраплодон суженный. S+. КсМФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, ГАрк. OR: 15; Sc. С, Tf. Красногорский р-н, 4 км северо-восточнее п. Малягурт, сосняк беломошник, валежник, 28.07.2004.

### Meesiaceae Schimp.

141. *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson – Лептобриум грушевидный. S±. МФ, ГСцФ, индифферентный. ЦП, К. Com: 1-25; Ab. С, Tf. В естественных условиях встречается в прибрежно-водных местообитаниях, в антропогенно нарушенных – на пустырях, агрофитоценозах, кострищах. Поселяется на почве, камнях, бетоне, основаниях стволов деревьев.

142. *Meesia triquetra* (L. ex Jolycl.) Angstr. – Меезия трехгранная. S-. МГГФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 20; Un. L, Tf. Сюмсинский р-н, 4 км юго-восточнее д. Бадзимлуд, памятник природы «Торфяное болото “Ахметовское”», заболоченный елово-сосново-березовый лес, почва, 17.07.2017.

143. \**Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. – Палюделла оттопыренная. S-. ГГФ, ГСцФ, ацидофНФ. ЦП, Б вид. OR: 2, 13, 17; Уп. L, Tf. Можгинский р-н, окрестности п. Пычас, переходное болото с выходами ключей, на почве, среди сфагновых мхов, 12.06.2006; Кизнерский р-н, окрестности д. Ягул, ключевое болото, на почве среди сфагновых мхов, 26.07.2006; окрестности д. Муркозь-Омга, памятник природы «Торфяное болото Муркозь-Омга», минеротрофное переходное болото, в дерновинках сфагнов на почве, 12.08.2013; Балезинский р-н, окрестности д. Ушур, переходное болото, на почве среди сфагновых мхов, 24.07.2011, Е.Н. Зянкина.

## Bryales Limpr.

### Bryaceae Schwaegr.

144. *Bryum argenteum* Hedw. – Бриум серебристый. S±. ИндВ, ИндОс, ИндК. ЦП, Неяс. Fq: 1, 4-6, 8, 11, 14, 16, 25; Ab. С, Tf. Антропофильный вид, встречается только на нарушенных местообитаниях – пустырях, агрофитоценозах, кострищах, обочинах дорог. Поселяется на почве, камнях, бетоне.

145. *Ptychostomum capillare* (Hedw.) Holyoak & N. Pedersen (*Bryum capillare* Hedw.) – Птихостомум волосконосный. S±. МФ, ГСцФ, ИндК. ЦП, Неяс. Sp: 1, 5, 6, 8, 10, 11, 15-17, 21, 22; Sc. С, Tf. На почве в хвойных лесах, по берегам водоемов и на лесных болотах.

146. *Ptychostomum creberrimum* (Taylor) J.R. Spence & H.P. Ramsay (*Bryum creberrimum* Taylor) – Птихостомум густой. S-. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Неяс. OR: 8, 10; Sc. С, Tf. Камбарский р-н, окрестности д. Тарасово, берег р. Камы, почва, 06.06.1962, Н.В. Ложкина; Завьяловский р-н, окрестности г. Ижевска, смешанный лес, основание ствола ели, 11.06.1963, Н.В. Ложкина; окрестности г. Ижевска, пойменный луг, почва, 09.06.1964, Н.В. Ложкина.

147. *Ptychostomum imbricatulum* (Mull. Hal.) Holyoak & N. Pedersen (*Bryum caespiticium* Hedw.) – Птихостомум черепитчатый. S±. МФ, ГлФ, ИндК. ЦП К. Com: 1-25; Ab. С, Tf. В естественных условиях обитает в прибрежно-водных местообитаниях, в лесах

различных типов, на лугах, реже на болотах. Часто встречается на нарушенных местообитаниях – на пустырях, агрофитоценозах, кострищах. Поселяется на почве, камнях, бетоне, основаниях стволов деревьев.

148. *Ptychostomum elegans* (Nees) D. Bell & Holyoak (*Bryum elegans* Nees) – Птихостомум изящный. S±. МФ, ГлФ, НФ. ЦП, Неяс. Sp: 1, 3, 4, 6, 8-11, 13, 14, 16, 18, 22, 24, 25; Sc. С, Tuft. Вид встречается в хвойно-мелколиственных лесах, реже на болотах и лугах, поселяется на гнилой древесине, в основании стволов деревьев, на почве.

149. *Ptychostomum intermedium* (Brid.) J.R. Spence (*Bryum intermedium* (Brid.) Blandow) – Птихостомум промежуточный. S±. КсФ, ГлФ, БФ. МЗ, Б. OR: 3, 17; Sc. С, Tf. Можгинский р-н, окрестности д. Мельниково, берег водоема, гнилая древесина, 12.06.1961, Н.В. Ложкина. Вавожский р-н, окрестности д. Гуляево, памятник природы «Урочище “Гуляевское”», старый разработанный торфяник, торфянистые карты, почва, 05.07.2016.

150. *Ptychostomum moravicum* (Podp.) Ros & Mazimpaka (*Bryum moravicum* Podp.) – Птихостомум гладконитевый. S±, V+. МФ, СцФ, НФ. ЦП, ГБ. Ос: 1, 4, 8, 10, 21; Sc. С, Tuft. На гнилой древесине, в основании стволов деревьев, реже на почве, по берегам водоемов, в смешанных лесах и на болотах.

151. *Ptychostomum pallens* (Sw. ex anon.) J.R. Spence (*Bryum pallens* Sw. ex anon.) – Птихостомум бледный. S-. МГГФ, ГСцФ, АцНФ. МЗ, Б. Ос: 1, 3, 8, 12, 17; Ab. С, Tuft. На почве, реже гнилой древесине в хвойно-мелколиственных лесах, по берегам лесных ручьев.

152. *Ptychostomum pseudotriquetrum* (Hedw.) J.R. Spence & Н.Р. Ramsay ex Holyoak & N. Pedersen (*Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., В. Mey & Scherb.) – Птихостомум ложнотрехгранный. S±. ГГФ, ГСцФ, АцНФ. МЗ, Б. Com: 1-25; Ab. Ps, Tf. На почве, камнях, бетоне, основаниях стволов деревьев в прибрежно-водных местообитаниях или в антропогенно нарушенных местообитаниях (пустыри, агрофитоценозы, кострища).

*Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum* (Schreb.) Holyoak & N. Pedersen (*Bryum bimum* (Schreb.) Turner) – Птихостомум ложно-трехгранный разн. двулетний. S±. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. Ос: 6, 8, 11, 14, 16, 22, 24; Sc. С, Tf. На нарушенной почве по берегам водоемов, в оврагах, на болотах и в переувлажненных лесах.

153. *Ptychostomum turbinatum* (Hedw.) J.R. Spence (*Bryum turbinatum* (Hedw.) Turner) – Птихостомум кубаревидный. S-. ГГФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. OR: 8; Sc. Ps, Tf. Завьяловский р-н, г. Ижевск, совхоз "Металлург", берег водоема, почва, 12.09.2001; г. Ижевск, Центральная площадь, почва, 10.07.2001; окрестности г. Ижевск, берег Ижевского пруда, гнилая древесина, 26.01.2002.

154. *Ptychostomum weigelii* (Biehler) J.R. Spence (*Bryum weigelii* Spreng.) – Птихостомум Вейгеля. S-. ГдФ, СцФ, АцФ. ЦП, Гб. Sp: 3-5, 8, 9, 12, 13, 15, 17, 19-22, 24, 25; Ab. Ps, Tf. На почве по берегам водоемов, выходов родников, на низинных и переходных болотах, в заболоченных хвойных лесах.

155. *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. – Родобриум розетковидный (цв. вкл., фото. 18). S±. МФ, СцФ, ИндК. ЦП, Б. Fq: 1, 5, 6, 8, 10, 11, 14-16, 19, 20, 22, 24; Ab. Ps, Ts. Типичный лесной вид, тяготеет к еловым, елово-пихтовым или смешанным лесам. Поселяется на почве, реже на древесине в сильной степени разложения. Образуется достаточно крупные чистые дерновинки.

### **Mniaceae Schwaegr.**

156. *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb. – Полия свежая. S-. МФ, ГСцФ, НФ. МЗ, Б. R: 1, 20; Un. L, Tf. На нарушенной обводненной почве по берегам водоемов, на пойменных лугах.

157. *Pohlia lescuriana* (Sull.) Ochi – Полия Лекере. S-. МГГФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. OR: 11; Sc. L, Tf. Каракулинский р-н, окрестности с. Ныргында, берег р. Камы, почва, 23.07.1973, Н.В. Ложкина.

158. *Pohlia melanodon* (Brid.) A.J. Shaw – Полия чернозубцовая. S-. МГГФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. OR: 1, 10; Sc. L, Tf. Камбарский р-н, окрестности д. Тарасово, берег р. Камы, почва, 06.06.1962, Н.В. Ложкина; Алнашский р-н, д. Писеево, выход родника на за-

дернованной почве, 27.08.2022, П.А. Михайлова, д. Писеево, край грядки на огороде, нарушенная почва, 22.08.2022, П.А. Михайлова.

159. *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. – Полия поникшая. S±. МФ, ИндОс, ИндК. МЗ, Б. Com: 1-25; Ab. C, Tf. На почве, гнилой древесине, камнях, реже в основании стволов деревьев в лесных и прибрежно-водных местообитаниях. Часто встречается в нарушенных местообитаниях – на пустырях, агрофитоценозах, кострищах.

160. *Pohlia wahlenbergii* (F. Weber & D. Mohr) A.L. Andrews – Полия Валенбери. S-. ГгФ, ГлФ, АцНФ. МЗ, Неяс. Com: 1, 4, 5, 6, 8, 10-12, 14-16, 18-20, 22, 24; Ab. Ps, Tf. Встречается в прибрежно-водных местообитаниях. Поселяется на почве, камнях, бетоне, основаниях стволов деревьев.

161. \**Mnium lycopodioides* Schwägr. – Мниум плауновидный. S-. МГгФ, СцФ, НФ. ЦП, Б. OR: 3, 11, 22; Sc. L, Tf. На почве по берегам водоемов и на пойменных лугах. Каракулинский р-н, 4 км южнее п. Чеганда, берег р. Камы, обнаженная почва, 10.10.2003, О.Г. Баранова; Вавожский р-н, окрестности с. Вавож, берег р. Вала, овраг с ручьем, почва, 17.06.2016; Шарканский р-н, окрестности д. Удм. Альцы, природный парк «Шаркан», пойменный луг, почва, 09.09.2015; 4 км севернее д. Пустополье, природный парк «Шаркан», берег лесного пруда, почва, 26.08.2017.

162. *Mnium spinosum* (Voit) Schwägr. – Мниум колючий. S- МФ, СцФ, НФ. ЦП, Б. R: 3-5, 7, 8, 12, 22; Ab. L, Tf. На почве, реже на валежнике, в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах.

163. *Mnium stellare* Hedw. – Мниум звездчатый. S±. МФ, СцФ, НФ. ЦП, ГБ. Fq: 3, 5, 8, 9, 11-13, 17-22, 24; Ab. L, Tf. Лесной вид, встречается в хвойно-мелколиственных лесах, где поселяется на почве, в основании стволов деревьев, на гнилой древесине. Реже встречается на болотах, в прибрежно-водных местообитаниях.

164. *Plagiomnium affine* (Blandow ex Funck) T.J. Кор. – Плагиомниум близкий. S±. МФ, СцФ, ИндК. ЦП, ГБ. Com: 1, 4, 5, 7-9, 11, 15-18, 21, 22, 24; Ab. L, Ms. Встречается в хвойных и хвойно-

мелколист-венных лесах, на болотах всех типов. Поселяется на почве, гнилой древесине, реже – в основании стволов деревьев.

165. *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T.J. Кор. – Плагиомниум остроконечный. S±. МФ, СцФ, ИндК. ЦП, ГБ. Com: 1-25; Ab. L, Ms. Встречается в лесах, на верховых и переходных болотах. Поселяется на почве, гнилой древесине, на основаниях стволов деревьев.

166. \**Plagiomnium drummondii* (Bruch et Schimp.) T.J. Кор. – Плагиомниум Драммонда. S±. МФ, СцФ, НФ. ЦП, ГБ. R: 1, 6, 8, 11, 14, 16, 21; Ab. L, Ms. Каракулинский р-н, 4 км южнее с. Чеганда, берег р. Емаши, нарушенная почва, 10.10.2003; Малоपुरгинский р-н, 2 км южнее д. Гожня, ельник кисличник, почва, 11.06.2004; Киясовский р-н, 2 км юго-западнее д. Чувашайка, берег водоема, почва, 13.09.2005; Граховский р-н, 2 км северо-восточнее д. Лолошур-Возжи, берег р. Адамки, почва, 01.07.2005; Увинский р-н, окрестности д. Удугучин, государственный охотничий заказник «Потерянный ключ», лесное переходное болото, почва, 15.06.2016; Завьяловский район, Ижевск, окрестности Учебного Ботанического сада УдГУ, смешанный лес, почва, 14.07.2019; Д.В. Поткина; Алнашский р-н, 1 км северо-западнее д. Писеево, молодой еловый лес, задернованная почва, 10.10.2021, П.А. Михайлова; 3 км северо-западнее д. Писеево, смешанный лес, основание ствола осины, 16.08.2022, П.А. Михайлова.

167. *Plagiomnium elatum* (Bruch & Schimp.) T.J. Кор. – Плагиомниум высокий. S±. ГгФ, СцФ, ИндК. ЦП, Н. Ос: 1, 5, 8, 13, 16, 17, 19, 21; Ab. L, Tf. На почве в переувлажненных и заболоченных местообитаниях (лесные переходные болота, еловые и сосновые леса, берега лесных водоемов).

168. *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T.J. Кор. – Плагиомниум эллиптический. S-. ГгФ, СцФ, ИндК. ЦП, Б. Com 1-25; Ab. L, Ms. Встречается в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, на болотах всех типов. Поселяется на почве, гнилой древесине, реже – в основаниях стволов деревьев.

169. *Plagiomnium medium* (Bruch & Schimp.) T.J. Кор. – Плагиомниум средний. S±. МФ, СцФ, НФ. ЦП, Б. Com: 1-25; Ab. L, Ms. Встречается в лесах различных типов с преобладанием хвойных пород, на верховых и переходных болотах. Поселяется на почве, гнилой древесине, на основаниях стволов деревьев.

170. *Plagiomnium rostratum* (Schrad.) T.J. Кор. – Плагиомниум клювовидный. S-. МФ, СцФ, БФ. ЦП, Н. Ос: 1, 2, 5, 6, 8, 9, 20, 22; Sc. L, Ms. На почве, реже сильно разложившейся гнилой древесине, в еловых (или в елово-мелколиственных) лесах, по берегам лесных водоемов.

171. *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) T.J. Кор. – Плагиомниум волнистый. S-. МФ, СцФ, БФ. ЦП, ГБ. OR: 9; Sc. L, Tf. Отмечался Н.В. Ложкиной (1970) в Игринском р-не, в окрестностях п. Зура, заболоченный еловый лес, почва, август 1968.

172. *Pseudobryum cinclidioides* (Huebener) T.J. Кор. – Псевдобриум цинклидиевидный. S-. МГгФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Б. Ос: 2, 5, 8, 9, 12, 15, 20, 25; Sc. L, Tf. На почве в еловых и елово-мелколиственных лесах, часто переувлажненных, на лесных болотах.

173. *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T.J. Кор. – Ризомниум точечный. S±. ГгФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Б. Com: 1-25; Ab. L, Tf. Встречается во влажных лесах, болотах всех типов, прибрежно-водных местообитаниях. Поселяется на почве, гнилой древесине, реже – на основаниях стволов деревьев.

## **Orthotrichales Dixon**

### **Orthotrichaceae Arn.**

174. *Lewinskya elegans* (Schwagr. ex Hook. & Grev.) F. Lara, Garilleti & Goffinet – Левинская изящная. S+. КсФ, ГСцФ, НФ. ЦП, ГБ. Com: 4, 5, 8, 12, 21; Ab. C, Cu. Облигатный эпифит. Встречается в различных фитоценозах, где поселяется на стволах лиственных пород деревьев, преимущественно осин и тополей.

175. *Lewinskya speciosa* (Nees) F. Lara, Garilleti & Goffinet (*Orthotrichum speciosum* Nees) – Левинская прекрасная (цв. вкл., фото).

19). S+. КсФ, ГСцФ, НФ. ЦП, ГБ. Сом: 1, 3-6, 8, 11-16, 20-22, 24; Аб. С, Су. Обязательный эпифит. Встречается в лиственных и хвойно-мелколиственных лесах, на улицах населенных пунктов, суходольных лугах. Поселяется преимущественно на стволах деревьев (осина, липа), реже – на валежнике.

176. *Nyholmia obtusifolia* (Brid.) Holmen & E. Warncke (*Orthotrichum obtusifolium* Brid.) – Нюхольмиелла туполистная. S±, V+. КсФ, ГСцФ, НФ. ЦП, ГБ. Fq: 1, 5, 6, 8, 11-14, 17, 20, 23, 24; Аб. С, Су. Обязательный эпифит. Встречается в лиственных и хвойно-мелколиственных лесах, на улицах населенных пунктов, суходольных лугах, по берегам водоемов. Поселяется на стволах лиственных пород деревьев (осина, липа), очень редко – на гнилой древесине (свежий валежник).

## **Aulacomniales N.E. Bell, A.E. Newton & D. Quandt**

### **Aulacomniaceae Schimp.**

177. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. – Аулакомниум болотный (цв. вкл., фото. 20). S-, V±. ГГФ, ГСцФ, АцФ. МЗ, Б. Сом: 1-25; Аб. Ps, Tf. Встречается на верховых и переходных болотах, реже в переувлажненных лесах. Поселяется на почве, гнилой древесине, на основаниях стволов деревьев.

## **Hypnales W.R. Buck & Vitt**

### **Fontinalaceae Schimp.**

178. *Fontinalis antipyretica* Hedw. – Фонтиналис противопожарный. S±. ГдФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Неяс. Ос: 3, 7, 8, 9, 15, 18, 20, 21, 24; Аб. Ps, At. В лесных быстротекущих речках, на гнилой древесине, камнях или плотной почве в воде.

179. \**Fontinalis hypnoides* C. Hartm. – Фонтиналис гипновидный. S-. ГдФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. OR: 11; Аб. Ps, At. В стоячих или медленно текущих водоемах, на погруженном в воду валежнике. Каракулинский р-н, окрестности с. Ныргында, берег озера, валежник, 18.08.1973, Н.В. Ложкина.



### **Plagiotheciaceae M. Fleisch.**

180. *Herzogiella turfacea* (Lindb.) Z. Iwats. – Герцогииелла торфяная. S-. ГГФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Б. ОР: 8; Sc. С, Мг. В прибрежно-водных местообитаниях в основании стволов деревьев. Завьяловский р-н, г. Ижевск, берег Ижевского пруда, основание ствола ивы, 31.07.2000, А.Н. Пузырев; пос. Воложка, берег Ижевского пруда, на валежнике, 24.08.2012.

181. *Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Z. Iwats. – Плагиотециум вогнутолистный. S-, V±. МФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Неяс. R: 8, 10, 20, 22; Ab. Ps, Мг. На гнилой древесине и в основании стволов деревьев, реже почве, в переувлажненных лесах и в прибрежно-водных местообитаниях.

182. *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Schimp. – Плагиотециум мелкопильчатый. S±, V±. МФ, СцФ, НФ. БП, Б. Com: 1-5, 8, 10-16, 19-22, 24, 25; Ab. С, Ms. Лесной вид. Встречается в лесах с преобладанием хвойных пород, поселяется в основании стволов хвойных пород деревьев, реже на гнилой древесине.

183. *Plagiothecium rossicum* Ignatov & Ignatova. – Плагиотециум русский. S±. МФ, СцФ, НФ. ЦП, Б. Com: 1-25; Ab. С, Ms. Встречается в лесных, реже болотных, местообитаниях. Поселяется в основании стволов хвойных пород деревьев, на гнилой древесине.

### **Climaciaceae Kindb.**

184. *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr – Климациум древовидный (цв. вкл., фото. 21). S-. МГГФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Б. Com: 1-25; Ab. Ps, De. Встречается в хвойных и хвойно-мелколиственных, часто переувлажненных, лесах, прибрежно-водных местообитаниях, на болотах различных типов, пойменных лугах. Поселяется преимущественно на почве, реже – на гнилой древесине и основаниях стволов деревьев.

### **Myriniaceae Schimp.**

185. *Myrinia pulvinata* (Wahlenb.) Schimp. – Мюриния подушковидная. S±. МГГФ, СцФ, АцНФ. АзСа, Б. R: 1, 4, 8, 11, 20, 25; Sc. L, We. В основании стволов лиственных пород деревьев, реже на

почве, в переувлажненных местообитаниях – по берегам водоемов, заболоченных лесах, пойменных лугах.

### **Amblystegiaceae G. Roth**

186. *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce – Кратоневрон папоротниковидный (цв. вкл., фото. 22). S±. ГгФ, ГСцФ, НФ. МЗ, Неяс. Сом: 1, 2, 4, 5, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 17-22, 24; Ab. Ps, We. Встречается в прибрежно-водных местообитаниях, заболоченных лесах, на низинных болотах, пойменных лугах. Поселяется на почве, реже – в основаниях стволов деревьев, на гнилой древесине и строительном материале.

187. *Palustriella commutata* (Hedw.) Ochyra – Палюстриелла изменчивая. S-. ГдФ, ГСцФ, БФ. ЦП, Неяс. Ос: 1, 4, 8, 11, 17, 21, 22, 25; Ab. L, Tf. На почве, часто сильно карбонатной, в прибрежно-водных, болотных и переувлажненных лесных местообитаниях.

188. *Palustriella decipiens* (De Not.) Ochyra – Палюстриелла обманчивая. S±. ГгФ, ГСцФ, БФ. ЦП, Неяс. Ос: 1, 2, 5, 8, 11, 17, 21, 22; Sc. L, Tf. На почве по берегам водоемов, реже на низинных болотах и пойменных лугах.

189. *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. – Амблистегийум ползучий. S+. МФ, ГСцФ, индифферентный. МЗ, ГБ. Сом: 1-25; Ab. С, Mr. Экологически активный вид. Встречается в лесах, на болотах, лугах, в прибрежно-водных и нарушенных местообитаниях. Поселяется на почве, гнилой древесине, строительных материалах, основаниях стволов деревьев.

190. *Campyliadelphus chrysophyllus* (Brid.) R.S. Chopra – Кампиладельфус золотистолистный. S-. МКсФ, ГлФ, БФ. МЗ, Б. R: 5, 8, 17, 19, 24; Sc. Ps, We. На гнилой древесине и почве в переувлажненных хвойно-мелколиственных лесах, на переходных болотах.

191. *Campylium protensum* (Brid.) Kindb. (*Campylium stellatum* var. *protensum* (Hedw.) С.Е.О. Jensen) – S-. МКсФ, ГлФ, БФ. МЗ, Б. R: 3, 8, 12, 17; Ab. Ps, We. На гнилой древесине, реже сильно гумусированной почве, в переувлажненных хвойно-мелколиственных лесах и на переходных болотах.

192. *Campylium stellatum* (Hedw.) Lange & С.Е.О. Jensen – Кампилиум звездчатый (цв. вкл., фото. 23). S±. ГГФ, ГСцФ, АцНФ. МЗ, Б. Fq: 1, 3, 5, 6, 8, 9, 12, 15, 17, 19, 20, 24, 25; Ab. Ps, We. Вид встречается на болотах или в переувлажненных местообитаниях (по берегам рек и ручьев, на пойменных лугах, влажных лесах). Поселяется на почве, где образует очень красивые, чистые дерновинки.

193. *Campylophyllopsis sommerfeltii* (Myrin) Ochуга (*Campylidium sommerfeltii* (Myrin) Ochуга) – Кампилофиллопсис Сомерфельта. S±. МФ, СцФ, НФ. ЦП, ГБ. Fq: 1-5, 8, 9, 11-14, 17, 20-22, 24, 25; Sc. С, Мг. Вид встречается на переходных или верховых болотах, в хвойно-мелколиственных лесах, реже на пойменных лугах. Поселяется на почве, иногда – на гнилой древесине, в основании стволов деревьев.

194. *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. – Дрепанокладус крючковидный. S±. ГГФ, ИндОс, ИндК. МЗ, Неяс. Com: 1-25; Ab. Ps, We. Встречается в лесах, на болотах, лугах, в прибрежно-водных и нарушенных местообитаниях. Поселяется на почве, гнилой древесине, строительных материалах, основаниях стволов деревьев.

195. *Drepanocladus polygamus* (Schimp.) Hedenäs – Дрепанокладус многодомный. S±. МГГФ, ГСцФ, АцНФ. БП, Б. Fq: 1, 3, 5, 8, 10, 11, 13, 18, 20, 22; Ab. Ps, We. Вид встречается в хвойно-мелколиственных лесах, на переходных или верховых болотах, реже на пойменных лугах. Поселяется на почве, гнилой древесине, в основании стволов деревьев.

196. *Drepanocladus sendtnerii* (Schimp. ex H. Müll.) Warnst. – Дрепанокладус Зендтнера. S-. ГГФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Неяс. Fq: 1, 2, 7-11, 14, 17, 18, 21, 24, 25; Sc. Ps, We. Вид связан с переувлажненными местообитаниями – низинными и ключевыми болотами, берегами рек и ручьев, пойменными лугами. Поселяется на почве, реже на гнилой древесине.

197. *Hygroamblystegium humile* (P. Beauv.) Vanderp., Goffinet & Hedenäs – Гигроамблистегийум низкий. S±. ГГФ, ГСцФ, ИндК. МЗ, Н. Com: 1, 2, 4-6, 8-12, 14-17, 20-22, 24; Ab. С, We. Встречается

в прибрежно-водных местообитаниях, на низинных болотах, пойменных лугах. Поселяется на почве, гнилой древесине, реже – в основаниях стволов деревьев и на строительном материале.

198. *Hygroamblystegium tenax* (Hedw.) Jenn. – Гигроамблистегиум прочный. S-. ГГФ, ГСЦФ, ИндК. МЗ, Н. ОР: 21; Sc. С, We. Водный мох, поселяющийся на почве в быстрых и холодных ручьях. Увинский р-н, окрестности д. Эрестем, родник «Викурдан», почва в воде, 09.08.2006 (Капитонова и др., 2015).

199. *Hygroamblystegium varium* (Hedw.) Mönk. – Гигроамблистегиум разнообразный. S±. МГГФ, СЦФ, ИндК. МЗ, ГБ. Fq: 1, 3, 8-11, 14, 16, 17, 20; Sc. С, We. Вид встречается в лесах различных типов, на переходных или верховых болотах, реже на лугах. Поселяется на почве, гнилой древесине, в основании стволов деревьев.

200. *Hygrohypnum luridum* (Hedw.) Jenn. – Гигрогипнум грязно-желтый. S-. ГГФ, ГСЦФ, АцНФ. ЦП, Б. ОР: 8; Sc. С, Ms. На почве и других субстратах в прибрежно-водных местообитаниях. В Удмуртии известен из одного местонахождения: Завьяловский р-н, г. Ижевск, окрестности детского лагеря «Волна», берег Ижевского пруда, камень, 31.07.2000, А.Н. Пузырев.

201. *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. – Лептодикциум береговой. S±. ГдФ, ГСЦФ, ИндК. МЗ, Б. Fq: 1, 3-5, 8, 10-14, 16-19, 21, 22, 24; Ab. Ps, Mr. Встречается в прибрежно-водных местообитаниях, в мочажинах в заболоченных лесах, на низинных болотах, пойменных лугах. Поселяется на почве, гнилой древесине, реже – в основаниях стволов деревьев и на строительном материале.

202. *Pseudoamblystegium subtile* (Hedw.) Vanderp. & Hedenas (*Serpoleskea subtilis* (Hedw.) Loeske) – Псевдоамблистегиум тонкий. S- МФ, СЦФ, НФ. ЦП, Н. Com: 1-25; Sc. Ps, Ms. На стволах листовенных пород деревьев, гнилой древесине в смешанных или листовенных лесах.

203. *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske – Томентипнум блестящий (цв. вкл., фото. 24). S-. ГГФ, ГлФ, АцНФ. ЦП, Б. Oc: 1, 3, 5, 6, 8, 17, 19, 24; Sc. Ps, We. На почве в минеротрофных болотах.

## **Calliergonaceae Vanderp., Hedenas, C.J. Cox & A.J. Shaw**

204. *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. – Каллиергон сердцевиднолистный (цв. вкл., фото. 25). S±. ГрФ, ГСцФ, АцНФ. БП, Б. Com: 1, 2, 4-10, 13, 15-18, 20-22, 24, 25; Ab. Ps, We. Встречается в заболоченных лесах, низинных и переходных болотах, в прибрежно-водных местообитаниях. Поселяется на почве, в основании стволов деревьев, на гнилой древесине, погруженных в воду.

205. *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb. – Каллиергон гигантский. S±. ГдФ, ГСцФ, АцФ. ЦП, Б. Com: 1-3, 5, 8-10, 12, 15-17, 19-22, 24, 25; Ab. Ps, We. Встречается в заболоченных лесах, низинных и переходных болотах, в прибрежно-водных местообитаниях. Поселяется на почве, реже в основании стволов деревьев.

206. *Calliergon richardsonii* (Mitt.) Kindb. – Каллиергон Ричардсона. S-. ГрФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Арк. OR: 7; Ab. Ps, We. На почве в переувлажненных местообитаниях. Известен по единственной находке: Дебесский р-н, окрестности с. Дебесы, заболоченный еловый лес, задернованная почва, 10.07.1962, Н.В. Ложкина.

207. *Sarmentypnum exannulatum* (Schimp.) Hedenas (*Warnstorfia exannulata* (Bruch et al.) Loeske) – Сарментипнум бесколечковый. S-. ГдФ, ГСцФ, АцФ. МЗ, Б. Oc: 1, 5, 8, 11, 12, 24, 25; Ab. Ps, We. На почве и погруженной в воду гнилой древесине (реже) в прибрежно-водных и заболоченных лесных местообитаниях.

208. *Straminergon stramineum* (Dicks. ex Brid.) Hedenäs – Страминергон соломенно-желтый. S-. ГрФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 5, 20, 21, 25; Sc. L, We. На почве в переувлажненных местообитаниях – по берегам водоемов, на переходных болотах и заболоченных лесах. Ярский р-н, окрестности ст. Перелом, переходное болото, почва, 14.07.1968, Н.В. Ложкина; Увинский р-н, окрестности д. Эрестем, памятник природы «Урочище “Эрестемское”», заболоченный берег озера, почва, 12.05.2016; Глазовский р-н, окрестности д. Чажай, государственный охотничий заказник «Северный», заболоченный смешанный лес на берегу р. Белая, почва, 28.07.2016;

Сюмсинский р-н, 20 км северо-западнее д. Гура, памятник природы «Патранские болота», переходное болото, почва, 18.07.2017.

209. *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske – Варнсторфия плавающая. S±. ГГФ, ГСЦФ, АцФ. БП, Б. Fq: 1, 3, 4, 6, 8-16, 18, 20, 22, 24, 25; Ab. Ps, We. Вид встречается в переувлажненных местообитаниях: по берегам рек и ручьев, на пойменных лугах, в мочажинах болот. Поселяется на почве, реже на гнилой древесине или в основании стволов деревьев.

### **Scorpidiaceae Ignatov & Ignatova**

210. *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs – Гаматокаулис глянцевитый. S-. ГГФ, ГСЦФ, АцНФ. МЗ, ГБ. R: 2, 12, 15, 18; Ab. Ps, We. На почве на пойменных лугах, переходных болотах и заболоченных лесах.

211. *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske – Саниония крючкова-тая. S±. МФ, СцФ, АцНФ. МЗ, Неяс. Com: 1-25; Ab. С, Мг. Встречается в лесах, переходных и верховых болотах, селитебной зоне населенных пунктов. Поселяется на стволах лиственных пород деревьев, гнилой древесине, реже – на почве и строительных материалах.

212. \**Scorpidium revolvens* (Sw. ex anon.) Rubers (*Limprichtia revolvens* (Sw. ex anon.) Loeske) – Скорпидиум отвернутый. S-. ГГФ, ГСЦФ, АцНФ. ЦП, Б. OR: 1; Ab. Ps, We. На почве в болотных местообитаниях. Известен только из одного местонахождения. Алнашский р-н, 3 км северо-восточнее д. Байтеряково, 3 км северо-западнее д. Н. Асаново, низинное болото, почва, 04.08.2005.

### **Leskeaceae Schimp.**

213. *Leskea polycarpa* Hedw. – Лескея многоплодная. S±. МФ, СцФ, НФ. ЦП, Н. Com: 1, 3-6, 8, 11-18, 20, 24; Ab. С, Мг. Встречается в лесах, на болотах, лугах, в селитебной зоне населенных пунктов. Поселяется на стволах лиственных пород деревьев, основаниях стволов, реже – на гнилой древесине и строительных материалах.

### **Pseudoleskeellaceae Ignatov & Ignatova.**

214. *Pseudoleskeella nervosa* (Brid.) Nyholm – Псевдолескеелла жилковатая. S±, V±. МФ, ГСЦФ, НФ. ЦП, Н. Com: 1, 4, 5, 8-11, 15,

16, 20, 22, 24; Ab. С, Мг. Облигатный эпифит, на стволах лиственных пород деревьев, реже в основании стволов или на гнилой древесине (свежий валежник), в населенных пунктах может поселяться на каменистоподобных субстратах. Встречается в лиственных и хвойно-мелколиственных лесах, на болотах, лугах, в селитебной зоне населенных пунктов.

### **Thuidiaceae Schimp.**

215. *Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch. – Абиетинелла пихтовидная (цв. вкл., фото. 26). S-. КМФ, ГлФ, НФ. ЦП, ГБ. Fq: 1-25; Ab. Ps, We. Встречается на сухих, хорошо прогреваемых опушках лесов, суходольных лугах. Поселяется на почве, реже – на гнилой древесине и основаниях стволов деревьев.

216. *Helodium blandowii* (F. Weber & D. Mohr) Warnst. – Гелодиум Бландова. S-. ГГФ, ГлФ, АцФ. ЦП, Б. Ос: 1, 5, 6, 8, 10, 15, 17, 19, 20, 24; Ab. Ps, We. На почве в минеротрофных болотах, реже в заболоченных лиственных лесах (ольшаники и ивняки).

217. *Thuidium assimile* (Mitt.) A. Jaeger (*Thuidium philibertii* Limpr.) – Туидиум сходный. S-. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, ГБ. R: 3, 8, 20, 21, 24, 25; Ab. Ps, We. На задернованной почве обычно среди сосудистых травянистых растений на опушках заболоченных хвойных лесов, по берегам лесных водоемов, на пойменных лугах.

218. *Thuidium delicatulum* (Hedw.) Schimp. – Туидиум нежный. S-. МФ, ГСцФ, НФ. БП, Н. Ос: 1, 8, 15, 16, 19, 21, 22; Ab. Ps, We. На почве по берегам водоемов, в заболоченных лесах различных типов.

219. *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb. – Туидиум признанный. S-. МГГФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Неяс. Com: 1, 2, 3, 5-14, 16, 17, 19-22, 24, 25; Ab. Ps, We. Встречается на переходных и верховых болотах, опушках заболоченных лесов, пойменных лугах. Поселяется на почве, реже – на гнилой древесине.

### **Brachytheciaceae Schimp.**

220. *Eurhynchium angustirete* (Broth.) T.J. Кор. – Эвринхиум узкоклеточный. S-. МФ, СцФ, НФ. ЦП, Н. OR: 3, 20; Un. Ps, Мг. На нарушенной почве и гнилой древесине в прибрежно-водных место-

обитаниях. Сюмсинский р-н, 6 км юго-западнее п. Кильмезь, обрывистый берег р. Кильмезь, обнаженная почва, 16.05.2004; Вавожский р-н, окрестности с. Вавож, берег р. Вала, залесенный овраг с ручьем, гнилая древесина, 17.06.2016.

221. *Rhynchosygium riparioides* (Hedw.) Cardot – Ринхостегиум береговидный. S-. ГдФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. ОР: 8, 21; Ab. Ps, Mr. В воде быстрых холодных речек, выходах родников на почве и камнях. Увинский р-н, окрестности д. Эрестем, родник «Викурдан», почва в воде, 09.08.2006 (Капитонова и др., 2015); Завьяловский р-н, г. Ижевск, родник на р. Карлутка, выход родника, камни в воде, 13.08.2021, Н.В. Холмогорова.

222. *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout – Циррифиллум волосконосный (цв. вкл., фото. 27). S-. МФ, СцФ, НФ. ЦП, ГБ. Ос: 1, 8, 11, 12, 16, 19, 20, 22, 24; Sc. L, Mr. На почве и гнилой древесине в лесах различных типов, реже в прибрежно-водных и болотных местообитаниях.

223. *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske – Оксиринхиум зияющий. S±. МФ, ИндОс, ИндК. ЦП, Н. Fq: 1-25; Sc. Ps, Mr. Вид встречается в различных фитоценозах, где поселяется на нарушенной, часто уплотненной почве: обочины просек, тропинок, пастбища, края оврагов, берега рек и ручьев.

224. *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen – Брахитециаструм бархатный. S±. МФ, ГСцФ, ИндК. ЦП, Неяс. Com: 1, 4-16, 18-22, 24, 25; Ab. Ps, Mr. На стволах лиственных пород деревьев, гнилой древесине, реже на камнях, в хвойно-мелколиственных и лиственных лесах, прибрежно-водных местообитаниях, селитебной зоне населенных пунктов.

225. *Brachythecium albicans* (Hedw.) Schimp. – Брахитециум беловатый. S±. МКсФ, ГСцФ, ИндК. ЦП, Б. Com: 1-25; Ab. Ps, Mr. Встречается на суходольных лугах, опушках лесов, в прибрежно-водных местообитаниях, агрофитоценозах, селитебной зоне населенных пунктов. Поселяется на почве, гнилой древесине, основаниях стволов деревьев.



226. *Brachythecium campestre* (Müll. Hal.) Schimp. – Брахитециум полевой. S±. МКсФ, ГлФ, ИндК. МЗ, Н. Com: 1, 2, 5, 6, 8, 9, 11, 14, 16, 22, 24, 25; Ab. Ps, Mr. Встречается на лугах различных типов, опушках лесов, в прибрежно-водных местообитаниях, агрофитоценозах, селитебной зоне населенных пунктов. Поселяется на почве, гнилой древесине, основаниях стволов деревьев.

227. *Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Schimp. – Брахитециум Мильде. S±. МГГФ, СцФ, ИндК. ЦП, Б. Com: 1-25; Ab. Ps, Mr. Встречается на пойменных лугах, в заболоченных лесах, низинных болотах, прибрежно-водных местообитаниях, селитебной зоне населенных пунктов. Поселяется на почве, гнилой древесине, основаниях стволов деревьев.

228. *Brachythecium rivulare* Schimp. – Брахитециум ручейный. S±. ГгФ, СцФ, ИндК. МЗ, ГБ. Com: 1, 2, 4-6, 8, 10-12, 14-16, 18-22, 24, 25; Ab. Ps, Mr. Встречается на пойменных лугах, низинных болотах, в прибрежно-водных местообитаниях, заболоченных лесах. Поселяется на почве, гнилой древесине, основаниях стволов деревьев.

229. *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp. – Брахитециум кочерга. S+. ГгФ, СцФ, ИндК. БП, ГБ. R: 1, 8, 12; Ab. C, Mr. На почве и гнилой древесине в прибрежно-водных местообитаниях, хвойно-мелколиственных лесах, в селитебной зоне населенных пунктов.

230. *Brachythecium salebrosum* (Hoffm. ex F. Weber & D. Mohr) Schimp. – Брахитециум неровный. S±. МФ, ИндОс, ИндК. МЗ, ГБ. Com: 1-25; Ab. C, Mr. Встречается на суходольных лугах, опушках лесов, низинных болотах, в прибрежно-водных местообитаниях, агрофитоценозах, селитебной зоне населенных пунктов. Поселяется на почве, гнилой древесине, основаниях стволов деревьев, строительных материалах.

231. *Eurhynchiastrum pulchellum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen – Эвринхиаструм красивенький. S±. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Неяс. Com: 1-25; Ab. Ps, Mr. Встречается в лесах, прибрежно-водных местообитаниях, агрофитоценозах, селитебной зоне населенных пунктов.

Поселяется преимущественно на почве, реже на гнилой древесине и основаниях стволов деревьев.

232. *Sciuro-hypnum curtum* (Lindb.) Ignatov – Сциурогипнум короткий. S±. МФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, ГБ. Com: 1, 3-17, 19-22, 24, 25; Ab. Ps, We. Встречается преимущественно в прибрежно-водных местообитаниях, как в естественных условиях, так и в селитебной зоне населенных пунктов. Поселяется на почве, гнилой древесине, основаниях стволов деревьев, стойтельных материалах (бетон, кирпичи).

233. *Sciuro-hypnum populeum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen – Сциурогипнум тополевый. S±. МФ, СцФ, ИндК. ЦП, ГБ. Com: 2, 4-6, 8-14, 20-22, 24; Ab. Ps, Mr. В основании стволов лиственных пород деревьев, на гнилой древесине в различных местообитаниях, как естественных, так и антропогенно нарушенных.

234. *Sciuro-hypnum reflexum* (Starke) Ignatov & Huttunen – Сциурогипнум отогнутый. S±. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, ГБ. Fq: 1, 4, 6, 8, 9, 11, 14, 16, 18-22, 24; Ab. С, Mr. Встречается в лиственных и хвойно-мелколиственных лесах, прибрежно-водных местообитаниях, селитебной зоне населенных пунктов. Поселяется на почве, гнилой древесине, основаниях стволов деревьев.

235. *Sciuro-hypnum starkei* (Brid.) Ignatov & Huttunen – Сциурогипнум Штарке. S-. МФ, ГСцФ, АцНФ. ЦП, Б. Sp: 1, 2, 5, 7, 8, 11, 21-24; Sc. С, Mr. На гнилой древесине и почве в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, реже по берегам лесных водоемов.

### **Нупнаеае Schimp.**

236. *Hypnum cupressiforme* Hedw. – Гипнум кипарисовидный. S-. МФ, ГСцФ, ИндК. ЦП, Неяс. Ос: 1, 2, 5, 7, 8, 11, 12, 17, 20, 25; Ab. Ps, Ms. На почве, гнилой древесине и основаниях стволов деревьев в переувлажненных лесах, по берегам водоемов и на переходных болотах.

### **Callicladiaceae Jan Kučera & Ignatov**

237. *Callicladium haldanianum* (Grev.) H.A. Crum – Калликладиум Хольдейна. S±. МФ, СцФ, АцНФ. ЦП, ГБ. Fq: 1-25; Ab. С, Mr. Встречается в различных типах местообитаний – в лесных фитоце-

нозах, на лугах, болотах. Поселяется часто на стволах или в основании стволов лиственных пород деревьев, реже на гнилой древесине.

### **Pylaisiadelphaceae Goffinet & W.R. Buck**

238. *Platygyrium repens* (Brid.) Schimp. – Платигириум ползучий. S±, V±. КсФ, ГСцФ, ИндК. ЦП, Н. Ос: 1, 4-6, 8, 11, 13, 14, 18, 22; Ab. С, Ms. Эпифитный и эпиксильный вид. Встречается в лесах различных типов, на переходных болотах и лугах, обычен в населенных пунктах.

### **Jocheniaceae Jan Kučera & Ignatov**

239. *Jochenia pallescens* (Hedw.) Hedenas, Schlesak & D. Quandt (*Stereodon pallescens* (Hedw.) Mitt.) – Иохения бледноватая. S±. МКсФ, ГСцФ, ИндК. ЦП, ГБ. Com: 1, 3-6, 8-11, 13-16, 19-22, 24; Ab. С, Mr. Встречается в лесах, на болотах, в селитебной зоне населенных пунктов. Поселяется на стволах лиственных пород деревьев, основаниях стволов, реже – на гнилой древесине и почве.

### **Stereodontaceae Hedenas, Schlesak & D. Quandt**

240. *Stereodon pratensis* (W.D.J. Koch ex Spruce) Warnst. (*Breidleria pratensis* (W.D.J. Koch ex Spruce) Loeske) – Стереодон луговой. S±. ГГФ, СцФ, АцНФ. ЦП, ГБ. Com: 1, 2, 4-10, 15-20, 24; Ab. Ps, Ms. Встречается на пойменных лугах, опушках лесов, болотах, в прибрежно-водных местообитаниях, селитебной зоне населенных пунктов. Поселяется на почве, гнилой древесине, основаниях стволов деревьев.

### **Pylaisiaceae Schimp.**

241. *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske – Каллиергонелла заостренная. S-. ГГФ, ГСцФ, ИндК. МЗ, ГБ. Com: 1-6, 8-19, 21, 22, 24; Ab. Ps, We. Встречается на пойменных лугах, в заболоченных лесах, болотах, прибрежно-водных местообитаниях. Поселяется на почве, реже – на гнилой древесине, основаниях стволов деревьев.

242. *Calliergonella lindbergii* (Mitt.) Hedenäs – Каллиергонелла Линдбери. S-. ГГФ, ГСцФ, ИндК. ЦП, Б. Com: 1-25; Ab. Ps, Ms. На задернованной почве, часто среди травянистых растений, реже на

гнилой древесине, на пойменных лугах, опушках заболоченных еловых лесов, по берегам водоемов.

243. *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. – Птилиум гребенчатый (цв. вкл., фото. 28). S-. МФ, ГСцФ, АцФ. ЦП, Б. Fq: 1, 4-9, 11-16, 19-22; Ab. Ps, We. Лесной вид. Связан с еловыми, елово-пихтовыми или елово-мелколиственными лесами. Поселяется на почве, реже в основании стволов деревьев, на гнилой древесине. Образуется крупные чистые дерновинки.

244. *Pyralisia polyantha* (Hedw.) Schimp. – Пилезия многоцветковая. S±. МКсФ, ИндОс, ИндК. ЦП, ГБ. Com: 1-25; Ab. С, Mr. Облигатный эпифит (на лиственных породах деревьев), реже поселяется на свежем валежнике. Встречается в лесах, на болотах, лугах, в селитебной зоне населенных пунктов.

### **Hylocomiaceae M. Fleisch.**

245. *Hylocomiadelphus triquetrus* (Hedw.) Ochyra & Stebel (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.) – Гилокомиадельфус трехгранный. S-. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. Com: 1-25; Ab. Ps, We. Встречается в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, на верховых и переходных болотах. Поселяется на почве, гнилой древесине, реже – на основаниях стволов деревьев.

246. *Hylocomiastrum umbratum* (Hedw.) M. Fleisch. – Гилокомиаструм теневой. S-. МФ, СцФ, АцНФ. МЗ, Б. OR: 12; Un. Ps, We. Лесной эпигейный вид. Известен из единственного местонахождения. Кезский р-н, окрестности с. Кулига, смешанный лес, почва, 24.06.1966, Н.В. Ложкина.

247. *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. – Гилокомиум блестящий (цв. вкл., фото. 29). S-. МФ, СцФ, АцНФ. МЗ, Б. Com: 1-25; Ab. Ps, We. Встречается в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, на верховых и переходных болотах. Поселяется на почве, гнилой древесине, реже – на основаниях стволов деревьев.

248. *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. – Плеврозиум Шребера. S-. МФ, ИндОс, АцФ. МЗ, Б. Com: 1-25; Ab. Ps, We. Встречается в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах, на верхов-

вых и переходных болотах. Поселяется на почве, гнилой древесине, реже – на основаниях стволов деревьев.

249. *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. – Ритидиадельф растопыренный (цв. вкл., фото. 30). S-. МФ, ГСцФ, НФ. ЦП, Б. R: 1, 5, 12, 19, 22; Ab. Ps, We. На почве в старовозрастных еловых или елово-мелколиственных лесах, на их опушках, по берегам лесных водоемов, реже на верховых болотах (тогда на валежнике).

250. *Rhytidiadelphus subpinnatum* (Lindb.) T.J. Кор. (*Rhytidiastrum subpinnatum* (Lindb.) Ignatov & Ignatova). – Ритидиадельфус слабоперистый. S±. МФ, СцФ, АцНФ. ЦП, Б. R: 5, 8, 16, 22, 24; Ab. Ps, We. На почве в еловых и елово-мелколиственных лесах, реже по берегам водоемов.

### **Leucodontaceae Schimp.**

251. \**Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr. – Левкодон белличий. S-. МКсФ, ГСцФ, БФ. ЦП, Н. OR: 8, 17, 20; Un. L, Mг. Вид связан с широколиственными породами деревьев и старовозрастными лиственными лесами. Облигатный эпифит. Завьяловский р-н, г. Ижевск, берег Ижевского пруда, смешанный лес, гнилая древесина, 31.07.2000, А.Н. Пузырев; окрестности д. Рычино, национальный парк «Нечкинский», смешанный старовозрастной лес, на стволе липы, 12.08.2007; Сюзьинский р-н, 7,5 км юго-западнее п. Кильмезь, пойменный луг, ствол дуба, 15.05.2004; Можгинский р-н, окрестности д. Верх. Юри, смешанный лес, ствол дуба, 23.07.2006.

### **Neckeraceae Schimp.**

252. *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Brid. – Гомалия трихомановидная. S±. МФ, СцФ, БФ. ЦП, Н. Sp: 5, 6, 8, 9, 12, 14, 19, 20, 24, 25; Ab. Ps, Fa. Облигатный эпифит на осине, реже других породах (липа, береза), иногда на свежем валежнике. Обычно в старовозрастных мелколиственных и хвойно-мелколиственных лесах, реже в переходных и верховых болотах (тогда преимущественно на берегах), около лесных водоемов.

253. *Neckera pennata* Hedw. – Неккера перистая. S±. МКсФ, СцФ, БФ. МЗ, ГБ. Fq: 3, 8-15, 19-21, 24; Ab. L, Fa. Облигатный эпи-

фит. Встречается в старовозрастных лиственных лесах, лесопарках, где поселяется на стволах лиственных пород деревьев (чаще на осине, липе, реже на березе, тополе, иве). Образует чистые дерновинки, почти всегда со спорогонами.

#### **Anomodontaceae Kindb.**

254. \**Anomodon longifolius* (Schleich. ex Brid.) Hartm. – **Аномодон длиннолистный.** S-. МГГФ, ГСЦФ, БФ. ЦП, Н. R: 3, 4, 6, 21, 22, 24; Sc. Ps, We. На почве и гнилой древесине на переходных болотах, в заболоченных хвойно-мелколиственных лесах, по берегам водоемов. Граховский р-н, окрестности п. Заречный, левый берег р. Умяк, ельник травяной, основание ствола ели, 07.06.1967, Н.В. Ложкина; Якшур-Бодьинский р-н, 6 км юго-западнее ст. Угловая, переходное болото, гнилая древесина, 06.10.2001; Воткинский р-н, окрестности п. Новый, национальный парк «Нечкинский», переходное болото под ЛЭП, почва, 08.06.2015; Шарканский р-н, окрестности д. Удм. Альцы, природный парк «Шаркан», берег лесного ручья, почва, 07.09.2015; Увинский р-н, окрестности д. Удугучин, государственный охотничий заказник «Потерянный ключ», переходное болото, почва, 13.06.2016; Вавожский р-н, Башмурские торфяники, торфянистые карты, почва, 16.06.2016.

255. *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Taylor – Аномодон плетевидный. S-. МКсФ, ГСЦФ, БФ. ЦП, Н. OR: ?; Sc. Ps, We. Для территории Удмуртии указывался в основании стволов лиственных пород деревьев А.Д. Фокиным (цит. по: Ложкина, 1970). Гербарный образец и точная информация с гербарной этикетки (географический пункт) утеряны.

## Глава 5

### Таксономическая структура бриофлоры Удмуртской Республики

В настоящее время в бриофлоре Удмуртской Республики насчитывается 255 видов и 4 разновидности из 129 родов и 64 семейств, объединенных в 3 отдела (*Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta*, *Bryophyta*) и 7 классов (*Anthocerotopsida*, *Marchantiopsida*, *Jungermanniopsida*, *Sphagnopsida*, *Polytrichopsida*, *Tetraphidopsida*, *Bryopsida*) (табл. 2).

Таблица 2

### Таксономический состав бриофлоры Удмуртской Республики

| Семейство                             | Число |       | Род (число видов)                                                                                  |
|---------------------------------------|-------|-------|----------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                       | родов | видов |                                                                                                    |
| <b>Отдел <i>Anthocerotophyta</i></b>  |       |       |                                                                                                    |
| <b>Класс <i>Anthocerotopsida</i></b>  |       |       |                                                                                                    |
| <i>Anthocerotaceae</i>                | 1     | 1     | <i>Anthoceros</i> (1)                                                                              |
| <i>Notothyladaceae</i>                | 1     | 1     | <i>Phaeoceros</i> (1)                                                                              |
| <b>Отдел <i>Marchantiophyta</i></b>   |       |       |                                                                                                    |
| <b>Класс <i>Jungermanniopsida</i></b> |       |       |                                                                                                    |
| <i>Adelanthaceae</i>                  | 1     | 1     | <i>Szyziella</i> (1)                                                                               |
| <i>Anastrophyllaceae</i>              | 4     | 5     | <i>Barbilophozia</i> (1), <i>Crossocalyx</i> (1), <i>Gymnocolea</i> (1), <i>Neoorthocaulis</i> (2) |
| <i>Cephaloziaceae</i>                 | 1     | 5     | <i>Cephalozia</i> (1), <i>Fuscocephalozia</i> (4)                                                  |
| <i>Cephaloziellaceae</i>              | 1     | 1     | <i>Cephaloziella</i> (1)                                                                           |
| <i>Lophoziaceae</i>                   | 4     | 7     | <i>Lophozia</i> (3), <i>Lophozia</i> (2), <i>Trilophozia</i> (1), <i>Tritomaria</i> (1)            |
| <i>Scapaniaceae</i>                   | 2     | 4     | <i>Scapania</i> (3), <i>Schistochilopsis</i> (1)                                                   |
| <i>Calypogeiaceae</i>                 | 1     | 3     | <i>Calypogeia</i> (3)                                                                              |
| <i>Blepharostomataceae</i>            | 1     | 1     | <i>Blepharostoma</i> (1)                                                                           |
| <i>Lepidoziaceae</i>                  | 1     | 1     | <i>Lepidozia</i> (1)                                                                               |
| <i>Lophocoleaceae</i>                 | 2     | 5     | <i>Chiloscyphus</i> (2), <i>Lophocolea</i> (3)                                                     |

| Семейство                    | Число      |            | Род (число видов)                                                                                                       |
|------------------------------|------------|------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                              | ро-<br>дов | ви-<br>дов |                                                                                                                         |
| Plagiochilaceae              | 1          | 1          | <i>Plagiochila</i> (1)                                                                                                  |
| Frullaniaceae                | 1          | 1          | <i>Frullania</i> (1)                                                                                                    |
| Radulaceae                   | 1          | 1          | <i>Radula</i> (1)                                                                                                       |
| Ptilidiaceae                 | 1          | 2          | <i>Ptilidium</i> (2)                                                                                                    |
| Aneuraceae                   | 2          | 3          | <i>Aneura</i> (1), <i>Riccardia</i> (2)                                                                                 |
| Pelliaceae                   | 2          | 3          | <i>Apopellia</i> (1), <i>Pellia</i> (2)                                                                                 |
| <b>Класс Marchantiopsida</b> |            |            |                                                                                                                         |
| Blasiaceae                   | 1          | 1          | <i>Blasia</i> (1)                                                                                                       |
| Conocephalaceae              | 1          | 1          | <i>Conocephalum</i> (1)                                                                                                 |
| Marchantiaceae               | 1          | 2          | <i>Marchantia</i> (2)                                                                                                   |
| Ricciaceae                   | 2          | 6          | <i>Riccia</i> (5), <i>Ricciocarpus</i> (1)                                                                              |
| <b>Отдел Bryophyta</b>       |            |            |                                                                                                                         |
| <b>Класс Sphagnopsida</b>    |            |            |                                                                                                                         |
| Sphagnaceae                  | 1          | 22         | <i>Sphagnum</i> (22)                                                                                                    |
| <b>Класс Tetraphidopsida</b> |            |            |                                                                                                                         |
| Tetraphidaceae               | 1          | 1          | <i>Tetraphis</i> (1)                                                                                                    |
| <b>Класс Polytrichopsida</b> |            |            |                                                                                                                         |
| Polytrichaceae               | 3          | 9          | <i>Atrichum</i> (3), <i>Pogonatum</i> (1),<br><i>Polytrichum</i> (5)                                                    |
| <b>Класс Bryopsida</b>       |            |            |                                                                                                                         |
| Buxbaumiaceae                | 1          | 1          | <i>Buxbaumia</i> (1)                                                                                                    |
| Timmiaceae                   | 1          | 1          | <i>Timmia</i> (1)                                                                                                       |
| Funariaceae                  | 2          | 2          | <i>Funaria</i> (1), <i>Physcomitrium</i> (1)                                                                            |
| Distichiaceae                | 1          | 1          | <i>Distichium</i> (1)                                                                                                   |
| Dicranellaceae               | 1          | 7          | <i>Dicranella</i> (7)                                                                                                   |
| Fissidentaceae               | 1          | 4          | <i>Fissidens</i> (4)                                                                                                    |
| Dicranaceae                  | 1          | 11         | <i>Dicranum</i> (11)                                                                                                    |
| Rhabdoweisiaceae             | 1          | 2          | <i>Oncophorus</i> (2)                                                                                                   |
| Bruchiaceae                  | 1          | 1          | <i>Trematodon</i> (1)                                                                                                   |
| Ditrichaceae                 | 3          | 4          | <i>Ceratodon</i> (1), <i>Ditrichum</i> (2),<br><i>Trichodon</i> (1)                                                     |
| Pottiaceae                   | 5          | 9          | <i>Barbula</i> (1), <i>Didymodon</i> (2), <i>Syn-<br/>trichia</i> (1), <i>Streblotrichum</i> (1),<br><i>Tortula</i> (4) |



Продолжение табл. 2

| Семейство           | Число      |            | Род (число видов)                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
|---------------------|------------|------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                     | ро-<br>дов | ви-<br>дов |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
| Grimmiaceae         | 2          | 3          | <i>Grimmia</i> (1), <i>Schistidium</i> (2)                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Bartramiaceae       | 1          | 3          | <i>Philonotis</i> (3)                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Splachnaceae        | 2          | 3          | <i>Splachnum</i> (2), <i>Tetraplodon</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| Meesiaceae          | 3          | 3          | <i>Leptobryum</i> (1), <i>Meesia</i> (1), <i>Paludella</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                           |
| Bryaceae            | 3          | 12         | <i>Bryum</i> (1), <i>Ptychostomum</i> (10), <i>Rhodobryum</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                        |
| Mniaceae            | 5          | 18         | <i>Mnium</i> (3), <i>Plagiomnium</i> (8), <i>Pohlia</i> (5), <i>Pseudobryum</i> (1), <i>Rhizomnium</i> (1)                                                                                                                                                                                                               |
| Orthotrichaceae     | 2          | 3          | <i>Lewinskya</i> (2), <i>Nyholmiella</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| Aulacomniaceae      | 1          | 1          | <i>Aulacomnium</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| Fontinaliaceae      | 1          | 2          | <i>Fontinalis</i> (2)                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| Plagiotheciaceae    | 2          | 4          | <i>Herzogiella</i> (1), <i>Plagiothecium</i> (3)                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Climaciaceae        | 1          | 1          | <i>Climacium</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| Myriniaceae         | 1          | 1          | <i>Myrinia</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| Amblystegiaceae     | 13         | 18         | <i>Amblystegium</i> (1), <i>Campyliodelphus</i> (1), <i>Campylophyllopsis</i> (1), <i>Campylium</i> (2), <i>Cratoneuron</i> (1), <i>Drepanocladus</i> (3), <i>Hygroamblystegium</i> (3), <i>Hygrohypnum</i> (1), <i>Leptodictyum</i> (1), <i>Palustriella</i> (2), <i>Pseudoamblystegium</i> (1), <i>Tomentypnum</i> (1) |
| Calliergonaceae     | 4          | 6          | <i>Calliergon</i> (3), <i>Sarmentypnum</i> (1), <i>Straminergon</i> (1), <i>Warnstorfia</i> (1)                                                                                                                                                                                                                          |
| Scorpidiaceae       | 3          | 3          | <i>Hamatocaulis</i> (1), <i>Sanionia</i> (1), <i>Scorpidium</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                      |
| Leskeaceae          | 1          | 1          | <i>Leskea</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| Pseudoleskeellaceae | 1          | 1          | <i>Pseudoleskeella</i> (1)                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| Thuidiaceae         | 3          | 5          | <i>Abietinella</i> (1), <i>Helodium</i> (1), <i>Thuidium</i> (3)                                                                                                                                                                                                                                                         |
| Brachytheciaceae    | 8          | 16         | <i>Brachytheciastrum</i> (1), <i>Brachythecium</i> (6), <i>Cirriphylum</i> (1), <i>Eurhynchiastrum</i> (1)                                                                                                                                                                                                               |

Продолжение табл. 2

| Семейство          | Число      |            | Род (число видов)                                                                                                                |
|--------------------|------------|------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                    | ро-<br>дов | ви-<br>дов |                                                                                                                                  |
| Brachytheciaceae   | 8          | 16         | <i>Eurhynchium</i> (1), <i>Oxyrrhynchium</i> (1), <i>Rhynchostegium</i> (1), <i>Sciurohypnum</i> (4)                             |
| Hypnaceae          | 1          | 1          | <i>Hypnum</i> (1)                                                                                                                |
| Callicladiaceae    | 1          | 1          | <i>Callicladium</i> (1)                                                                                                          |
| Pylaisiadelphaceae | 1          | 1          | <i>Platygyrium</i> (1)                                                                                                           |
| Jocheniaceae       | 1          | 1          | <i>Jochenia</i> (1)                                                                                                              |
| Stereodontaceae    | 1          | 1          | <i>Stereodon</i> (1)                                                                                                             |
| Pylaisiaceae       | 3          | 4          | <i>Calliergonella</i> (2), <i>Ptilium</i> (1), <i>Pylaisia</i> (1)                                                               |
| Hylocomiaceae      | 4          | 6          | <i>Hylocomiadelphus</i> (1), <i>Hylocomiastrum</i> (1), <i>Hylocomium</i> (1), <i>Pleurozium</i> (1), <i>Rhytidiadelphus</i> (2) |
| Leucodontaceae     | 1          | 1          | <i>Leucodon</i> (1)                                                                                                              |
| Neckeraceae        | 2          | 2          | <i>Homalia</i> (1), <i>Neckera</i> (1)                                                                                           |
| Anomodontaceae     | 1          | 2          | <i>Anomodon</i> (2)                                                                                                              |
| <b>ИТОГО</b>       | <b>129</b> | <b>255</b> |                                                                                                                                  |

Отдел Anthocerotophyta представлен 2 видами, принадлежащими к 2 семействам и 2 родам. Печеночники (отдел Marchantiophyta) представлены двумя классами: Marchantiopsida (6 видов, 5 родов, 4 семейства) и Jungermanniopsida (48 видов, 27 родов, 16 семейств). Представители отдела Bryophyta составляют основную часть бриофлоры УР и насчитывают 199 видов. Класс Sphagnopsida представлен 22 видами, относящимися к монотипному семейству Sphagnaceae и роду Sphagnum. Класс Polytrichopsida содержит 9 видов из 3 родов, относящихся к семейству Polytrichaceae.

Класс Tetrapidopsida представлен 1 видом из 1 рода и 1 семейства. Значительно большее число таксонов содержит класс Bryopsida – 167 видов, относящихся к 91 роду и 40 семействам. Основные показатели флористического богатства бриофлоры Удмуртской Республики представлены в таблице 3.

Таблица 3

**Показатели флористического богатства бриофлоры  
Удмуртской Республики**

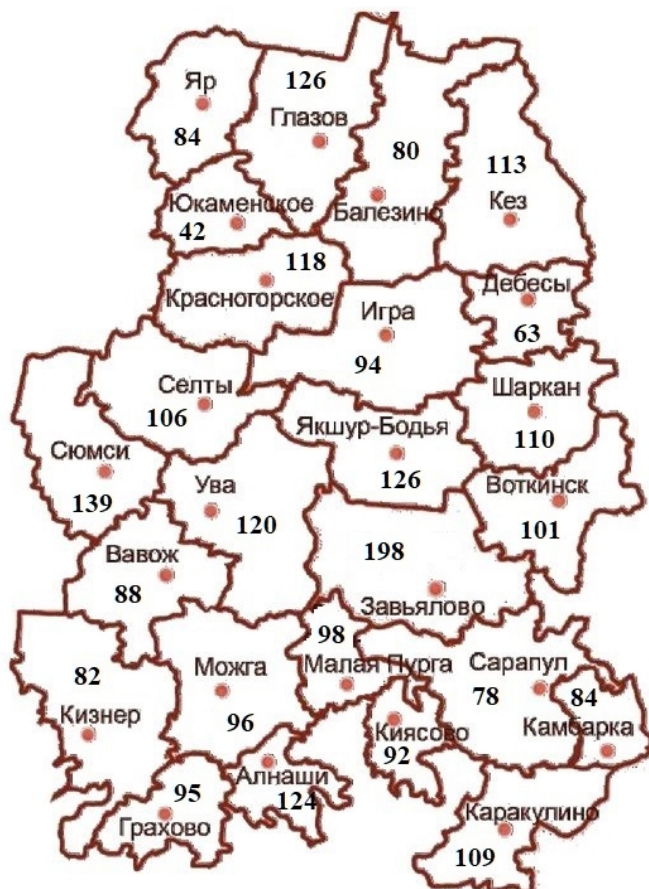
| Показатели                             | Бриофлора Удмуртской Республики |                           |                  |                                  |
|----------------------------------------|---------------------------------|---------------------------|------------------|----------------------------------|
|                                        | Общее                           | Антоце-<br>ротовые<br>мхи | Пече-<br>ночники | Листо-<br>стебе-<br>льные<br>мхи |
| Число видов                            | 255                             | 2                         | 54               | 199                              |
| Число родов                            | 129                             | 2                         | 32               | 96                               |
| Число семейств                         | 64                              | 2                         | 20               | 42                               |
| Число видов в 10 ведущих семействах, % | 47,8*                           | --                        | 75,9**           | 67,3                             |
| Среднее число видов в семействе        | 4,0                             | 1                         | 2,7              | 4,7                              |
| Среднее число видов в роде             | 2,0                             | 1                         | 1,7              | 2,1                              |
| Среднее число родов в семействе        | 2,0                             | 1                         | 1,6              | 2,3                              |
| Родовой коэффициент, %                 | 50,6                            | 100                       | 59,3             | 47,7                             |
| Число семейств с 1 видом, %            | 42,2                            | 100                       | 45               | 38,1                             |
| Число родов с 1 видом, %               | 66,7                            | 100                       | 62,5             | 67,4                             |
| Число семейств с 1 родом, %            | 60,9                            | 100                       | 65               | 57,1                             |

Примечание. -- – спектр ведущих семейств отсутствует; \* – в 8 ведущих семействах; \*\* – в 9 ведущих семействах;

Количественные показатели систематической структуры флоры позволяют установить ее зонально-региональные особенности (Юрцев, 1968). Пропорции изученной флоры мохообразных являются характерными для бриофлор лесной зоны. Действительно, более богатая флора характеризуется и более высокими флористическими показателями (Толмачев, 1974; Бардунов, Черданцева, 1982).

Несмотря на то, что территория республики вытянута в меридиональном направлении, в бриофлоре это не проявляется. Видовая насыщенность бриофлоры – районов Удмуртской Республики (рис. 1) колеблется от 42 (Юкаменский район) до 198 видов (Завья-

ловский район). Среднее число видов в районе – 102. При этом бриологические сборы проводились во всех районах республики достаточно регулярно и планомерно. Причиной подобного «разброса», вероятно, является представленность различных местообитаний и субстратов на территории районов. Так районы разнообразные по набору фитоценозов и микроместообитаний представлены большим числом видов (от 100 видов мохообразных).



**Рис. 1. Видовая насыщенность бриофлоры районов Удмуртской Республики**

Высокое видовое разнообразие моховидных на территории Завьяловского района обусловлено, в первую очередь, присутствием крупного населенного пункта (г. Ижевск), в котором складываются специфические условия для обитания растений, а также присутствует вероятность заноса диаспор мохообразных. Так, только для бриофлоры Ижевска отмечено 18 видов, которые не встречаются на территории республики (Экология, 2018), – *Tortula cernua*, *Herzogiella turfacea*, *Hypohypnum luridum*, *Grimmia ovalis*. Для Завьяловского района, без учета территории г. Ижевска, отмечено только 99 видов мохообразных.

На долю восьми ведущих по числу видов семейств приходится в целом 122 вида, что составляет 47,8 % всего разнообразия моховидных УР. Среднее число видов в семействе – 4. Ведущие по числу видов семейства представлены в табл. 4.

Таблица 4

**Ведущие по числу видов семейства в бриофлоре  
Удмуртской Республики**

| Ранг         | Названия семейства | Число видов |             |
|--------------|--------------------|-------------|-------------|
|              |                    | абс.        | %           |
| 1            | Sphagnaceae        | 22          | 8,6         |
| 2-4          | Amblystegiaceae    | 18          | 7,1         |
| 2-4          | Dicranaceae        | 18          | 7,1         |
| 2-4          | Mniaceae           | 18          | 7,1         |
| 5            | Brachytheciaceae   | 16          | 6,3         |
| 6            | Bryaceae           | 12          | 4,6         |
| 7-8          | Polytrichaceae     | 9           | 3,5         |
| 7-8          | Pottiaceae         | 9           | 3,5         |
| <b>Итого</b> |                    | <b>122</b>  | <b>47,8</b> |

Ведущие по числу видов семейства трех отделов, представленных в бриофлоре Удмуртии, объединяют более половины видов мохообразных (от 47,8 до 75,9 %), что является характерной чертой всех бриофлор Северного полушария (Попова, 1984; Белкина, 1989; Константинова, 1989). В бриофлоре республики присутствует большое количество семейств с одним видом (от 38,1 до 100 %)

и с одним родом (от 57,1 до 100 %) (табл. 3). Во флоре мохообразных УР сравнительно немного семейств, включающих от 4 до 10 родов. Среди них семейства *Amblystegiaceae* (13 родов) и *Brachytheciaceae* (8), которые также занимают лидирующее положение и по численности видов не только в рассматриваемой, но и во многих других флорах мхов Голарктики – Приволжской возвышенности (Мордвинов, 1991), стран Балтии (Аболинь, 1968; Юконене, 1991), Мезенско-Вычегодской равнины (Шубина, Железнова, 2002), Южного Приморья (Бардунов, Черданцева, 1982), Якутии (Иванова, 1998; Кривошапкин, 1998).

Семейственно-видовой спектр бриофлоры УР является ярким показателем ее характерных особенностей (табл. 4). Так, лидирующие позиции семейств *Dicranaceae*, *Sphagnaceae* *Amblystegiaceae*, *Mniaceae*, *Brachytheciaceae* и *Bryaceae* являются отражением зонального положения изучаемой территории, так как большинство представителей этих семейств характеризуются как бореальные и гемибореальные (Белкина, 2001; Борисенко и др., 2002; Бойчук, 2002; Шубина, Железнова, 2002). Абсолютное первенство семейства *Sphagnaceae*, большинство представителей которого характеризуется как влаголюбивые и обычно приуроченные к переувлажненным ландшафтам (прежде всего болотным), отражает экологические особенности Удмуртии.

Значительный вклад в видовое разнообразие семейства *Pottiaceae*, преимущественно аридного по характеру своих представителей, становится легко объяснимым, если учесть, что большинство видов этого семейства встречаются чаще всего на антропогенно нарушенных участках (в селитебной зоне населенных пунктов, на железнодорожном полотне и т.д.). Таким образом, высокий уровень видового разнообразия семейства *Pottiaceae* в бриофлоре Удмуртии характеризует не аридность климата республики, а контрастность условий местообитаний, обусловленную высоким ландшафтным разнообразием изучаемой территории.

Печеночники не входят в состав ведущих семейств. Наиболее многовидовыми семействами печеночников являются Lophoziaceae и Ricciaceae (по 6 видов; 11,1 %), Anastrophyllaceae, Cephaloziaceae, Lophocoleaceae, Scapaniaceae (по 5 видов; 9,3 %).

Наиболее крупные рода бриофлоры УР (табл. 5) характерны для бореальной зоны в целом, а их набор является закономерным отражением географического положения рассматриваемой территории, а также особенностей экологических условий региона.

Таблица 5

**Ведущие по числу видов роды в бриофлоре  
Удмуртской Республики**

| Ранг         | Название рода | Число видов |            |
|--------------|---------------|-------------|------------|
|              |               | абс.        | %          |
| <b>1</b>     | Sphagnum      | 22          | 8,6        |
| <b>2</b>     | Dicranum      | 11          | 4,3        |
| <b>3</b>     | Ptychostomum  | 10          | 3,9        |
| <b>4</b>     | Plagiomnium   | 8           | 3,1        |
| <b>5</b>     | Dicranella    | 7           | 2,7        |
| <b>6</b>     | Brachythecium | 6           | 2,4        |
| <b>7-9</b>   | Pohlia        | 5           | 2          |
| <b>7-9</b>   | Polytrichum   | 5           | 2          |
| <b>7-9</b>   | Riccia        | 5           | 2          |
| <b>Итого</b> |               | <b>79</b>   | <b>31%</b> |

В частности, абсолютное лидерство рода Sphagnum подчеркивает широкое распространение в республике болотных и заболоченных местообитаний. В целом на долю 9 ведущих родов приходится 79 вид (31 % от всей бриофлоры). По 4 вида содержится в родах Sciuro-hypnum, Fuscocephaloziopsis, Tortula и Fissidens. По 3 вида приходится на каждый из 12 родов (Drepanocladus, Hygroamblystegium, Philonotis, Calliergon, Calypogeia, Lophocolea, Ditrichum, Plagiothecium, Atrichum, Scapania, Thuidium, Mnium); 19 родов содержат по 2 вида, а остальные 86 родов – по 1 виду.

Среднее число видов в роде составляет 2,0, что является показателем аллохтонного характера изучаемой бриофлоры (Борисенко, 2000).

Среди печеночников ведущие позиции занимают 5 родов. При этом род *Riccia*, содержащий 5 видов (2,0 %), входит в состав ведущих бриофлоры в целом. Также высоким разнообразием обладают роды *Fuscocerphaloziopsis* (4 вида), *Calypogeia*, *Lophocolea* и *Scapania* (по 3 вида).

Достаточно высокие значения родового коэффициента бриофлоры (отношение числа родов к числу видов в %) (табл. 3) свидетельствуют о ее ярко выраженном миграционном характере (Бардунов, Черданцева, 1982). Род *Sphagnum* включает 22 вида и является самым многовидовым. Зональные особенности лесных мускофлор проявляются также в высоком положении в спектрах рода *Brachythecium* и большом видовом разнообразии родов *Pohlia*, *Dicranum*, *Ptychostomum*, *Plagiomnium*, *Polytrichum*.

Бриофлора Удмуртской Республики представлена 255 видами из 130 родов и 64 семейств. Состав и соотношение лидирующих по количеству видов семейств и родов типичны для таежных бриофлор. Восемь ведущих семейств бриофитов республики объединяют 47,8 % всего видового состава. Наиболее полно представлены семейства *Sphagnaceae* (22 вида), *Amblystegiaceae* и *Dicranaceae* (по 18) и *Brachytheciaceae* (16). Равнинный характер изученной бриофлоры, ее региональные особенности проявляются в снижении роли семейства *Pottiaceae* (9 видов) и слабой представленности семейства *Grimmiaceae* (3), а также в большом видовом разнообразии родов *Sphagnum* (22 вида), *Dicranum* (11), *Ptychostomum* (10), *Plagiomnium* (8).





Фото 1. *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. (Феоцерос гладкий)



Фото 2. *Frullania dilatata* (L.) Dumort. (Фруллания расширенная)



**Фото 3. *Radula complanata* (L.) Dumort. (Радула сплюснутая)**



**Фото 4. *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vain. (Птилидий красивейший)**





**Фото 5. *Aropellia endiviifolia* (Dicks.) Nebel & D. Quandt**  
**(Пеллия рассеченнолистная)**



**Фото 6. *Blasia pusilla* L. (Блазия маленькая)**



**Фото 7. *Conocephalum conicum* (L.) Dumort. (Коноцефал конический)**



**Фото 8. *Marchantia polymorpha* L. (Маршанция многообразная)**





**Фото 9. *Marchantia quadrata* Scop. (Маршанция квадратная)**



**Фото 10. *Ricciocarpos natans* (L.) Corda (Риччиокарп плавающий)**



Фото 11. *Sphagnum squarrosum* Crome (Сфагнум оттопыренный)



Фото 12. *Tetraphis pellucida* Hedw. (Тетрафис прозрачный)





Фото 13. *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv.  
(Погонатум урновидный)



Фото 14. *Polytrichum commune* Hedw. (Политрихум  
обыкновенный)



**Фото 15. *Polytrichum strictum* Brid. (Политрихум сжатый)**



**Фото 16. *Vuxbaumia arhylla* Hedw. (Буксбаумия  
безлистная)**

**Фото А.В. Зыкина**





Фото 17. *Syntrichia ruralis* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr  
(Синтрихия полевая)



Фото 18. *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. (Родобриум розетковидный)



Фото 19. *Lewinskya speciosa* (Nees) F. Lara, Garilleti & Goffinet (Левинския прекрасная)



Фото 20. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. (Аулакомниум болотный)



Фото 21. *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr  
(Климациум древовидный)



Фото 22. *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce  
(Кратоневрон папоротниковидный)





**Фото 23. *Campylium stellatum* (Hedw.) С.Е.О. Jensen**  
**(Кампилиум звездчатый)**



**Фото 24. *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske (Томентипнум**  
**блестящий)**



**Фото 25.** *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. (Каллиергон сердцевиднолистный)



**Фото 26.** *Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch. (Абиетинелла пихтовидная)





**Фото 27. *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout**  
**(Циррифиллум волосконосный)**



**Фото 28. *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.** (Птилиум  
гребенчатый)



Фото 29. *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al.  
(Гилокомиум блестящий)



Фото 30. *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst.  
(Ритидиадельф растопыренный)





**Фото 31. Эпифитные мохообразные**



**Фото 32. Эпилитные мохообразные**





**Фото 33. Комлевые эпифиты**



**Фото 34. Эпиксильные мохообразные**



**Фото 35. Мохообразные прибрежно-водных местообитаний**



**Фото 36. Мохообразные болотных местообитаний**

## Глава 6

### Географический анализ бриофлоры Удмуртской Республики

Бриофлора Удмуртской Республики представляет собой комплекс различных географических элементов, появление и проникновение которых на изученную территорию связано, прежде всего, с происходившими здесь неоднократными климатическими изменениями и принадлежностью данного региона к определенной природной зоне.

В бриофлоре Удмуртии выявлены виды со следующими типами ареалов: циркумполярный, мультизональный, биполярный, азиатско-североамериканский, евразийский и европейский (Рубцова, 2011; Кучеров, 2016). Основную часть моховидных УР составляют виды, ареал которых лежит только в пределах Голарктики (199 видов, или 78 %). Мультизональное распространение имеют виды, распространенные более чем в двух соседних зонах. Таких мохообразных в бриофлоре Удмуртии насчитывается 41 вид (16,1 %). Биполярное распространение имеют 11 видов (4,3 %). Это подчеркивает очень низкую специфичность бриофлоры Удмуртии (табл. 6). В то же время преобладание циркумполярных видов характерно для многих флор высших растений Северного полушария (Толмачев, 1974; Бардунов, Черданцева, 1982; Константинова, 1998, 2000). Например, от 60 до 90 % видов мхов являются циркумполярными в бриофлоре Среднего Тимана (Железнова, 1981), Ловозерских гор (Белкина, 1989; Белкина и др., 1991), юго-восточной Армении (Манакян, 1989), черногого подпояса южных гор Сибири (Гудошников, 1986), северо-западной части плато Путорана (Чернядьева, 1988), арктической и таежной зон Северной Америки (Steere, 1979). В то же время евразийские, европейские и азиатско-североамериканские виды в сумме составляют около 2 %.

Каждый вид мохообразных, обнаруженный на территории Удмуртской Республики, на основании имеющихся данных об ареалах, был отнесен нами к определенному зонально-генетическому элементу: арктическому, арктоальпийскому, гипоарктогорному, бо-

реальному, гемибореальному, неморальному, космополитному и группе видов с неясной зональной приуроченностью. Арктический, арктоальпийский и гипоарктогорный зонально-генетические элементы входят в состав группы северных элементов, а неморальный – южных элементов (Шубина, Железнова, 2002).

Таблица 6

**Географические элементы и типы ареала в бриофлоре  
Удмуртской Республики**

| Географический элемент                  | Тип ареала |           |          |          |            |           | Всего      |
|-----------------------------------------|------------|-----------|----------|----------|------------|-----------|------------|
|                                         | 1          | 2         | 3        | 4        | 5          | 6         |            |
| <b>Арктический</b>                      | --         | --        | --       | --       | 2          | --        | <b>2</b>   |
| <b>Арктоальпийский</b>                  | --         | --        | --       | --       | 2          | --        | <b>2</b>   |
| <b>Бореальный</b>                       | 1          | 7         | --       | --       | 112        | 21        | <b>141</b> |
| <b>Гемибореальный</b>                   | --         | 1         | --       | --       | 26         | 6         | <b>33</b>  |
| <b>Гипоарктогорный</b>                  | --         | --        | --       | --       | 1          | --        | <b>1</b>   |
| <b>Космополитный</b>                    | --         | --        | --       | --       | 10         | --        | <b>10</b>  |
| <b>Неморальный</b>                      | --         | 1         | 1        | 2        | 22         | 5         | <b>31</b>  |
| <b>Неясная зональная приуроченность</b> | --         | 2         | --       | --       | 24         | 9         | <b>35</b>  |
| <b>Всего</b>                            | <b>1</b>   | <b>11</b> | <b>1</b> | <b>2</b> | <b>199</b> | <b>41</b> | <b>255</b> |

Примечание. Типы ареалов: **1** – азиатско-североамериканский, **2** – биполярный, **3** – евразийский, **4** – европейский, **5** – циркумполярный, **6** – мультизональный.

Для бриофлоры УР характерно абсолютное преобладание бореального элемента – 141 вид, или 55,3 % от общего числа видов (табл. 6). В подзонах южной и средней тайги бореальные виды преобладают также во флоре сосудистых растений (Шубина, Железнова, 2002; Баранова, 2009; Кучеров, 2016). Наибольшей насыщенностью бореальными видами обладают семейства Sphagnaceae, Dicranaceae, Brachytheciaceae, Amblystegia-ceae, Bryaceae. В основном, это виды из родов Sphagnum, Dicranum, Ptychostomum.

Представители бореального элемента не только характерны для всех изученных растительных сообществ УР, но и являются также доминантами и содоминантами напочвенного покрова в лес-

ных и болотных сообществах. Это такие виды как *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Climacium dendroides* и другие. Некоторые виды бореальных бриофитов имеют широкую экологическую амплитуду и встречаются практически во всех местообитаниях, заселяя при этом различные субстраты (*Brachythecium albicans*, *Brachythecium mildeanum*). Бореальные виды бриофлоры Удмуртской Республики характеризуются в основном циркумполярным типом ареала (табл. 6), 7 видов являются биполярными, 21 вид – мультизональными, а 1 – азиатско-североамериканский тип ареала. Таким образом, несмотря на богатое представительство бореального элемента на территории республики, географическая специфика его очень низка.

Группа видов с неясной зональной приуроченностью включает 35 бриофитов (13,7 %). Выделение такой группы обусловлено 2 причинами: во-первых, некоторые виды имеют широкое плюризонное распространение и нет достаточно однозначного метода определения их зонального положения без привнесения существенной доли субъективизма. Во-вторых, некоторые виды в разных районах Земли предпочитают разные природные зоны. У сосудистых растений такого обычно не бывает (исключая некоторые адвентивные виды). У мохообразных же большинство видов имеет широкие ареалы. Их распространение в одних районах связано с одними типами растительности, а в других – с другими. Наибольшее число видов с неясной зональной приуроченностью отмечено в семействах Pottiaceae (6), Amblystegiaceae (5), Bryaceae (4 вида) и Brachytheciaceae (2). Представители данной группы довольно широко распространены в бриофлоре УР. Они поселяются в различных растительных сообществах на разнообразных субстратах: от естественных до антропогенных.

Гемибореальный элемент был выделен М.С. Игнатовым (1995) в связи с новыми представлениями о зоне хвойношироколиственных лесов. В бриофлоре УР гемибореальная группа составляет 33 вида (12,9 %). Богаты гемибореальными видами се-

мейства Brachytheciaceae (7 видов) и Mniaceae (4). Большинство видов из этой широтной группы являются эпифитами (в том числе и комлевыми) и эпиксилами.

Неморальный элемент (31 вид, 12,2 %) объединяет виды, связанные в своем распространении преимущественно с широколиственными лесами. Наибольшее число неморальных видов отмечено в семействах Amblystegiaceae, Brachytheciaceae и Polytrichaceae (по 3 вида). Участие неморальных видов в сложении напочвенного покрова в растительных сообществах крайне низкое. В направлении с севера на юг УР наблюдается тенденция к увеличению видового разнообразия неморальной широтной группы мохообразных. Проникновение представителей этого геоэлемента на север Удмуртии происходит преимущественно по речным долинам. Большую роль в распространении неморальных видов мхов и печеночников играют лиственные породы деревьев (липа, осина). Неморальные виды представлены четырьмя ареалогическими группами. Самая большая из них – циркумполярная – объединяет 22 вида. К евразийским и европейским типам ареалов относятся 1 и 2 вида соответственно. Пять видов (*Brachythecium campestre*, *Syzygiella autumnalis*, *Hygroamblystegium humile*, *Hygroamblystegium tenax*, *Thuidium delicatulum*, *Tortula truncata*) являются мультизональными. Наиболее разнообразный набор типов ареалов характерен для неморальных видов и видов с неясной зональной приуроченностью (табл. 6). Причем гетерогенность группы видов с неясной зональной приуроченностью следует из определения группы, а разнообразие типов ареалов неморальных видов обусловлено раздробленностью самой неморальной зоны.

К группе космополитных бриофитов (10 видов; 3,9 %) относятся виды, широко распространенные как в Северном, так и Южном полушарии. Многие из них, будучи переносимыми человеком, осваивают "следы" человеческой активности, заселяя при этом различные постройки, сельскохозяйственные угодья, обочины дорожных магистралей, пожарища и т. п. Среди них *Blasia pusilla*, *Ptychostomum imbricatum*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrome-*

*trica*, *Leptobryum pyriforme*, *Marchantia polymorpha*, *Riccia fluitans*. В УР эти бриофиты встречаются часто, особенно на нарушенных местообитаниях. Так, *Ceratodon purpureus* обнаружен на различных субстратах и почти во всех типах растительных сообществ.

Представители группы северных географических элементов незначительно участвуют в сложении флоры моховидных УР, они малочисленны и встречаются редко. Гипоарктогорный элемент представлен 1 видом (0,4 %) – *Tetraplodon angustatus*. Виды, относящиеся к этому геоэлементу, встречаются в Арктике, на севере в таежной зоне и в горах более южных широт. Арктический элемент включает 2 вида (0,8 %) – *Tortula cernua* и *Calliergon richardsonii*. Арктоальпийский элемент (*Tortula mucronifolia*, *Oncophorus virens*) представлен на территории УР также 2 видами (0,8 %). Все зарегистрированные в бриофлоре Удмуртии виды арктического, арктоальпийского и гипоарктогорного элементов имеют циркумполярный тип ареала. Среди видов мхов и печеночников, отмеченных в УР, нет эндемиков. Причиной этого является слабое развитие эндемизма у бриофитов вообще, и на равнинных территориях в частности (Шубина, Железнова 2002). Реликты во флоре Удмуртии представлены 1 видом – *Vuxbaumia aphylla*. Этот вид относится к таксономическим реликтам третичного периода.

Приведенные данные о распространении видов мохообразных, относящихся к разным географическим группам, показывают, что нахождение их на территории республики определяется историческими причинами, а также широтным положением, влиянием сопредельных регионов с разным рельефом и наличием местообитаний с характерными экологическими условиями. Значительная удаленность северной тайги и арктического региона обуславливает низкое участие в бриофлоре Удмуртии представителей гипоарктогорного, арктического и арктоальпийского зонально-генетических элементов. Достаточно большое разнообразие неморального элемента во флоре мохообразных УР связано с ее пограничным расположением на стыке растительных зон.

## Глава 7

### Эколого-ценотический анализ бриофлоры Удмуртской Республики

#### *7.1. Экологические группы моховидных по отношению к основным экологическим факторам*

Мохообразные, как и другие растения, нуждаются для роста и размножения в присутствии воды и солнечного света. Кроме того, многие виды бриофитов предпочитают определенную кислотность субстрата, на котором они поселяются. Для разных видов мохообразных оптимальными являются различные значения увлажнения, освещения и кислотности местообитаний и субстратов, что определяет представленность экологических групп мохообразных по отношению к основным экологическим факторам.

Влажность среды является важнейшим экологическим фактором, лимитирующим распространение и определяющим жизнедеятельность моховидных (Бардунов, 1984; Ignatov, 1993). Ранжируя виды моховидных по отношению к увлажнению экотопа, было выделено 5 основных групп моховидных: ксерофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты и виды, индифферентные к условиям увлажнения. Таксономическое разнообразие выделенных групп представлено в табл. 7.

Характер распределения бриофитов по показателю влажности в бриофлоре УР является наглядной иллюстрацией существующих на изучаемой территории природных условий. Широкое распространение переувлажненных биотопов (прежде всего болотных и лесных) отражается в лидирующих позициях гигрофитов (в целом на долю гигрофитов приходится 42,9 % видов).

Также большинство местообитаний в хвойных, смешанных и лиственных лесах, а также на луговых участках характеризуется как среднеувлажненные, что отражается на представленности мезофитных видов (на долю мезофитов в целом приходится 41,8 % всего видового разнообразия). Гидрофиты насчитывают 4,3 % от всего разнообразия бриофлоры.



Таблица 7

**Представленность экологических групп в бриофлоре Удмуртской Республики**

| Экологическая группа          | Общее       |                                  | Ангоцероговые |                                  | Печеночники |                                  | Листостебельные |                                  |
|-------------------------------|-------------|----------------------------------|---------------|----------------------------------|-------------|----------------------------------|-----------------|----------------------------------|
|                               | Число видов | % от общего числа видов в группе | Число видов   | % от общего числа видов в группе | Число видов | % от общего числа видов в группе | Число видов     | % от общего числа видов в группе |
| <i>Увлажнение</i>             |             |                                  |               |                                  |             |                                  |                 |                                  |
| Гидрофиты                     | 11          | 4,3                              | --            | --                               | 2           | 3,8                              | 9               | 4,5                              |
| Гигрофиты                     | 109         | 42,9                             | --            | --                               | 21          | 39,6                             | 88              | 44,2                             |
| Мезофиты                      | 107         | 41,8                             | 2             | 100                              | 29          | 54,7                             | 75              | 37,7                             |
| Ксерофиты                     | 26          | 10,2                             | --            | --                               | 1           | 1,9                              | 25              | 12,6                             |
| Индифферентные к увлажнению   | 2           | 0,8                              | --            | --                               | --          | --                               | 2               | 1                                |
| <i>Освещение местобитаний</i> |             |                                  |               |                                  |             |                                  |                 |                                  |
| Гелиофиты                     | 41          | 16,1                             | --            | --                               | 2           | 3,8                              | 39              | 19,6                             |
| Гелиосциофиты                 | 135         | 52,8                             | 2             | 100                              | 30          | 56,6                             | 102             | 51,3                             |
| Сциофиты                      | 70          | 27,6                             | --            | --                               | 21          | 39,6                             | 49              | 24,6                             |
| Индифферентные к освещению    | 9           | 3,5                              | --            | --                               | --          | --                               | 9               | 4,5                              |

Продолжение таблицы 7

| Экологическая группа         | Общес       |                                  | Антоцеротовые |                                  | Печеночники |                                  | Листостебельные |                                  |
|------------------------------|-------------|----------------------------------|---------------|----------------------------------|-------------|----------------------------------|-----------------|----------------------------------|
|                              | Число видов | % от общего числа видов в группе | Число видов   | % от общего числа видов в группе | Число видов | % от общего числа видов в группе | Число видов     | % от общего числа видов в группе |
| <i>Кислотность субстрата</i> |             |                                  |               |                                  |             |                                  |                 |                                  |
| Ацидофилы                    | 48          | 18,9                             | 2             | 100                              | 15          | 28,3                             | 31              | 15,6                             |
| Ацидонейтрофилы              | 77          | 30,3                             | --            | --                               | 23          | 43,4                             | 54              | 27,1                             |
| Нейтрофилы                   | 68          | 26,4                             | --            | --                               | 8           | 15,1                             | 59              | 29,6                             |
| Базифилы                     | 24          | 9,5                              | --            | --                               | 6           | 11,3                             | 18              | 9                                |
| Индифферентные к кислотности | 38          | 14,9                             | --            | --                               | 1           | 1,9                              | 37              | 18,6                             |

*Примечание.* -- -- виды в группе отсутствуют.

Довольно широкое распространение на территории республики суходольных лугов и нарушенных местообитаний объясняет достаточно высокую роль ксерофитов (10,2 % от общего числа видов в республике). Кроме того, это также свидетельствует о разнообразии местообитаний и контрастности экологических условий в УР, где нередко соседствуют остепненные участки, занятые ксерофитами, а также выходы грунтовых вод и небольшие ручейки, создающие условия для поселения гигро- и гидрофитов. Бриофитов, индифферентных к показателю влажности, насчитывается 0,8 % от общего разнообразия видов.

Анализ распределения бриофитов различных экологических групп по отношению к увлажнению местообитаний среди представителей трех отделов в бриофлоре Удмуртии (табл. 7) показал, что все антоцеротовые мхи являются мезофитами и обитают в условиях среднего увлажнения. В отделе печеночников лидируют мезофитные виды (54,7 %), а среди листостебельных мхов преобладают гигрофитные бриофиты (44,2 %).

Распределение представителей экологической группы по отношению к увлажнению среди ведущих в бриофлоре УР семейств (табл. 8) показывает, что большинство представителей семейств Sphagnaceae и Amblystegiaceae являются гигрофитами (около 30 % от общего количества гигрофитов в бриофлоре УР). Много среди представителей этих семейств и гидрофитов (около 40 %). Часто виды из этих семейств поселяются в переувлажненных местообитаниях: на болотах, пойменных лугах, в прибрежно-водных местообитаниях.

Большинство мезофитных видов сосредоточено в семействах Dicranaceae, Mniaceae, Brachytheciaceae, Bryaceae и Polytrichaceae. Представители этих семейств широко распространены на территории республики и заселяют большинство изученных местообитаний: *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Polytrichum juniperinum* и др.

В семействе Pottiaceae больше половины видов являются ксерофитами. Они заселяют сухие и, часто, нарушенные местообита-

ния. Например, такие виды как *Tortula truncata*, *Streblotrichum convolutum*, *Didymodon rigidulus* и др.

Таблица 8

**Распределение экологических групп среди ведущих семейств в бриофлоре Удмуртской Республики**

| Семейства                       |             |                 |             |          |                  |          |                |            |
|---------------------------------|-------------|-----------------|-------------|----------|------------------|----------|----------------|------------|
| Экологические группы            | Sphagnaceae | Amblystegiaceae | Dicranaceae | Mniaceae | Brachytheciaceae | Bryaceae | Polytrichaceae | Pottiaceae |
| <i>Увлажнение местообитаний</i> |             |                 |             |          |                  |          |                |            |
| Гидрофиты                       | 2           | 2               | -           | -        | 1                | -        | -              | -          |
| Гигрофиты                       | 20          | 11              | 9           | 8        | 3                | 4        | 2              | -          |
| Мезофиты                        | -           | 3               | 9           | 10       | 10               | 6        | 6              | 4          |
| Ксерофиты                       | -           | 2               | -           | -        | 2                | 1        | 1              | 5          |
| Индиферентные к увлажнению      | -           | -               | -           | -        | -                | 1        | -              | -          |
| <i>Освещение местообитаний</i>  |             |                 |             |          |                  |          |                |            |
| Гелиофиты                       | 14          | 3               | -           | 1        | 1                | 3        | 3              | 4          |
| Гелиосциофиты                   | 8           | 11              | 12          | 3        | 8                | 6        | 3              | 5          |
| Сциофиты                        | -           | 3               | 6           | 13       | 5                | 2        | 3              | -          |
| Индиферентные к освещению       | -           | 1               | -           | 1        | 2                | 1        | -              | -          |
| <i>Кислотность субстрата</i>    |             |                 |             |          |                  |          |                |            |
| Ацидофилы                       | 20          | -               | 1           | -        | -                | -        | 1              | -          |
| Ацидонейтрофилы                 | 2           | 4               | 11          | 3        | 2                | 2        | 5              | -          |
| Нейтрофилы                      | -           | 4               | 4           | 8        | 6                | 5        | 2              | 5          |
| Базифилы                        | -           | 4               | 2           | 1        | -                | 1        | 1              | 2          |
| Индиферентные к кислотности     | -           | 6               | -           | 6        | 8                | 4        | -              | 2          |

Видов, индиферентных к условиям увлажнения, очень мало – всего 2 (*Bryum argenteum*, *Funaria hygrometrica*). Это космополит-

ные виды, хорошо приспособленные к различным условиям и имеющие высокую экологическую активность в бриофлоре УР.

Среди ведущих в бриофлоре Удмуртии родов наибольшее количество гигрофитов сосредоточено в роде *Sphagnum*. Сфагновые мхи характеризуются массовостью развития на верховых и переходных болотах и в прибрежно-водных местообитаниях. Также много гигрофитов в родах *Dicranella*, *Dicranum* и *Pohlia*. Представители этих видов поселяются на нарушенной почве по берегам водоемов. Большинство мезофитных бриофитов сосредоточено в широкораспространенных на территории республики родах (*Ptychostomum*, *Dicranum*, *Plagiomnium*, *Sciuro-hypnum*), а также среди печеночников, поселяющихся на гнилой древесине (*Fuscocephaloziopsis*, *Lophozia*).

Не менее важным экологическим фактором, определяющим распространение моховидных, является освещенность экотопов. Ранжируя виды бриофитов по отношению к освещению экотопа, было выделено 4 группы: гелиофиты, гелиосциофиты, сциофиты и виды, индифферентные к условиям освещения (табл. 7). Наибольшее количество бриофитов в бриофлоре Удмуртской Республики являются гелиосциофитами (52,8 %) и сциофитами (27,6 %). Преобладают гелиосциофиты во всех отделах мохообразных (табл. 7). Меньшее количество видов мохообразных представлено гелиофитами и видами, индифферентными к показателю освещенности. Существенно возрастает доля гелиофитов среди представителей отдела *Bryophyta*. Такое распределение видов по группам объясняется широким распространением на территории республики лесных фитоценозов и меньшим – открытых местообитаний (лугов, незалесенных болот и т.д.).

Анализ распределения видов из ведущих семейств в бриофлоре Удмуртии по группам освещенности (табл. 8) показал, что наибольшее количество гелиосциофитов сосредоточено в семействах *Dicranaceae*, *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae*, *Bryaceae* и *Pylai-siaceae* – 45 % от общего числа гелиосциофитов в бриофлоре

УР. Представители этих семейств встречаются в хвойно-мелколиственных и светлохвойных лесах. Также много гелиосциофитов в семействе Polytrichaceae. Политриховые мхи встречаются на опушках лесов и в хвойных лесах.

Гелиофитов много среди представителей семейства Sphagnaceae, поселяющихся на открытых, хорошо освещенных местообитаниях. В таких же условиях освещения поселяются и представители поттиевых мхов. В этих двух семействах сосредоточено 51,4 % от общего числа гелиофитов в бриофлоре республики.

Большинство представителей семейства Mnieseae являются сциофитными видами. Мниевые мхи поселяются под покровом хвойно-мелколиственных лесов и лиственных лесов в довольно затененных условиях. Также довольно много сциофитных видов в семействе Brachytheciaceae.

По сравнению с экологической группой по отношению к влажности, повышается роль индифферентных к показателю освещенности видов среди ведущих семейств бриофлоры Удмуртии. Это объясняется менее критичным отношением бриофитов к условиям освещенности.

Наиболее гелиосциофитными родами являются Ptychostomum, Sciuro-hypnum, Dicranum, Pohlia. Представители этих родов поселяются в средних условиях освещения, все они могут встречаться как на хорошо освещенных участках, так и в значительно затененных местообитаниях (кроме Pohlia).

В условиях достаточного освещения поселяются виды из родов Sphagnum, Ptychostomum, Brachythecium и Pohlia. Представители рода Plagiomnium поселяются в основном в затененных условиях.

Кислотность субстрата определяет специфику заселения многообразными тех или иных субстратов. Иногда бриофиты сами изменяют кислотность среды обитания (например, развитие сфагновой дернины обуславливает закисление почвы).

По отношению к кислотности среды нами выделено 5 групп: ацидонейтрофилы, ацидофилы, базифилы, нейтрофилы и виды, индифферентные к кислотности (табл. 7).

Большое значение в формировании бриофлоры Удмуртии играют ацидонейтрофильные и нейтрофильные виды (соответственно 30,3 % и 26,4 % от общего числа видов в бриофлоре республики). Представители этих групп поселяются на почве и сильноразложившейся древесине в лиственных и хвойно-мелколиственных лесах, на лугах, низинных болотах, по берегам водоемов. Преобладают эти группы среди представителей отдела Bryophyta.

Ацидофильные виды (18,9 %) встречаются на верховых и переходных болотах, в хвойных лесах на почве и валежнике. Все представители антоцеротовых мхов являются ацидофилами. Среди печеночных мхов ацидофилов 28,3 %.

Базифильные виды (9,5 %) характерны для районов с сильнокарбонатными почвами (южная часть республики), где поселяются на минеротрофных ключевых болотах, в местах выходов известняков. Также базифильные бриофиты имеют большое значение в формировании урбанобриофлор.

В бриофлоре УР отмечено значительное число видов, индифферентных к кислотности среды – 14,9 %. В основном это эпифитные и эпилитные виды, для которых главным фактором являются условия увлажнения. Также индифферентными к кислотности среды являются виды, часто встречаемые на территории республики и имеющие широкую экологическую валентность. Роль индифферентных к кислотности субстрата видов существенно возрастает в отделе листостебельных мхов (до 18,6 %).

Анализ распределения представителей данных экологических групп среди ведущих в бриофлоре УР семейств и родов (табл. 8) показал, что большинство ацидонейтрофильных видов сосредоточено в семействах Dicranaceae и Polytrichaceae. Виды из этих семейств встречаются в хвойно-мелколиственных или хвойных лесах на почве и гнилой древесине.

Нейтрофильных видов много среди представителей семейств Mniaceae, Brachytheciaceae, Pottiaceae. Они поселяются на почве в лесах, лугах, различных нарушенных местообитаниях.

Сфановые мхи являются в абсолютном большинстве ацидофильными видами. Они не только лидируют по обилию на верховых и переходных болотах, но и являются эдификаторами данных местообитаний. В семействах Dicranaceae, Polytrichaceae, Bryaceae и Pylaisiaceae также отмечены ацидофильные виды, многие из которых являются облигатными эпиксилами.

Базифилы отмечены во всех ведущих для бриофлоры республики семействах, кроме семейства Sphagnaceae. Однако во всех указанных семействах доля базифилов низка.

Виды, индифферентные к кислотности среды являются представителями широко распространенных на территории республики семейств Bryaceae, Brachytheciaceae и Amblystegiaceae. Повышение роли индифферентных к кислотности видов отмечалось выше.

Наиболее ацидонейтрофильными родами являются Dicranum и Lophozia. Представители этих родов встречаются на почве и гнилой древесине в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах.

Нейтрофилов много среди представителей родов Ptychostomum, Dicranella, Sciuro-hypnum и Pohlia. В основном, виды из этих родов являются эпигейными и встречаются на лугах, по берегам водоемов, в хвойно-мелколиственных лесах.

Самыми ацидофильными являются роды Sphagnum и Fuscoccephaloziopsis. Характерные местообитания сфагновых мхов было рассмотрено выше. Представители рода Fuscoccephaloziopsis поселяются на почве или гнилой древесине в хвойных лесах. Базифильные бриофиты представлены небольшим числом видов и распределены среди представителей родов Ptychostomum, Plagiomnium и Dicranella. Это напочвенные мохообразные, встречающиеся на лугах, в лиственных и хвойно-мелколиственных лесах.



## **7.2. Субстратные группы моховидных в бриофлоре Удмуртской Республики**

Наряду с условиями увлажнения, освещения и кислотности, характер субстрата играет значительную роль в распространении моховидных по территории УР. Согласно А.П. Дьяченко (1999), **субстрат** – это однородная по физико-химическим свойствам и неопределенная в морфологическом и размерном отношении масса монолитного или более или менее тонкодисперсного вещества. На территории УР можно выделить четыре основных типа субстрата, на которых поселяются моховидные: почва, стволы живых деревьев, гнилая древесина, камни. Соответственно типам субстратов, выделено четыре субстратные группы бриофитов: напочвенная (или эпигейная), эпиксильная, эпифитная и эпилитная (Рубцова, 2011).

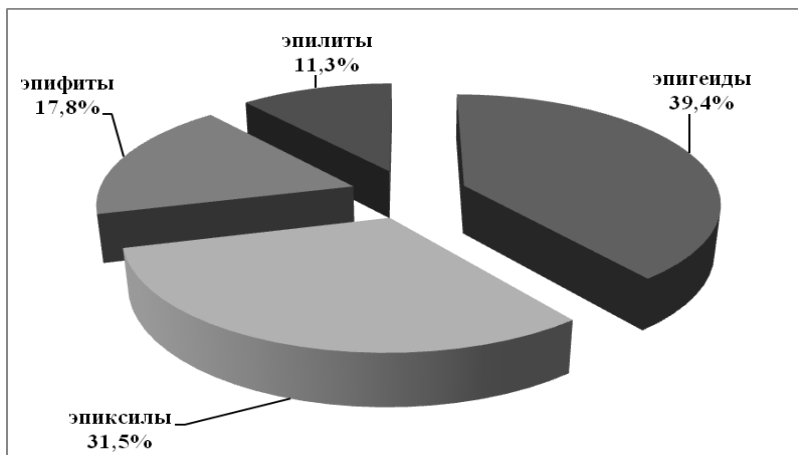
Характеристика субстратных групп осложняется достаточно широкой экологической валентностью мохообразных. Многие виды выбирают для своего поселения не один субстрат, а несколько. Виды стенотопные чаще всего бывают редкими в бриофлоре региона. Однако, несмотря на общие для субстратных групп виды, сами группы значительным образом отличаются друг от друга. Различны таксономические показатели, характеризующие экологические особенности того или иного субстрата.

### **7.2.1. Эпигейная группа бриофитов**

Почва является одним из самых важных субстратов для поселения моховидных не только на территории УР, но и в других регионах, расположенных в таежной зоне. Напочвенный моховой покров особенно хорошо развит в лесах и на болотах.

На почве в Удмуртии зарегистрировано 39,4 % от общего числа видов мохообразных (рис. 2). Наибольшим числом эпигейных видов представлены семейства Sphagnaceae (22 вида), Mniaceae (18), Brachytheciaceae, Dicranaceae (по 17), Amblystegiaceae (16), Bryaceae (12), Polytrichaceae (9). Большая роль семейств Sphagnaceae и Am-

blystegiaceae в сложении напочвенной бриофлоры отражает широкое распространение переувлажненных фитоценозов на территории республики. Самыми многовидовыми родами являются *Sphagnum* (22), *Ptychostomum* (11), *Plagiomnium*, *Dicranum* (по 8), *Brachythecium*, *Dicranella*, *Sciuro-hypnum* (по 6).



**Рис. 2. Представленность субстратных групп в бриофлоре Удмуртской Республики**

Напочвенные бриофиты играют значительную роль в сложении различных типов лесов, болот, пойменных лугов. Например, в хвойных и хвойно-мелколиственных лесах напочвенный моховой покров формируют такие известные доминанты, как *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomiadelphus triquetrus*. Многие бриофиты первыми появляются на нарушенных участках и образуют пионерные сообщества (*Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Ptychostomum imbricatulum*).

Роль эпигейных бриофитов значительна. Так, по данным Л.В. Бардунова (1984), моховой покров в лесу снижает размах и скорость колебаний температуры, влажности, освещенности

и, таким образом, улучшаются условия для прорастания семян лесных растений, а также для развития проростков молодых растений.

Общее проективное покрытие напочвенных бриофитов в среднем составляет около 30-50 %, реже в хвойных лесах, на верховых болотах общее проективное покрытие достигает 80-100 %. Большинство эпигейных бриофитов приурочено к мезогигрофитным условиям (Ложкина, 1970). Наиболее густой моховой покров формируется в хвойных или смешанных лесах с малой долей листовенных пород, что связано с меньшим развитием лесной подстилки, которая образуется из опадающих листьев, ветвей, стеблей трав (Ложкина, 1970; Косачева, 1989; Бардунов, 1992).

Нередко напочвенные мхи поселяются в основании стволов деревьев. Подобное поведение напочвенных бриофитов объясняется накоплением гумуса у самого основания стволов и выступающих корней, а также вытаптыванием участков леса (Слука, Абрамова, 1984). При этом очевидно, что в лесах с малой рекреационной нагрузкой моховой покров лучше развит, нежели в парках и скверах (т.е. в местах, наиболее часто посещаемых людьми). Чутко реагирующий на повреждения моховой покров восстанавливается крайне медленно. Обычно восстановление происходит за счет оставшейся части дернинки, молодых веточек (Ребристая и др., 1993). Легче всего восстанавливаются дерновинки таких мхов как *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens*.

По характеру задернованности почвы, все эпигейные бриофиты можно условно разделить на 2 группы: задернованной и незадернованной почвы. Отсутствие дерна на почве может быть следствием естественных и искусственных (антропогенных) причин. Такие местообитания обычно слабо заселяются растениями, в том числе моховидными.

Естественные причины подразумевают обнажение почвы без участия человека. Такие обнажения формируются в прибрежно-водных местообитаниях, в оврагах. На естественных обнажениях по берегам водоемов предпочитают поселяться такие виды как

*Atrichum undulatum*, *A. flavisetum*, *Conocephalum conicum*, *Rhizomnium punctatum*. На хорошо освещенных местах по опушкам лесов, на суходольных лугах часто встречается *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*.

Видовой состав бриофитов, растущих на антропогенно нарушенных местообитаниях, оказывается довольно специфичным и бедным по количеству видов. Антропогенно нарушенную почву чаще всего заселяют *Funaria hygrometrica*, *Pohlia nutans*, *Leptobryum pyriforme*, *Ceratodon purpureus*. На более увлажненных участках встречаются влаголюбивые виды: *Marchantia polymorpha*, *Leptobryum pyriforme*, *Polytrichum commune*.

Как разновидность антропогенно нарушенных местообитаний может рассматриваться уплотненная почва (края тропинок, дорог, пустыри). Такое изменение почвенного покрова является неотъемлемым признаком городской среды. На уплотненной почве селятся в основном *Ptychostomum imbricatum*, *B. argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Eurhynchiastrum pulchellum*. Незадернованная почва является временным экотопом, и в течение нескольких десятилетий вновь полностью задерновывается.

Бриофиты, характерные для задернованной почвы, поселяются в лесах, на пойменных лугах, болотах. Представителями являются виды рода *Plagiomnium* (*P. medium*, *P. cuspidatum*) и *Dicranum* (*D. polysetum*, *D. majus*).

### 7.2.2. Эпиксильная группа бриофитов

На гнилой древесине в УР зарегистрировано 31,5 % от общего числа видов (цв. вкл., фото. 34). Наибольшим разнообразием обладают семейства *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae* (по 15 видов), *Dicranaceae* (13), *Bryaceae* (12), *Mniaceae* (11). Самыми многовидовыми родами являются *Dicranum* (11), *Ptychostomum* (10), *Plagiomnium*, *Sciuro-hynum* (по 6).

Бриофиты гнилой древесины лучше всего представлены в лесах и на болотах. Облигатными эпиксилами являются *Tetraphis*

*pellucida*, *Dicranum flagellare* и *Platygyrium repens*. Остальные виды встречаются и на других субстратах. Их поселение существенно зависит от условий окружающей среды, типа растительности, влажности воздуха, затенения и т.д.

Во многих лесах, в связи с их заболоченностью, а также вдоль лесных речек и ручьев накапливается очень много гнилой древесины в виде так называемого колодника и валежа. Большое число малодоступных заболоченных лесных районов не позволяет проводить повсеместную санитарную очистку леса. Часто влияние на рост мхов-эпиксиллов оказывает и сама видовая принадлежность разложившейся древесной породы.

Видовой состав может меняться в зависимости от степени разложения древесины (Ложкина, 1970; Бардунов, 1984, 1992). На начальной стадии разложения древесины здесь продолжают расти мхи-эпифиты и виды, встречающиеся на комлевой части стволов деревьев (Косачева, 1989) – *Dicranum fuscescens*, *D. fragilifolium*, а также довольно часто присутствуют *Pylaisia polyantha*, *Callicladium haldanianum*, *Brachythecium salebrosum* и другие виды. По мере дальнейшего разложения древесины идет ее заселение обычными мхами напочвенного покрова – *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и др. Наибольшим разнообразием видов мхов отличается среднеразложившаяся древесина. На последней стадии ее разложения наблюдается уже ограниченное число видов (около 10). Из них наиболее распространены *Riccardia latifrons*, *Tetraphis pellucida*, *Campylophyllopsis sommerfeltii*. Почти совершенно разложившийся колодник переходит в рыхлую богатую подстилку и заселяется видами рода *Plagiomnium* – *P. drummondii*, *P. cuspidatum*.

Обилие мертвого органического вещества придает своеобразие экологическим особенностям колодника, и поэтому у мхов гниющей древесины появляются некоторые черты сапрофитных организмов (Косачева, 1989).

### 7.2.3. Эпифитная группа бриофитов

На коре живых деревьев в Удмуртии зарегистрировано 17,8 % видов мохообразных (цв. вкл., фото. 31). Больше всего эпифитных мохообразных отмечено в семействах Brachytheciaceae (13 видов), Amblystegiaceae (12), Bryaceae (7), Mniaceae, Pylaisiaceae (по 6). Самыми многовидовыми родами являются *Ptychostomum* (6 видов), *Brachythecium*, *Dicranum*, *Sciuro-hyprnum* (по 5).

Эпифиты предпочитают поселяться на лиственных породах деревьев, таких как липа мелколистная (*Tilia cordata*), осина (*Populus tremula*), береза (*Betula sp.*), тополь (*Populus sp.*) и ряда других (рис. 3).

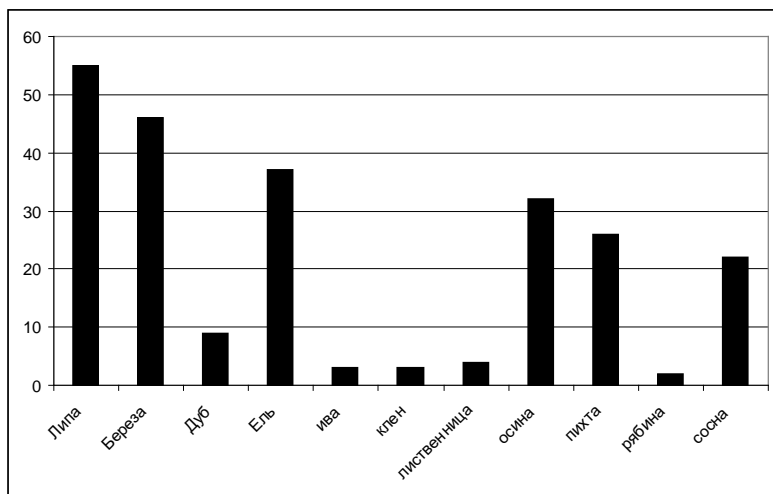


Рис. 3. Представленность эпифитных видов мохообразных на стволах различных пород деревьев

При этом эпифитные мхи формируют коврики (синузии), обычно состоящие из 3-6 (реже 10) видов мохообразных. На хвойных породах, таких как ель (*Picea sp.*), сосна (*Pinus sylvestris*), пихта (*Abies sibirica*), эпифитные мхи поселяются реже. В большинстве случаев они формируют небольшие группировки на выступающих корнях, в основании ствола и редко поднимаются выше 60 см. Та-

кую “ограниченность” поселения можно объяснить особенностями коры: там, где кора гладкая, нешелушащаяся – характерно большее развитие моховых синузий (Ложкина 1970; Слука 1990).

На осине особенно часты *Pylaisia polyantha*, *Lewinskya speciosa*, *Neckera pennata*, *Amblystegium serpens*, *Leskea polycarpa*, *Homalia trichomanoides*. В основании стволов осин встречаются типичные эпиксилы (*Tetraphis pellucida*) и разнообразные по видовому составу напочвенные мхи.

Для берез характерны: *Dicranum fuscescens*, *D. montanum*, *Sanionia uncinata*, *Amblystegium serpens*, *Lewinskya speciosa*, *Callicladium haldanianum*, а в примеси часты *Plagiothecium rossicum*, *Plagiomnium cuspidatum*. На рябине можно встретить: *Pylaisia polyantha*, *Amblystegium serpens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Brachythecium campestre*; на черемухе – *Sanionia uncinata*, *Drepanocladus polygamus*, *Leskea polycarpa*, *Leptodictium riparium*; на иве – *Sanionia uncinata*, *Callicladium haldanianum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Amblystegium serpens*, *Pylaisia polyantha*.

Хвойным породам также присуще совместное произрастание эпифитных и напочвенных мхов. На ели часты: *Pylaisia polyantha*, *Plagiothecium denticulatum*, *Plagiomnium cuspidatum*. Менее благоприятна для роста бриофитов кора пихты (*Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium rossicum*, *P. denticulatum*, *Tetraphis pellucida*).

Таким образом, из описания видового состава эпифитных бриофитов видно, что строгой приуроченности к определенным древесным породам среди них не установлено, хотя определенное тяготение целого ряда мхов к некоторым древесным породам отмечено (*Pylaisia polyantha*, *Lewinskya speciosa*, *Dicranum montanum*). Вероятно, каждый вид или хотя бы род деревьев характеризуется присущим лишь ему сочетанием показателей микроклимата, начиная с которого на его коре, при определенном ее возрасте, способны поселяться бриофиты, в чем и выражается качественная специфика соответствующих эпифитных местообитаний. По-видимому, наиболее существенны особенности коры деревьев, прежде всего, круп-

ных систематических групп, таких как голосеменные и покрытосеменные, хотя они и в пределах каждой из указанных групп также весьма значительны. По мере старения коры, данные различия сглаживаются за счет возрастания ее трещиноватости, пористости, накопления в трещинах гумуса и пыли. Это, однако, менее всего затрагивает кору сосны в связи с ее особыми свойствами, и в данном случае микроклимат играет ограниченную роль.

Группа эпифитных бриофитов очень интересна. Появление способности к произрастанию на коре живых деревьев является расширением бриофитами их экологической сферы и следствием реализации их ведущей жизненной стратегии, заключающейся в уклонении от конкуренции и повышении выносливости, а также возрастании степени резистентности. Исходным моментом для эпифитизма послужила потенциальная способность бриофитов к развитию такого свойства, как ксероморфность (Рыковский, 1989).

Местообитания на коре деревьев, названные некоторыми авторами экологически экстремальными, безусловно, являются для мхов вторичными (в историческом аспекте). Бриофиты в качестве фототрофных растений с примитивной ризоидальной системой едва ли в состоянии получить необходимое им водно-минеральное питание из коры деревьев. Такой субстрат явно беден и доступной моховидным влагой, и минеральными веществами. Кора деревьев используется бриофитами преимущественно в качестве места прикрепления, фиксации гаметофита, что позволяет им уклониться от конкурентного давления других растений и более конкурентноспособных видов мохообразных. Влагу и элементы минерального питания эпифитные мхи получают в основном из атмосферных осадков (частично увлекающих при стекании по коре деревьев также элементы питания) и водяных паров влажного воздуха.

По мнению С.С. Шварца (1980), стимул к процессу освоения новых экониш возникает лишь в сложных, богатых видами сообществах. Именно в таких условиях обостренная конкуренция вынуждает организмы занять наиболее выгодную позицию в экосистеме. Однако при



этом не следует ожидать проявления узкой специализации тех или иных видов мохообразных к определенным видам деревьев.

Разными авторами отмечаются различные факторы, влияющие на эпифитные бриофиты. Некоторые считают, что одним из важнейших факторов среды для эпифитов является природа коры дерева-хозяина, но на нее накладывается действие микроклимата. Также важными факторами для эпифитов считались возраст дерева и текстура коры (Симонов, Маник 1987; Ложкина 1970).

Другие, например Л.В. Бардунов (1984), указывали, что свойства коры не оказывают существенного влияния на видовой состав эпифитов. Эти качества, как он полагает, более существенно влияют на степень развития мхов, чем на их видовой состав.

Г. Смит (Smith, 1982), анализируя итоги изучения эпифитизма, указывает, что деревья представляют широкое разнообразие типов местообитаний для эпифитов в зависимости от световой интенсивности и относительной влажности, атмосферного загрязнения, на которые в свою очередь влияют географическая локализация и близость других деревьев, а также физическая и химическая природа дерева-хозяина. Вишне夫斯基 (Wisniewski, 1930) отмечал, что у многих эпифитов географический ареал шире, чем у деревьев-хозяев. Вероятно, эпифитные бриофиты могут быть почти индифферентными к видам деревьев в районах с благоприятными условиями, но характерны для определенных видов деревьев на территориях с неблагоприятными условиями (Phillips, 1951; Piippo, 1982).

Эпифитные бриофиты имеют некоторые особенности, позволяющие им улавливать атмосферную влагу (Еленкин, 1925) и солнечный свет. Так, для улавливания атмосферной влаги эпифитам служат следующие приспособления (Ложкина, 1970): перистоветвистые стебли с обильными ризоидами, как у *Leskea polycarpa*, *Pylaisia polyantha*; волнистые или складчатые с отвороченными краями листья (*Homalia trichomanoides*, *Neckera pennata*); папиллозные клетки, сережчато- и почкообразнооблиственные побеги (*Nyholmia obtusifolium*).

Основным приспособлением к световому режиму считается форма роста. Так, большинство эпифитных моообразных светлюбивы и относится к акрокарпным видам с ортотропным ростом (*Lewinskya speciosa*, *Nyholmiella obtusifolium*, *Dicranum montanum*), верхушки стебельков которых освещаются солнечными лучами, а остальные части побегов находятся в значительно затененных условиях. У плеврокарпных, тенелюбивых мхов характерной особенностью роста является рост в длину с плоскими, горизонтальными побегами с двурядным расположением листьев (*Neckera pennata*, *Homalia trichomanoides*). Кроме того, среди эпифитов почти отсутствуют виды, имеющие крупные размеры (Бардунов, 1992).

По высоте произрастания можно выделить 2 группы эпифитных мхов: комлевые эпифиты и собственно эпифиты. Граница разделения определяется зимой средней высотой снежного покрова, а летом – высотой поднятия влаги по стволу. Выше этой границы (выше 60 см) произрастают собственно эпифиты.

Комлевые эпифиты (цв. вкл., фото. 33) произрастают на высоте от 0 до 60 см. К ним относятся различные виды рода *Plagiomnium* (*P. cuspidatum*, *P. medium*), *Brachythecium salebrosum*, *Lophocolea heterophylla*, *Plagiothecium rossicum*, *P. denticulatum*. Как примесь к ним встречаются мхи напочвенного покрова: *Pleurozium schreberi*, *Hylacomia delphus triquetrus*. Выше их обычно сменяют облигатные эпифиты: *Homalia trichomanoides*, *Neckera pennata*, *Radula complanata*, *Lewinskya speciosa*.

#### 7.2.4. Эпилитная группа бриофитов

Эпилитные бриофиты поселяются на каменистых субстратах (цв. вкл., фото. 32). Так как в УР нет скальных выходов, то в естественных условиях эпилиты поселяются на песчанике по берегам крупных рек. Но чаще они встречаются на камнях «антропогенного» происхождения: шлаковых камнях, кирпичках (отдельные кирпичи и в стенах домов), бетонных плитах и столбах.

На каменистых субстратах в УР зарегистрировано 11,3 % видов. Наибольшее разнообразие эпилитных видов характерно для семейств Brachytheciaceae (11 видов), Amblystegiaceae (10), Bryaceae, Pottiaceae (по 9). Самыми многовидовыми родами являются Ptychostomum (8 видов) и Brachythecium (5). Высокое положение семейства Pottiaceae (3 место вместо 9 в семейственно-видовом спектре УР) отражает специфичность его представителей. Облигатные эпилиты представлены только 3 видами (*Grimmia ovalis*, *Schistidium apocarpum*, *S. submuticum*). Остальные виды бриофитов, встреченные нами на камнях, поселяются на нарушенной почве (*Barbula unguiculata*, *B. convoluta*, *Bryum pseudo-triquetrum*) или на стволах деревьев (*Pylaisia polyantha*, *Nyholmiella obtusifolium*). При этом некоторыми авторами (Рыковский, 1989) указывается, что именно дефицит влагонасыщения вынуждает бриофиты становиться эпилитами.

### **7.2.5. Специфические субстратные группы бриофитов**

Нами были выделены две дополнительные субстратные группы бриофитов: искусственных и обугленных органических субстратов. Появление этих групп связано, прежде всего, с возросшей хозяйственной деятельностью человека. Так, многочисленные свалки мусора, спонтанно возникающие по периметру населенных пунктов, дают большое количество новых субстратов для бриофитов. Обычно на таких субстратах конкуренция со стороны других высших растений очень низка или вообще отсутствует. Однако бриофиты на подобных субстратах не формируют каких-либо постоянных групп, скорее это вызвано переселением бриофитов с других субстратов (например, почвы) в связи с усилением межвидовой конкуренции. Чаще всего на таких субстратах моховидные не были достаточно развиты, реже дерновинки бриофитов занимали значительную площадь, многие виды спороносили. Таксономически бриофиты таких субстратов являются представителями только двух семейств – Brachytheciaceae и Bryaceae.

На различных искусственных органических субстратах (автомобильные покрышки, резиновая обувь) отмечены *Brachythecium salebrosum*, *Pohlia nutans* и *Ptychostomum imbricatulum*. Последние два вида встречены также на резиновом уплотнителе между рамами в городском общественном транспорте.

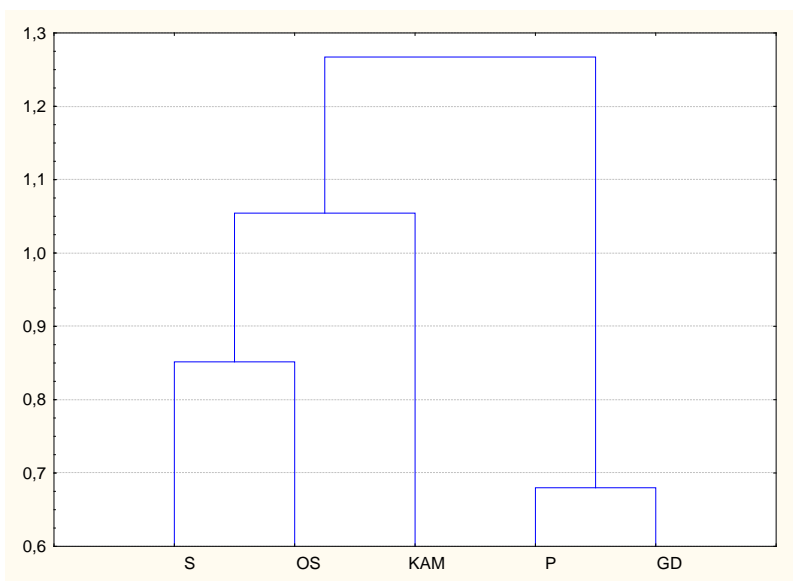
Моховидные группы обугленных органических субстратов поселяются на кострищах, местах пожаров; на древесном угле и обугленной древесине. Эти местообитания, как правило, отличаются высокой освещенностью и располагаются на опушках, полянах. Здесь создаются несколько иные условия обитания: обогащенность азотом, бедность многими органическими соединениями, уплотненность почвы горелых мест. Этому обычно сопутствует повышенная влажность субстрата. Чаще всего на данном субстрате встречаются *Ptychostomum imbricatulum*, *Funaria hygrometrica*, *Marchantia polymorpha*, реже – *Pohlia nutans* и *Streblotrichum convolutum*.

#### **7.2.6. Сравнение субстратных групп бриофлоры Удмуртии**

При сравнении бриофлор различных субстратных групп учитывались не только количественные, но и качественные показатели флористического разнообразия. Для выявления степени общности был использован коэффициент Жаккара (Мэгарран, 1992). На основе вычисленных значений коэффициентов были построены дендриты методом кластерного анализа. Полученная схема (рис. 4) позволила оценить степень сходства сравниваемых бриофлор по таксономической структуре. Наиболее близки бриофлоры эпигейных и эпиксильных бриофитов. Многие виды напочвенных мохообразных часто поселяются на сильно разложившейся древесине, создавая тем самым значительный вклад в группу видов гнилой древесины.

Группы эпифитных и комлевых бриофитов также довольно близки, однако сходство между ними меньше, чем между эпиксильными и эпигейными моховидными. Помимо облигатных эпифитов, которые могут поселяться и в основании ствола дерева, к комлевым

эпифитам относится часть видов, встречающихся на почве и гнилой древесине.



**Рис. 4. Дендрограмма кластеризации бриофлор субстратных групп Удмуртской Республики**

Евклидово расстояние. Метод Варда.

Примечание. S – эпифитная группа, OS – группа комлевых эпифитов, КАМ – эпилитная группа, P – эпигейная группа, GD – эпиксильная группа.

Близкое положение к эпифитным бриофитам группы эпилитных моховидных отмечается многими авторами. Многие виды эпифитных бриофитов могут переходить на эпилитный субстрат. Так, согласно В. Варесчи (Vareschi, 1933), с увеличением высоты и континентальности климата в Альпах эпифитные бриофиты и лишайники переходят на скалы, так как этот субстрат представляет здесь как бы океанические микроместообитания. По М. Слэк (Slack, 1976), именно дефицит влагонасыщения вынуждает бриофиты и лишайники становиться эпилитами. На скально-каменистом суб-

страте эпифиты способны проникать дальше к северу или в более высокие пояса гор, поскольку скалы – более влажный субстрат в этих условиях, чем древесные стволы. Л.В. Бардунов (1984) отмечает исключительное или почти исключительное распространение на скально-каменистом субстрате в области южносибирских гор (континентальная территория) ряда видов мхов, которые в Европе обычно выступают в качестве и эпифитов и эпилитов.

Тенденция к поселению эпифитных мхов на скально-каменистом субстрате не случайна. Она связана с определенной экологической общностью коры и камней как субстрата для мхов, особенно в более ксерических экотопах. Поэтому многие физические признаки являются сходными для местообитаний на коре и скально-каменистом субстрате: прежде всего его бедность элементами питания, чередование достаточно влагообеспеченных и засушливых периодов, а также другие показатели (Бардунов, 1984). По мнению Г.Ф. Рыковского (1989), поверхностное закрепление на субстрате с помощью ризоидов, а не корней (более избирательных к субстрату), обуславливает принципиальную возможность мхов-эпифитов в ряде случаев осваивать и каменистый субстрат. К эпилитному образу жизни эпифитные мхи побуждают похолодание и возрастание континентальности климата.

Распределение видов мохообразных по субстратам характеризует бриофлору Удмуртии как преимущественно эпигейную.

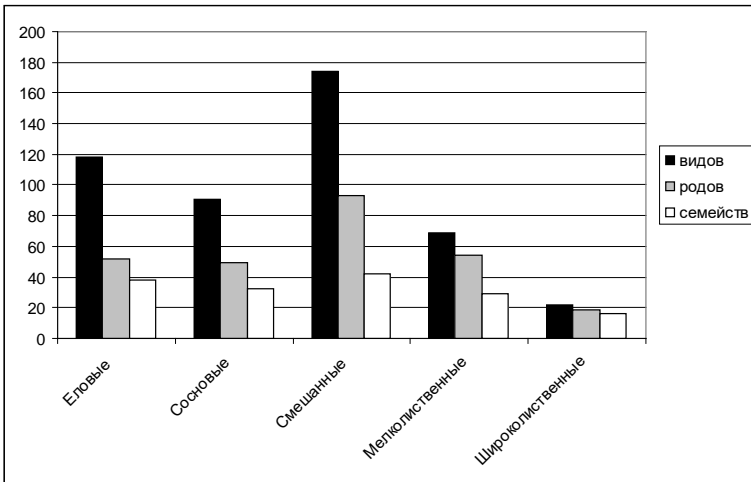
### ***7.3. Распределение моховидных по типам сообществ***

Многие виды мохообразных тесно связаны с определенными ценозами. Нами прослежены особенности распределения видов бриофитов на территории Удмуртской Республики в следующих типах сообществ: лесных, луговых, болотных, прибрежно-водных и антропогенных. В соответствии с этим выделены объединенные парциальные флоры бриофитов лесных, луговых, болотных, прибрежно-водных и нарушенных сообществ.

### 7.3.1. Бриофлора лесных сообществ

Леса являются самым распространенным зональным типом естественной растительности на территории Удмуртской Республики. Мохообразные встречаются во всех типах лесных сообществ, нередко выступая в роли доминантов напочвенного покрова или эдификаторов.

Под пологом лесов республики зарегистрировано 190 видов мохообразных из 102 родов и 49 семейств, что составляет 74,8 % всего видового состава бриофитов исследуемого региона. Это достаточно высокий показатель видового разнообразия моховидных. Для сравнения можно привести следующие цифры: в лесах всей Республики Коми произрастает 227 видов мхов (Железнова, Шубина, 1993; Железнова, 1994), Среднего Тимана – 171 вид (Железнова, 1978), Южного Тимана – 159 видов (Железнова, 1988), Республики Башкортостан – 289 видов (Баишева и др., 2015). Таксономическое разнообразие бриофитов в различных лесных сообществах представлено на рис. 5.



**Рис. 5. Таксономическое разнообразие бриофитов различных типов лесных сообществ**

Наибольшим разнообразием в лесных сообществах республики обладают семейства Brachytheciaceae (17 видов) и Dicranaceae (15), Amblystegiaceae (14 видов), Mniaceae (13), Bryaceae (12), Sphagnaceae (11), Polytrichaceae (9). Большое участие семейств Sphagnaceae и Amblystegiaceae отражает значительное увлажнение или заболоченность лесных фитоценозов. Самыми многовидовыми родами являются Sphagnum (11), Plagiomnium (7), Brachythecium (6), Sciuro-hypnum (6).

Указанные таксономические группы мхов являются характерными для многих растительных зон Северного полушария: тундровой, таежной, зоны смешанных и широколиственных лесов, лесостепной (Абрамова, Абрамов, 1977б; Бардунов, 1989). Своеобразие бриофлоры лесов Удмуртской Республики проявляется, прежде всего, в более активной роли семейств Dicranaceae, Amblystegiaceae, Brachytheciaceae и Mniaceae и таких родов, как Brachythecium, Sciuro-hypnum и Plagiomnium. В составе перечисленных ведущих семейств и родов преобладают виды, обычные для таежной зоны, к числу которых относятся такие известные доминанты напочвенного покрова таежных лесов, как *Pleurozium schreberi*, *Hypnum splendens*, *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*, *Hypnum delphus triquetrum*, *Sphagnum girgensohnii*. В лесных насаждениях бриофиты заселяют почву, стволы деревьев, гниющую древесину, нарушенные участки (обочины лесных троп, мелкозем на корнях вывороченных деревьев, незадернованные участки почвы у вывороченных деревьев).

### **7.3.1.1. Парциальная бриофлора еловых лесов**

Еловые леса на территории Удмуртской Республики являются зональным типом растительности. Они распространены на самых разных почвах, отличающихся по характеру увлажнения и питания. Значительные площади ельников сосредоточены в северной части Удмуртии. Во всех типах ельников отмечено 118 видов, 52 рода



и 38 семейства мохообразных, что превышает аналогичный показатель в сосновых и мелколиственных лесах республики.

Специфической чертой еловых насаждений республики является относительно высокое разнообразие видов из семейств Sphagnaceae и Amblystegiaceae, что указывает на избыточное увлажнение почв ельников. В еловых лесах наибольшее число видов мхов было отмечено на почве – 75,4 % от общего числа видов мохообразных еловых лесов. На гниющей древесине отмечено 44,9 %, на стволах деревьев – 11,9 %. Напочвенные мохообразные играют большую роль также в еловых лесах других регионов – Карелии (Волкова, 1977; Абрамов, Волкова, 1985), европейского Северо-Запада России (Абрамова, Абрамов, 1977а; Бьюнова, 1989), юго-западной Якутии (Кривошапкин, 1998). В различных еловых сообществах республики видовой состав бриофитов, произрастающих на перечисленных субстратах, не оставался постоянным.

Ельники зеленомошные характеризуются хорошо развитым моховым покровом и невысоким видовым разнообразием моховидных (в ассоциациях данного типа леса было зафиксировано от 14 до 16 видов). Общее проективное покрытие мхов составляет 55-85 %. Снижение флористического разнообразия здесь, как правило, компенсируется возрастанием доли и численности активных видов. Это характерно и для других регионов (Мартыненко, 1990). В бруснично-, чернично- и кислично-зеленомошных еловых сообществах на умеренно увлажненной почве эпигейные мохообразные образуют сплошной напочвенный покров из немногих видов: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*. На влажных местах растут *Climacium dendroides*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*, *Dicranum bonjeanii*, *Sphagnum girgensohnii*, *Brachythecium mildeanum*.

Более разнообразен видовой состав бриофитов на гниющей древесине. Здесь кроме эпиксильных бриофитов (*Tetraphis pellucida*, *Pohlia nutans*, *Dicranum fuscescens*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Riccardia latifrons*), собранных только на этом

субстрате, были также зарегистрированы и ранее указанные напочвенные мохообразные. На основаниях стволов елей в зеленомошных еловых насаждениях поселяются эпигейные и эпиксильные виды: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum majus*, *D. fuscescens*, *Pohlia nutans*, *Brachythecium mildeanum*, *B. salebrosum*, *Lophocolea minor*, *L. heterophylla*, *Fuscocephaloziopsis connivens*.

Значительно большее число видов мохообразных встречается в травянистых ельниках. Для древостоя таких лесов характерна примесь березы. Разнообразие бриофитов в них оценивается в 25-36 видов. Несмотря на богатый видовой состав мхов, напочвенный покров чаще всего не бывает сплошным, бриофиты растут отдельными большими пятнами (общее проективное покрытие мхов в еловых лесах составляет около 30-40 %). Кроме видов мохообразных, отмеченных в рассмотренных еловых сообществах, здесь на почве произрастают также *Plagiomnium ellipticum*, *P. medium*, *Mnium spinosum*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Timmia megapolitana*. На переувлажненных участках почвы в ельниках разнотравных флористический состав эпигейных бриофитов увеличивается за счет влаголюбивых видов мохообразных: *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *Sphagnum squarrosum*, *S. centrale*, *S. warnstorffii*, *S. wulfianum*, *Calliergonella lindbergii*, *Mnium stellare*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Apopellia endiviifolia*, *Blazia pusilla*.

Эпиксильные бриофиты представлены в основном тем же набором видов, что и в зеленомошных ельниках, но к ним добавляются еще *Brachytheciastrum velutinum*, *Drepanocladus polygamus*, *Brideliella wahlenbergii*, *Thuidium recognitum*. На коре заиленных поваленных деревьев встречаются *Fissidens bryoides*, *F. osmundoides*, *Myrinia pulvinata*, *Amblystegium serpens*, *Eurhynchiastrum pulchellum*. Кроме того, в разнотравных еловых сообществах были зарегистрированы моховидные, поселяющиеся в нижней части стволов елей и берез – *Blepharostoma trichophyllum*, *Anomodon longifolius*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Hyloco-*

*miadelphus triquetrus*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium ros-sicum*, *Dicranum fuscescens*, *Sanionia uncinata*.

Среди мхов, произрастающих в ельниках только на коре бе-рез, следует отметить следующие виды: *Dicranum fragilifolium*, *D. scoparium*, *Nyholmia obtusifolium*, *Lewinskya elegans*, *L. speciosa*, *Pylaisia polyantha*. Таким образом, видовой набор эпигейных, эпиксильных и эпифитных мхов в травянистых еловых насаждениях более разнообразен, чем в зеленомошных ельниках. Несколько иной флористический состав листостебельных мхов характерен для ело-во-березовых травяно-сфагновых лесов. В таких лесных сообще-ствах в образовании сплошного напочвенного покрова, наряду с зелеными мхами *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Pleurozium schreberi*, *Calliergon cordifolium*, *Aulacomnium palustre*, *Calliergonel-la lindbergii*, *Climacium dendroides*, участвуют и сфагновые мхи: *Sphagnum girgensohnii*, *S. riparium*, *S. squarrosum*, *S. wulfianum*, *S. russowii*. Общее проективное покрытие листостебельных мхов достигает 75-85 %.

На основаниях стволов елей и берез чаще всего растут *Clima-cium dendroides*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *San-ionia uncinata*, *Homalia trichomanoides*, *Aulacomnium palustre*, *Camp-ylidium sommerfeltii*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и некоторые другие виды. Пни и колоды заселяют *Tetraphis pellucida*, *Pleurozium schreberi*, *Campylophyllopsis sommerfeltii*, *Hylocomium splendens*, *Lepidozia reptans*. На нарушенных участках в еловых сообществах отмечено 19 видов листостебельных мхов (*Pogonatum urnigerum*, *Dicranella varia*, *Leptobryum pyriforme*, *Ditrichum heteromallum*, *Ce-ratodon purpureus*). Напочвенный покров на вырубках под линии электропередач в еловых лесах формируется в основном за счет растений коренных фитоценозов и пионерных видов. Оставшиеся группировки мохообразных обнаруживаются по опушкам вдоль просек, а также у оснований единичных деревьев, пней, валежин.

На открытых сухих хорошо освещенных местах с нарушен-ным напочвенным покровом мхи представлены широко распро-

страненными и космополитными видами: *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Leptobryum pyriforme*.

### **7.3.1.2. Парциальная бриофлора сосновых лесов**

Сосновые леса на территории Удмуртии относятся к азональным типам растительности. В олиготрофных сосняках, произрастающих на бедных, сильноподзоленных почвах, создаются свои характерные эдафические и фитоклиматические условия, которые приводят к резкому уменьшению разнообразия эутрофных видов растений. В сосновых лесах Удмуртской Республики насчитывается 91 вид мохообразных, относящихся к 49 родам и 32 семействам. Видовое разнообразие мохообразных в сосновых сообществах Удмуртии в 1,3 раза меньше, чем в еловых. Такая же закономерность отмечена В.А. Мартыненко (1990) для сосудистых растений в равнинных хвойных лесах. Наиболее крупными семействами в сосновых сообществах являются Brachytheciaceae (10 видов), Mniaceae (9), Bryaceae, Dicranaceae, Polytrichaceae (по 7). Лидирующие по количеству видов роды в сосновых лесах иные, чем в ельниках. Преобладание таких родов как *Polytrichum* и *Ptychostomum* объясняется более сухими и бедными почвами. Значительная часть видов бриофитов в сосновых насаждениях, так же, как и в еловых, произрастает на почве. Это одна из отличительных черт лесных сообществ не только нашего, но и других регионов (Попова, 1984; Хмелев, Попова, 1986, 1988; Бойко, 1992). На почве в сосновых лесах республики зарегистрировано 58,2 % видов мхов, на гниющей древесине – 19,8 %, на стволах деревьев – 30,8 %.

Сосняки беломошные, формирующиеся на сухих бедных песчаных почвах, характеризуются наименьшим видовым разнообразием бриофитов. Моховой покров включает около 10 видов бриофитов, а его проективное покрытие редко достигает 20-30 %. Сосняки чернично- и бруснично-зеленомошные также обнаруживают невысокое видовое разнообразие бриофитов (15-20 видов). Проективное покрытие моховидных варьирует от 30 до 60 %. Характерно,

что доминантами напочвенного покрова в беломошных и зеленомошных сосновых насаждениях являются одни и те же виды: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum juniperinum*. На обнаженном песчаном субстрате в борях и на более сухих местах в сосняках брусничных и черничных часто можно встретить *Polytrichum piliferum*, *Pogonatum urnigerum*. На гниющей древесине поселяются немногочисленные эпигейные и эпиксильные мхи – *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum piliferum*, *Pohlia nutans*, *Dicranum fuscescens*, *Ptilium crista-castrensis*. Только в бору на пне был обнаружен *Tetraplodon angustatus* – редкий эутрофный ксеромезофит. На стволах деревьев в сосняках не было зарегистрировано эпифитов, а в основании стволов сосен произрастали только *Pohlia nutans*, *Dicranum fuscescens*, *Plagiothecium rossicum*.

Более разнообразный флористический состав моховидных (26 видов) отмечен в заболоченных кустарничково-сфагновых сосняках, в травяно-кустарниковом ярусе которых господствуют голубика, багульник, подбел. Общее проективное покрытие бриофитов здесь увеличивается до 75-90 %. Эпигейные виды мохообразных представлены *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*, *P. commune*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum polysetum*, *Calliergon cordifolium*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sphagnum angustifolium*, *S. capillifolium*, *S. fallax*, *S. divinum*, *S. russowii*, *S. warnstoifii*. В обводненных понижениях обычно растут *Sarmentypnum exannulatum*, *Warnstorfia fluitans*, *Sphagnum fallax*, *Apopellia endiviifolia*, *Marchantia polymorpha*, на микроповышениях и возле оснований стволов сосен – *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palustre*, *Pohlia nutans*, *Sphagnum divinum*, *S. russowii*. Среди эпиксильов чаще всего регистрировались *Pohlia nutans*, *Polytrichum strictum*, *Tetraphis pellucida*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. fuscescens*.

Самое большое количество видов моховидных (32 вида) обнаружено в сосняках разнотравных, произрастающих на более богатых и увлажненных почвах, чаще в южных районах республики.

В древостое постоянно отмечается примесь ели. В таких лесах бриофиты не образуют сплошного сомкнутого покрова. Общее проективное покрытие мхов составляет около 30-45 %. На почве и лесной подстилке в этих сосновых сообществах встречаются в основном мезофиты и гигромезофиты: *Climacium dendroides*, *Dicranum majus*, *D. scoparium*, *Sciuro-hypnum curtum*, *S. starkei*, *Drepanocladus aduncus*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. ellipticum*, *P. medium*, *Cirriphyllum piliferum*, *Plagiothecium denticulatum*, *Atrichum undulatum*. На поваленных стволах деревьев, пнях, колодах разрастаются *Sanionia uncinata*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Amblystegium serpens*, *Dicranum fuscescens*, *Brachythecium campestre*, *B. salebrosum*, *Sciuro-hypnum curtum*, *S. starkei*, *S. reflexum*, *Pohlia nutans*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Lophocolea heterophylla*, *Chiloscyphus polyanthos*. Постоянными обитателями оснований деревьев являются *Sanionia uncinata*, *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum fuscescens*, а на нижних ветвях елей поселяются *Sciuro-hypnum curtum*, *Brachytheciastrium velutinum*.

На корнях ветровальных деревьев и на незадернованных участках почвы произрастали виды, многие из которых были обнаружены в подобных местообитаниях в еловых лесах – *Pogonatum urnigerum*, *Dicranella heteromalla*, *Leptobryum pyriforme*, *Polytrichum juniperinum*. В зарастании обочин тропинок и лесных дорог в сосновых насаждениях принимают участие *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Oxyrrhynchium hians*, *Blazia pusilla*, *Climacium dendroides*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium ellipticum*, *Aulacomnium palustre* и многие другие виды мохообразных.

### **7.3.1.3. Парциальная бриофлора пихтовых лесов**

Пихтовые леса возникли на территории Удмуртии в результате хозяйственной деятельности человека: ель под влиянием антропогенных факторов исчезает и типичные для республики елово-пихтовые леса переходят во вторичные пихтарники. Поэтому пихтовые леса реже встречаются на территории Удмуртии и занимают

меньшие площади. В древостое постоянно отмечается примесь ели, березы и осины. На почве, гниющей древесине и стволах деревьев зарегистрирован 21 вид мхов из 15 родов и 9 семейств. Пихта очень требовательна к богатству почв питательными веществами и проточному увлажнению, поэтому под пологом лесов из этой породы встречается множество эутрофных видов мохообразных. Наибольшим видовым разнообразием отличаются семейства Brachytheciaceae (7 видов), Mniaceae (6), Bryaceae (5) и Hylocomiaceae (3). В спектре родов лидируют Brachythecium, Sciuro-hypnum, Pohlia и Plagiomnium (по 3 вида). В пихтовых сообществах эпигейные бриофиты (17 видов) не образуют сплошного напочвенного покрова, а располагаются крупными дерновинками пестрого состава из *Climacium dendroides*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Thuidium recognitum*, *Mnium stellare*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Eurhynchiastrum pulchellum* и некоторых других видов. При этом общее проективное покрытие мхов в пихтарниках достигает 25-30 %.

На гниющей древесине в пихтовых лесах поселяются 10 видов мохообразных, среди которых чаще всего регистрировались *Sanionia uncinata*, *Brachythecium salebrosum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Pylaisia polyantha*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Tetraphis pellucida*, *Amblystegium serpens*, *Plagiothecium denticulatum*. Корни и нижние части стволов деревьев в пихтарниках заселяют виды мхов, произрастающих на почве и гниющей древесине. На коре осины во влажных пихтовых лесах часто поселяются *Leskea polycarpa*, *Nyholmia obtusifolium*. На основаниях стволов елей в таких сообществах можно встретить *Fissidens osmundoides*, *Rhizomnium punctatum*.

#### **7.3.1.4. Парциальная бриофлора хвойно-мелколиственных лесов**

К смешанным насаждениям на территории Удмуртской Республики относятся те лесные сообщества, в древостое которых присутствуют как хвойные породы – ель, сосна, реже пихта, так и мел-

колиственные – береза, осина, липа, но при этом ни одна из перечисленных древесных пород не является господствующей. В смешанных хвойно-мелколиственных лесах произрастает 174 вида мохообразных из 93 родов и 42 семейств. К ведущим семействам бриофитов в хвойно-мелколиственных насаждениях относятся Brachytheciaceae (17 видов), Dicranaceae (14), Amblystegiaceae (14), Mniaceae (12), Bryaceae (12), Sphagnaceae (10), Polytrichaceae (9). Характерной особенностью рассматриваемых растительных сообществ является высокое положение таких семейств, как Mniaceae и Bryaceae. Наибольшим видовым разнообразием отличаются следующие роды: Sphagnum (10 видов), Sciuro-hypnum и Plagiomnium (по 6), Brachythecium и Cephalozia (по 5).

Общее число бриофитов, отмеченных на почве в смешанных лесных сообществах, составляет 83,9 % от общего числа видов в смешанных лесах, на гниющей древесине – 45,8 %, на стволах деревьев – 17,8 %, на нарушенных субстратах – 31 %. Смешанные леса, расположенные в поймах рек и ручьев, являются более богатыми по видовому составу моховидных (120 видов) по сравнению с лесами, произрастающими на водораздельных пространствах (76 видов). Значительный удельный вес в пойменных смешанных лесах имеют эпигейные виды мхов. Однако здесь так же, как и в пихтарниках, напочвенные мохообразные не образуют сплошного покрова. Общее проективное покрытие мхов составляет до 40 %. Достаточно трудно выделить явные доминанты, можно лишь отметить наиболее часто встречающиеся виды мхов: *Climacium dendroides*, *Cirriphyllum piliferum*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium cuspidatum*.

В обводненных понижениях произрастают *Calliergonella cuspidata*, *C. lindbergii*, *Calliergon giganteum*, *Plagiomnium ellipticum*, *Polytrichum commune*, *Marchantia polymorpha*, *Apopellia endiviifolia*. Во влажных смешанных лесных ценозах на гниющей древесине эпиксилы образуют обширные обрастания из *Sanionia uncinata*, *Brachythecium salebrosum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. starkei*, *Eurhyn-*



*chiastrum pulchellum*, *Amblystegium serpens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Riccardia latifrons*, *Chiloscyphus pallescens*. Среди эпиксильных мхов неоднократно также отмечались *Myrinia pulvinata*, *Campylophyllopsis sommerfeltii*, *Lewinskya speciosa*. Эпифитные виды мхов в смешанных лесных сообществах произрастают в основном на коре лиственных деревьев. Так, на стволах лип и осин поселяются *Nyholmiella obtusifolium*, *Lewinskya speciosa*, *Pylaisia polyantha*, *Leskea polycarpa*, *Sanionia uncinata*, *Radula complanata*, *Frullania dilatata*, *Blepharostoma trichophyllum*.

Для разнотравных и кисличных хвойно-мелколиственных смешанных лесов, формирующихся на водораздельных пространствах, характерен следующий видовой состав напочвенных листовидных бриофитов: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Climacium dendroides*, *Sanionia uncinata*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *S. curtum*. Более влажные участки почвы заселяются такими гигрофитами, как *Rhizomnium punctatum*, *Pohlia wahlenbergii*, *Plagiomnium medium*, *Philonotis fontana*, *Ptychostomum weigellii*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum russowii*, *S. girgensohnii*. Общее проективное покрытие мхов здесь достигает 30-40 %. На гниющей древесине встречаются самые обычные для нашего региона виды мохообразных – *Pohlia nutans*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum fuscescens*, *Pleurozium schreberi*, *B. salebrosum*, *Sciuro-hypnum curtum*, *Campylophyllopsis sommerfeltii*, *Plagiothecium rossicum*.

В рассматриваемых растительных сообществах бриофитами активно заселяются также и стволы осин и лип. Обрастания на основаниях стволов деревьев состоят из *Brachythecium salebrosum*, *Sanionia uncinata*, *Plagiothecium rossicum*, *Climacium dendroides*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Campylophyllopsis sommerfeltii*. На высоту до двух и более метров поднимаются по стволам деревьев типичные эпифиты – *Pylaisia polyantha*,

*Nyholmiella obtusifolium*, *Lewinskya elegans*, *Lewinskya speciosa*, *Radula complanata*, *Blepharostoma trichophyllum*.

На мелкоземке, оставшемся на корнях ветровальных деревьев, во всех изученных смешанных лесных ценозах поселяются те же виды бриофитов, что и в ранее рассмотренных лесных сообществах: *Dicranella varia*, *Leptobryum pyriforme*, *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus* и др.

По сухим обочинам троп в смешанных лесных сообществах произрастают типичные лесные мохообразные *Pleurozium schreberi*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, а на обводненных и переувлажненных участках – *Plagiomnium medium*, *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum girgensohnii*. Из видов мхов, характерных для нарушенных местообитаний, здесь были отмечены *Dicranella heteromalla*, *Pogonatum urnigerum*.

#### **7.3.1.5. Парциальная бриофлора мелколиственных лесов**

Мелколиственные леса на территории Удмуртии представлены березовыми, осиновыми и черно- и сероольховыми сообществами. В перечисленных растительных насаждениях отмечено 69 видов, 54 рода и 29 семейств моховидных. По таксономическому разнообразию мохообразных мелколиственные сообщества находятся на последнем месте. Мелколиственные леса проявляют черты сходства с сосновыми ценозами по спектру ведущих семейств и родов. Так, в мелколиственных лесах к числу ведущих семейств мхов относятся те же семейства, что и в сосняках – Brachytheciaceae (10 видов), Mniaceae (7), Dicranaceae (6), Pylaisiaceae (5), Polytrichaceae (4). Однако в мелколиственных сообществах отмечается уменьшение роли представителей семейства Sphagnaceae. Наибольшим видовым разнообразием отличаются роды *Dicranum* (6 видов), *Brachythecium*, *Plagiomnium* (по 4), *Sciuro-hypnum* (3).

В мелколиственных сообществах бриофиты произрастают на следующих субстратах: почва (79,7 % от общего числа видов в мелколиственных лесах), гниющая древесина (34,8 %), стволы деревьев

(43,5 %), нарушенные (21,7 %). По количеству видов, зарегистрированных на стволах деревьев, мелколиственные леса в Удмуртии занимают первое место среди всех лесных сообществ.

В *осинниках* при высокой относительной влажности воздуха и достаточном минеральном питании напочвенный моховой покров не является сплошным, развит слабо, фрагментарно и имеет, как правило, низкое проективное покрытие (1-5 %). Угнетение мохообразных в таких фитоценозах происходит из-за мощного развития травянистого покрова и обильного ежегодного спада листьев деревьев и кустарников (Шубина и др., 1996; Дегтева и др., 1997; Дегтева, 1998). Вследствие перечисленных причин, неконкурентоспособные бриофиты заселяют такие субстраты, как гниющая древесина, основания и стволы живых деревьев, небольшие слабозадернованные участки почвы.

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

осинниках. Среди них особенно выделяется группа видов, более требовательных к условиям минерального питания и увлажнения, поселяющихся в сырых местах на богатой гумусом лесной подстилке. Это, прежде всего, *Plagiomnium medium*, *Climacium dendroides*, *Rho-dobryum roseum*. В осиновых лесах достаточно хорошо представлены эпифиты. Высокая водоемкость коры осины (Шубина, Железнова, 2002), а также наличие трещин и неровностей на поверхности являются важными условиями для развития обрастаний из эпифитных бриофитов. В других областях России также отмечается высокое видовое разнообразие мхов на стволах осин по сравнению с другими древесными породами (Арискина, 1978; Воробьев, 1986; Ignatov et al., 1998; Шубина, Железнова, 2002). Типичных эпифитов, произрастающих выше отметки один метр, выявлено только шесть видов: *Pylaisia polyantha*, *Neckera pennata*, *Lewinskya speciosa*, *Ny-holmiella obtusifolium*, *Homalia trichomannoides* и *Sanionia uncinata*. При этом перечисленные виды являются неизменными спутниками осин (Слука, 1978, 1980; Ignatov et al., 1998). Только *Lewinskya speciosa* нередко поднимается по стволу на высоту до четырех и более метров. Слабое развитие эпифитных обрастаний выше двух метров объясняется влиянием климатических факторов. Низкая температура воздуха в зимний период отрицательно сказывается на эпифитных видах, а снежный покров препятствует вымерзанию и гибели мохообразных, поселяющихся на основаниях стволов (Бардунов, 1984).

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

Фрагментарное развитие напочвенного мохового покрова в целом является характерной чертой всех мелколиственных лесов

(Волкова, 1977; Рыковский, 1980; Попова, 1984; Абрамова, 1995). Слабое развитие мохового покрова характерно для *ольшаников* и *ивняков* Удмуртии. Они распространены на территории Удмуртии нешироко и представлены в основном небольшими узкими полосами вдоль дорог, низинных болот, берегов рек и ручьев, полей и лугов. В ольховых и ивовых сообществах, формирующихся по окраинам низинных болот, напочвенный покров образуют *Climacium dendroides*, *Calliergon giganteum*, *C. cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Sphagnum squarrosum*. Его общее проективное покрытие составляет около 25-30 %. Эпиксильные виды мохообразных представлены значительно разнообразнее. Гниющая древесина сплошь покрывается обрастаниями из *Sanionia uncinata*, *Amblystegium serpens*, *Brachythecium salebrosum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Pylaisia polyantha* и других видов мхов. В ольшаниках и ивняках травянисто-моховых, произрастающих в поймах рек и ручьев, в напочвенном покрове кроме типичных видов зеленых мхов часто встречаются и сфагновые: *Sphagnum squarrosum*, *S. girgensohnii*, *S. divinum*. Для ольховых и ивовых разнотравных сообществ, сформировавшихся на месте лугов, сельскохозяйственных угодий и дорог, характерно наличие таких видов мхов, как *Climacium dendroides*, *Calliergon giganteum*, *C. cordifolium*, *Plagiomnium ellipticum*, *Calliergonella lindbergii*, *Pohlia wahlenbergii*, *Leptobryum pyriforme*, *Drepanocladus aduncus*.

Эпифиты в ольшаниках и ивняках поселяются на стволах лиственных деревьев. Постоянными обитателями коры осины, ольхи и ивы являются *Sanionia uncinata*, *Leskea polycarpa*, *Pylaisia polyantha*, *Lewinskya speciosa*, *Nyholmiella obtusifolium*. Кроме перечисленных видов, на основаниях стволов ив и ольхи неоднократно регистрировались *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *P. weigellii*, *Amblystegium serpens*, *Calliergonella lindbergii*, *Mnium stellare*, *Brachythecium mildeanum*, *Climacium dendroides*.

Проективное покрытие бриофитов в *березовых* разнотравно-зеленомошных насаждениях варьирует от 20 % на участках со средним увлажнением до 50 % в экотопах с избыточным увлажнением. Здесь на почве произрастают типичные таежные мезо- и гигрофиты: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum girgensohnii*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium elatum* и некоторые другие. В переувлажненных березняках разнотравно-сфагновых общее проективное покрытие мхов значительно выше и может достигать 60-70%. Среди представителей рода *Sphagnum* господствующими являются *Sphagnum girgensohnii*, *S. squarrosum* и *S. warnstorffii*, реже встречаются *S. wulfianum*, *S. russowii*, *S. cuspidatum*, *S. angustifolium*, *S. divinum*. В образовании мощного напочвенного покрова участвуют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Climacium dendroides*, *Warnstorffia fluitans*, *Aulacomnium palustre*, *Plagiomnium ellipticum*, *Calliergon cordifolium*, *Dicranum bonjeanii*, а в растительных сообществах с проточным увлажнением еще и *Helodium blandowii*. Закономерность в распределении мхов по основным типам субстратов в березовых сообществах подобна таковой в ранее рассмотренных мелколиственных лесах.

### **7.3.1.6. Парциальная бриофлора широколиственных лесов**

Широколиственные леса на территории Удмуртии представлены первичными и вторичными лесами. К первичным широколиственным лесам относятся дубравы, тянущимися узкими полосами вдоль долин Камы (Ефимова, 1972), Вятки и Кильмези (у границы с Кировской областью), а также располагающиеся на плакорах. Вторичные леса представлены в основном, липняками, кленовниками и ильмовниками.

В широколиственных лесах Удмуртии произрастают 22 вида мохообразных из 19 родов и 16 семейств. Таксономическое разнообразие моховидных в широколиственных лесах на территории республики очень низкое. Во многом это обусловлено неблагопри-

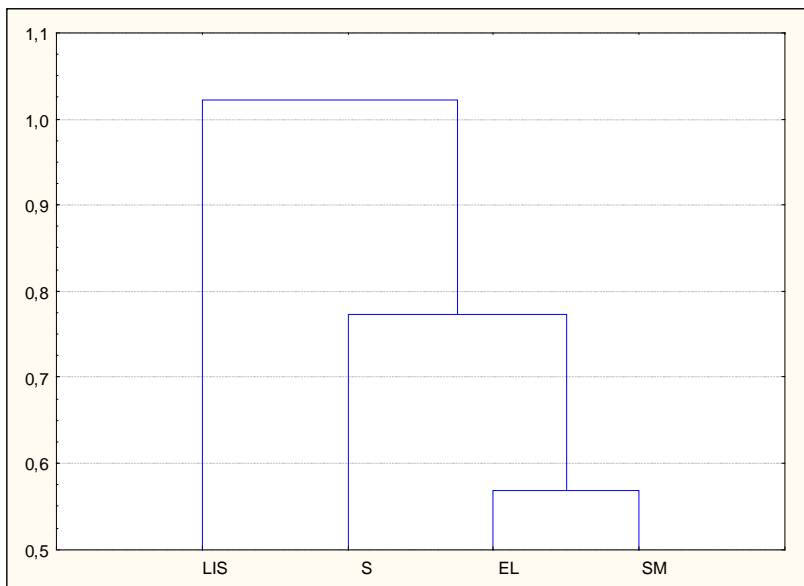
ятным для бриофитов сочетанием экологических факторов: низкой освещенностью, влажностью и часто отсутствием необходимых для поселения бриофитов субстратов. По числу видов лидируют семейства Brachytheciaceae (5 видов), Pylaisiaceae (3) и Orthotrichaceae (3). Наиболее значительными по числу видов являются роды Brachythecium и Orthotrichum (по 3).

Подавляющее большинство видов мохообразных в широколиственных лесах поселяются на гнилой древесине и стволах деревьев (по 10 видов). Виды, встреченные нами на гнилой древесине в дубравах, не являются специфичными для данного субстрата. Многие из них в условиях другого типа леса поселяются чаще на почве (*Plagiomnium cuspidatum*, *Thuidium recognitum* и др.).

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

Напочвенный покров в широколиственных лесах развит очень слабо. Общее проективное покрытие бриофитов редко достигает 8-10 % из-за значительной затененности и малого увлажнения почвы. Благодаря этому в напочвенном покрове широколиственных лесов

отсутствуют гелиофитные гигро- и мезогигрофиты. Эпигейные бриофиты в дубравах представлены видами, характерными для нарушенных мест: *Ditrichum heteromallum*, *Dicranella varia*, *Eurhynchiastrum pulchellum*.



**Рис. 6. Дендрограмма кластеризации бриофлор различных типов лесных сообществ Удмуртской Республики**

Евклидово расстояние. Метод Варда.

Примечание. LIS – лиственные, S – сосновые, EL – еловые, SM – хвойно-мелколиственные леса.

Таким образом, в еловых, сосновых, пихтовых, хвойно-мелколиственных мелколиственных и широколиственных лесах Удмуртской Республики доминируют семейства и рода, характерные для бореальных бриофлор умеренных широт (семейства Dicranaceae, Amblystegiaceae, Brachytheciaceae, Sphagnaceae и рода Dicranum, Polytrichum и Sphagnum). В сложении бриофлоры пихтовых, смешанных хвойно-мелколиственных и мелколиственных ле-



сов, произрастающих на более богатых почвах, отмечается усиление роли семейства Mniaceae.

Сравнение видового богатства бриофитов различных лесов с помощью коэффициента сходства Жаккара показало наибольшую связь видового состава бриофитов еловых и смешанных сообществ (флористический состав моховидных пихтовых и широколиственных сообществ из-за небольшого количества описаний при сравнении не учитывался) (рис. 6). Таким образом, хвойно-мелколиственные и мелколиственные леса по видовому разнообразию листостебельных мхов близки к тем лесным сообществам, на месте которых они возникли.

### ***7.3.2. Бриофлора луговых сообществ***

Флористический состав моховидных, произрастающих на лугах Удмуртской Республики, отличается значительно меньшим богатством по сравнению с аналогичным показателем лесных местообитаний. Всего на лугах Удмуртии зарегистрировано 74 вида мохообразных из 36 родов и 27 семейств. В луговых ценозах мохообразные поселяются на почве. Видов, специфичных только для лугов, не обнаружено. Среди семейств наиболее крупными являются Brachytheciaceae (12), Amblystegiaceae (9), Mniaceae (6), Bryaceae (5), Pottiaceae (5), а среди родов – Brachythecium, Sciuro-hypnum (по 5 видов), Ptychostomum (4). Перечисленные таксоны мхов характерны для луговой растительности северной и средней подзон европейской части России (Волкова, 1977; Железнова, 1994).

***Парциальная бриофлора суходольных лугов.*** Площади суходольных лугов на территории Удмуртии невелики. Располагаются они на водоразделах по окраинам и среди лесных массивов (небольшие лесные поляны с луговой растительностью мы также рассматривали как фрагменты суходольных лугов). Ценотическая роль бриофитов в луговых сообществах различна и зависит от степени развития травостоя (Шубина, Железнова, 2002).

На суходольных лугах республики отмечено 44 вида, 28 родов и 20 семейств мохообразных. Из семейств лучше всего представлены Brachytheciaceae (10 видов) и Pottiaceae (5), а из родов – Brachythecium, Sciuro-хупnum (по 4 вида) и Ptychostomum (3). Чаще всего на лугах на почве встречаются *Brachythecium albicans*, *B. salebrosum*, *Ceratodon purpureus*, *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*, *Ptychostomum imbricatum*, *Ditrichum pusillum*, *Eurhynchiastrum pulchellum*.

**Парциальная бриофлора пойменных лугов.** Количество видов мохообразных, зарегистрированных на заливаемых лугах, расположенных в поймах рек республики, примерно такое же, как и на суходольных лугах – 43. По числу родов (24) и семейств (18) моховидных пойменные луга близки к суходольным. Однако качественный состав родовых и семейственных спектров бриофитов суходольных и пойменных лугов различен. Так, в пойменных луговых сообществах наибольшим видовым разнообразием обладает семейство Amblystegiaceae (9 видов), в состав которого входят влаголюбивые виды из родов Calliergon, Hamatocaulis, Campyllum, не отмеченные на водораздельных лугах. Из родов самыми крупными являются Brachythecium (4 вида) и Drepanocladus (3).

Характерными видами мохообразных пойменных луговых ценозов являются *Climacium dendroides*, *Calliergonella lindbergii*, *Brachythecium mildeanum*, *Drepanocladus aduncus* и *Cirriphyllum piliferum*. На сырых, переувлажненных местах произрастают *Calliergon giganteum*, *Ptychostomum weigellii*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Fissidens adianthoides*, а также редкие для Удмуртской Республики мохообразные *Hamatocaulis vernicosus* и *Thuidium assimile*.

### **7.3.3. Бриофлора болотных сообществ**

На территории Удмуртии болота занимают около 3 % площади (Баранова, 2009) и представлены низинным, переходным и верховым типами. Всего на обследованных болотах зарегистрировано 131 вид мохообразных из 63 родов и 40 семейств (цв. вкл., фо-

то. 36). В болотных сообществах республики произрастают 11 дифференциальных видов бриофитов: *Calypogeia integristipula*, *C. mulleriana*, *Scorpidium revolvens*, *Philonotis fontana*, *Sphagnum angustifolium*, *S. centrale*, *S. fimbriatum*, *S. flexuosum*, *S. fuscum*, *Timmia megalopolitana*, *Tomentypnum nitens* (Рубцова, 2007).

**Парциальная бриофлора низинных болот.** Моховой покров на низинных болотах представлен 95 видами мохообразных, относящихся к 64 родам и 32 семействам. По числу видов лидируют семейства Amblystegiaceae (14), Brachytheciaceae (11), Dicranaceae, Mniaceae и Bryaceae (по 7 видов), а из родов – *Dicranum* (6), *Ptychostomum* (5), *Sphagnum*, *Brachythecium*, *Sciuro-hypnum*, *Plagiomnium* (по 4 вида). Представители семейств Amblystegiaceae и Sphagnaceae имеют также наибольшее значение и в формировании растительного покрова болот Карелии и Мезенско-Вычегодской равнины (Максимов, 1991; Шубина, Железнова, 2002). Бриофлора низинных болот обогащена рядом мезоэутрофных видов мохообразных из родов *Plagiomnium*, *Rhizomnium*, *Climacium*, *Calliergon* и других. Роль сфагновых мхов на низинных болотах в сравнении с зелеными мхами невелика, несмотря на то, что род *Sphagnum* обладает здесь наибольшим разнообразием. Чаще всего в изученных болотных сообществах отмечались такие представители этого рода, как *Sphagnum squarrosum*, *S. girgensohnii*, *S. warnstoifii*, *S. riparium*. К наиболее обычным видам мхов низинных болот Удмуртской Республики относятся *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *Calliergonella cuspidata*, *C. lindbergii*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Campylophyllopsis sommerfeltii*, *Campylium stellatum*, *Chiloscyphus polyanthos*, *Cirriphyllum piliferum*, *Climacium dendroides*, *Conocephalum conicum*. Индикаторами ключевого питания болот республики являются *Paludella squarrosa*, *Helodium blandowii*, *Tomentypnum nitens*, которые произрастают, как правило, на небольших повышениях микрорельефа среди более сырых участков или на умеренно увлажняемых местах ключевых болот.

По окраинам болот на гниющей древесине и приствольных повышениях деревьев, кроме доминантов напочвенного покрова низинных болот, произрастают также лесные виды – *Hylocomium splendens*, *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Fissidens adianthoides*, *Homalia trichomanoides*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Rhizomnium punctatum*.

**Парциальная бриофлора переходных болот.** Флористическое разнообразие мохообразных, обнаруженных на переходных болотах, несколько выше, чем на низинных, и составляет 99 видов из 68 родов и 34 семейств. По числу видов лидируют семейства Sphagnaceae (14 видов), Amblystegiaceae (12), Mniaceae (9), Brachytheciaceae (8), Dicranaceae (7), а из родов – Sphagnum (14 видов), Dicranum (6), Plagiomnium (5). На переходных болотах несколько возрастает роль семейства Mniaceae и рода Plagiomnium.

На умеренно увлажняемых местах, а также на микроповышениях сплошной моховой ковер в рассматриваемых болотных сообществах образуют *Sphagnum angustifolium*, *S. divinum*, *S. capillifolium*, *S. russowii*, реже *S. flexuosum*, *S. fallax*. Указанные виды произрастают и в понижениях, где вместе с ними встречаются уже зеленые мхи: *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*, *D. polysetum*. В ямках с водой регистрировались гидрофитные сфагновые *Sphagnum riparium*, *S. squarrosum*, *S. cuspidatum*, а также *Sarmentypnum exannulatum*, *Warnstorfia fluitans*, *Polytrichum commune*. Видовое разнообразие мхов, поселяющихся на гниющей древесине на переходных болотах, ниже, чем на низинных болотах. Этот субстрат заселяют в основном только *Pleurozium schreberi*, *Tetraphis pellucida*, *Polytrichum strictum*, *Pohlia nutans*.

**Парциальная бриофлора верховых болот.** Моховой покров на верховых болотах представлен 58 видами мохообразных, относящихся к 44 родам и 21 семейству. По числу видов лидируют семейства Sphagnaceae (8 видов), Brachytheciaceae, Dicranaceae (по 6 видов), Amblystegiaceae, Mniaceae (по 5), Bryaceae, Polytrichaceae (по 4), а из родов — Sphagnum (8 видов), Dicranum (6), Brachythecium, Ptychostomum (по 4 вида), Plagiomnium, Polytrichum (по 3). Анало-

гичные сведения о бедности видового состава мхов олиготрофных верховых болот приводятся и для северной тайги (Шубина, Железнова, 2002; Yurkovskaya, 1998).

Напочвенный покров образован в основном сфагновыми мхами (*Sphagnum angustifolium*, *S. compactum*, *S. girgensohnii*, *S. divinum*, *S. obtusum*). Среди дерновинок сфагнумов нередко поселяются *Hylocomium splendens*, *Apopellia endiviifolia*, *Plagiomnium affine*, *P. cuspidatum*, *P. medium*, *Pleurozium schreberii*, *Polytrichum longisetum*, *P. juniperinum*, *P. strictum*. В мочажинах регистрировались гидрофитные мхи: *Sphagnum riparium*, *S. squarrosum*, *S. cuspidatum*, а также *Drepanocladus aduncus*, *Rhizomnium punctatum*, *Helodium blandowii*, *Sarmentypnum exannulatum*, *Warnstorfia fluitans*, *Polytrichum commune*. Видовое разнообразие эпиксильных мхов на верховых болотах также невелико, как и на переходных. В основном, эта группа представлена *Pleurozium schreberi*, *Tetraphis pellucida*, *Lophocolea heterophylla*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum curtum*, *Pohlia nutans*, *Ptilidium pulcherrimum*.

#### **7.3.4. Бриофлора прибрежно-водных сообществ**

В воде стоячих водоемов и рек, расположенных в Удмуртской Республике, а также в прибрежных сообществах (сюда были также включены мохообразные, произрастающие по незадернованным берегам рек и ручьев) обнаружено 127 видов моховидных из 103 родов и 44 семейств (цв. вкл., фото. 35). Четыре вида являются типично водными (*Fontinalis antipyretica*, *F. hypnoides*, *Riccia fluitans*, *Ricciocarpos natans*). Для сравнения – на всей территории Республики Коми насчитывается 10 видов бриофитов, обитающих только в водной среде (Железнова, Шубина, 1995; Шубина, 1995). *Fontinalis antipyretica* является самым распространенным обитателем рек и ручьев республики.

В изученных водных и прибрежных сообществах самыми многовидовыми оказались семейства Brachytheciaceae (18 видов), Mniaceae (16), Amblystegiaceae (15), Dicranaceae и Bryaceae (по 11),

Sphagnaceae (4). Семейства Amblystegiaceae, Sphagnaceae и Вгугаеае представлены видами бриофитов, наиболее характерными для моховых флор северных районов с избыточным (часто застойным) увлажнением (Шубина, Железнова, 2002).

К числу крупных родов относятся *Ptychostomum* (10 видов), *Brachythecium*, *Plagiomnium* (по 7 видов), *Sciuro-hypnum*, *Dicranum* (по 6), *Pohlia* (5), *Dicranella*, *Sphagnum* (по 4). На участках рек и ручьев с замедленным течением и в прибрежной зоне обычно произрастают *Sarmentypnum exannulatum*, *Calliergon giganteum*, *C. cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Pohlia wahlenbergii*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*. Кальцефильные представители родов *Cratoneuron* и *Palustriella* и эутрофные виды рода *Philonotis* отмечались только на почве, увлажняемой подземными ключевыми водами. В воде мохообразные активно прикрепляются к камням и древесине. Здесь поселяются не только *Fontinalis antipyretica*, *F. hyp-noides*, но еще и такие гигро- и гидрофиты, как *Leptodictyum riparium*, *Calliergon giganteum*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Philonotis caespitosa*.

### **7.3.5. Бриофлора нарушенных сообществ**

Изменения, происходящие в настоящее время в бриофлоре, обусловлены не только естественными причинами, но и различными видами техногенного воздействия на природные экосистемы (Симонов, 1972; Бойко, 1992; Масловский, 1997; Железнова, Шубина, 1998; Попова, 1998). Нами исследовались таксономический состав и структура флоры мохообразных на двух типах нарушенных сообществ: 1) естественно нарушенные сообщества (незадернованные и слабозадернованные склоны по берегам рек и ручьев, овражно-балочные местообитания и др.); 2) антропогенно нарушенные сообщества (кострища, сельскохозяйственные угодья, мелиоративные каналы, промышленные сооружения и шлаковые отвалы, обочины дорожных магистралей, песчаные карьеры).

В целом в нарушенных сообществах Удмуртии обнаружено 116 видов бриофитов, относящихся к 73 родам и 35 семействам. Только здесь произрастают 9 видов: *Phaeoceros laevis*, *Dicranella humilis*, *Didymodon fallax*, *Grimmia ovalis*, *Riccia ciliata*, *Tortula cernua*, *T. muralis*, *T. muralis var. aestiva*, *Trematodon ambiguus*. Ведущее место в изученных нарушенных сообществах занимают семейства Brachytheciaceae (14 видов), Bryaceae (11), Amblystegiaceae (10), Pottiaceae (9), Polytrichaceae (7), Dicranaceae (7), Mniaceae (6). Высокая степень участия видов из семейств Вгусаеае и Polytrichaceae характерна также и для нарушенных сообществ различных таежных подзон европейского Северо-Востока (Железнова, 1990). В спектре родов доминируют *Ptychostomum* (10 видов), *Brachythecium* (6), *Sciuro-hypnum* (5), *Polytrichum* (4), *Dicranella* (3), *Tortula* (3), которые представлены в основном видами мохообразных, произрастающих на обнаженных, незадернованных почвах. Возобновление мохового покрова на участках с нарушенным почвенным покровом (песчаные карьеры, обочины дорожных магистралей) происходит в несколько стадий. На ранних этапах формирования растительного сообщества доминирующую роль играют виды, широко распространенные по всему земному шару. Видовой состав пионерных мхов (*Ceratodon purpureus*, *Leptobryum pyriforme*, *Ptychostomum imbricatum*, *Polytrichum piliferum* и др.) одинаков как в естественно, так и в антропогенно нарушенных сообществах. В формировании возобновляющегося растительного покрова на песчаном грунте активно участвуют также *Pogonatum urnigerum*, иногда *Pohlia cruda*; на глинистом – *Dicranella varia*. На последующих стадиях неконкурентоспособные пионерные виды вытесняются сосудистыми растениями и бриофитами из окружающих ценозов.

Большая часть видов мохообразных, поселяющихся на незадернованной почве сельскохозяйственных угодий, была отмечена на участках с благоприятным режимом увлажнения. Среди них *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Drepanocladus aduncus*, *Plagiomnium ellipticum*, *Phaeoceros laevis*. Подобный набор видов мохообраз-

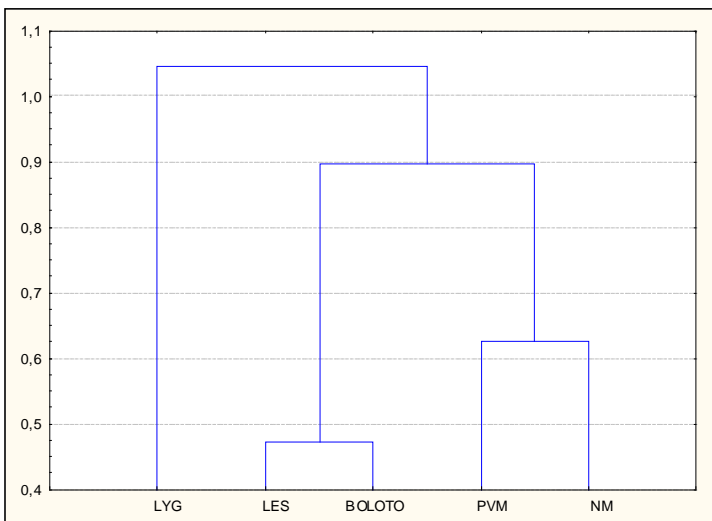
ных фиксировался также и на сырых стенках мелиоративных канав. На более сухих местах распаханых полей неоднократно регистрировались виды листостебельных мхов, характерные для нарушенных субстратов, например *Dicranella varia*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*. В зарастании послепожарных участков активное участие принимают *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Ptychostomum imbricatum*, *Marchantia polymorpha*, *Polytrichum juniperinum*. С течением времени здесь поселяются *Syntrichia ruralis*, *Abietinella abietina*, а на более влажных местах – *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Polytrichum commune*. На цементных и бетонированных сооружениях, при изготовлении которых используется известь, в числе первых поселяется *Ceratodon purpureus*, а также виды мхов, произрастающие на почве, стволах деревьев и в других местообитаниях: *Sanionia uncinata*, *Brachythecium salebrosum*, *Campylophyllopsis sommerfeltii*, *Bryum argenteum*. Аналогичный флористический состав мхов приводит и М.С. Игнатов (1989) для бриофлоры Московской области.

### **7.3.6. Сравнение бриофлоры различных типов сообществ Удмуртии**

Сравнение видового богатства бриофитов различных типов сообществ с помощью коэффициента сходства Жаккара показало наибольшую связь видового состава бриофитов лесных и болотных, а также прибрежно-водных и нарушенных местообитаний (рис. 7).

Сходство видового состава бриофлор лесных и болотных сообществ можно объяснить сходным световым режимом, а также общим набором субстратов. В то же время, общность бриофлор прибрежно-водных и нарушенных сообществ связана с наличием нарушенного почвенного покрова, который достаточно быстро заселяется мохообразными. Бриофлора луговых сообществ существенно отличается от бриофлор всех остальных типов сообществ.





**Рис. 7. Дендрограмма кластеризации бриофлор различных типов сообществ Удмуртской Республики**

Евклидово расстояние. Метод Варда.

Примечание. Типы сообществ: LYG – луговые, LES – лесные, BOLOTO – болотные, PVM – прибрежно-водные, NM – нарушенные.

#### ***7.4. Типы эколого-фитоценологических стратегий и жизненные формы мохообразных в бриофлоре Удмуртской Республики***

Бриофиты встречаются во всех исследованных типах фитоценозов, однако роль их существенно отличается. Также весьма различно время существования бриосинузий на различных типах субстратов и внешний облик дерновинок мохообразных. Все это связано с типом эколого-фитоценологической стратегии каждого конкретного вида бриофита и его жизненной формой, позволяющей приспособляться к условиям среды.

Среди мохообразных Удмуртской Республики отмечены виды с 5 типами эколого-фитоценологических стратегий: беженец, доминант, колонист, многолетний стайер и челнок. Типы стратегий представлены согласно концепции Н. During (1992) с изменениями Азнабаевой С.М. (2017).

Преобладают в бриофлоре Удмуртии мохообразные-колонисты (87 видов; 34,3 % от общего числа видов). Они характерны для начальных стадий первичных и вторичных сукцессий, поселяются на нарушенной почве и являются пионерами ее зарастания. Такие виды имеют среднюю продолжительность жизни, небольшой скоростью роста, но высоким репродуктивным усилием. На начальных этапах развития большую роль играет вегетативное размножение, но уже с 2-3-летнего возраста регулярно образуются спорогонии с длительно сохраняющимися жизнеспособными крупными спорами. Примерами колонистов являются *Anthoceros agrestis*, *Atrichum flavisetum*, *Dicranella varia*, *Didymodon fallax*, *Lewinskya speciosa*, *Sanionia uncinata*.

Также многочисленны в бриофлоре Удмуртии группы многолетних стайеров и челноков. *Многолетние стайеры* представлены 86 видами (33,9 %) – *Aulacomnium palustre*, *Barbilophozia barbata*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Climacium dendroides*, *Cratoneuron filicinum*, *Leptodictyum riparium*, *Lophocolea minor* и др. В основном, это напочвенные бриофиты болот и хвойных и хвойно-широколиственных лесов, которые обитают в достаточно стабильных или регулярно изменяющихся условиях и хорошо приспособлены к ним. Многолетние стайеры обладают большой продолжительностью жизни, при этом редко образуют спорогонии и органы вегетативного размножения.

Мохообразные со стратегией *челноков* (75 видов; 29,5 %) поселяются на временных субстратах (гнилая древесина, обнажения корней деревьев, стволы) и быстро исчезают и возобновляются в пределах одного сообщества. Продолжительность жизни различная (от 1-2 лет и более), регулярно образуют спорогонии и имеют диаспоры вегетативного размножения (*Blepharostoma trichophyllum*, *Dicranum fuscescens*, *Mnium stellare*, *Myrinia pulvinata*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia cruda*).

*Доминанты* в бриофлоре республики представлены 5 видами (1,9 %). Это виды-долгожители, обитающие в стабильных место-

обитаниях (болотные и лесные фитоценозы). Многие доминанты редко образуют спорогонии и диаспоры вегетативного размножения. В основном, это сфагновые мхи – *Sphagnum girgensohnii*, *Sphagnum divinum*, *Sphagnum squarrosum*.

Также представлен 1 вид (0,4 %) со стратегией *беженца* (*Funaria hygrometrica*). Такая стратегия характерна для начальных стадий вторичных сукцессий. Бриофиты-беженцы имеют короткую продолжительность жизни и очень высокий уровень репродуктивного усилия, при полном отсутствии вегетативного размножения. Споры их длительное время сохраняют жизнеспособность.

Жизненная форма (форма роста, биоморфа, экобиоморфа) мохообразных, как и у других высших растений, отражает приспособление видов к экологическим факторам и является понятием как морфологическим, так и экологическим. Поэтому условия увлажнения, освещения и характера субстрата в местообитании представлены в нем жизненных форм (Бойко, 1999). Классификация жизненных форм бриофитов разработана рядом авторов (Gimingham, Robertson, 1950; Улычна и др., 1989; Glime, 2013) и основана на системе роста мохообразных с учетом строения всей дерновинки мохообразных и условий местообитания.

Всего в бриофлоре Удмуртской Республики отмечены 11 типов жизненных форм мохообразных. Преобладают виды с жизненной формой *настоящая дерновина* – 95 видов, 37,4 % от общего числа. Настоящую дерновину образуют верхоплодные мхи, которые имеют вертикальные стебли без ветвления или слабо ветвящиеся. В результате формируются плотные или слегка рыхлые дерновинки, защищающие от усиленного испарения (Шабета и др., 2016). В бриофлоре Удмуртии настоящую дерновину формируют *Atrichum undulatum*, *Aulacomnium palustre*, *Bryum argenteum*, *Palustriella decipiens*, *Rhizomnium punctatum* и виды рода *Sphagnum*.

Форму роста *гладкий ковер* образуют 44 вида (17,3 %), побеги которых распростерты по субстрату, боковые ветви горизонтальные короткие или отсутствуют (*Hypnum cupressiforme*, *Lepidozia reptans*,

*Lophocolea bidentata*, *Platygyrium repens*, *Radula complanata*). Ризоиды располагаются по всей длине стебля, благодаря чему растение хорошо закрепляется на субстрате и способно долго удерживать влагу (During, 1992; Азнабаева, 2017).

*Сплетение* образуют 36 бриофитов (14,2 %). В основном, это бокоплодные мхи с частым и регулярным ветвлением, их боковые ветви рыхло и свободно переплетаются: *Campylium stellatum*, *Cratoneuron filicinum*, *Drepanocladus aduncus*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus squarrosus* и др. Такая форма роста отражает в первую очередь приспособленность мохообразных к условиям слабого освещения среди травостоя на лугах или опушках лесов.

Форму роста *вертикально-ветвистый ковер* образуют 34 вида (13,4 %) – *Brachythecium mildeanum*, *Brachythecium rivulare*, *Herzogiella turfacea*, *Leptodictyum riparium*, *Leskea polycarpa* и др. У видов с такой формой роста побеги распростерты по поверхности субстрата, многочисленные боковые ветви вертикально приподняты. При этом распростертые побеги обеспечивают закрепление растения на субстрате и удержание влаги, а боковые вертикальные ветви – получение достаточного количества солнечного света.

По 16 видов мохообразных (по 6,3 %) имеют формы роста *подушковидная дерновина* и *талломный ковер*. *Подушковидную дерновину* формируют верхлоплодные мхи с несколькими местами прикрепления к субстрату, хорошо выраженным ветвлением, в результате чего образуется неплотная дерновина в виде подушки (*Funaria hygrometrica*, *Syntrichia ruralis*, *Ptychostomum elegans*, *Ptychostomum toravicum*). *Талломный ковер* образуют слоевищные печеночники, распростертые по поверхности субстрата (*Aneura pinguis*, *Anthoceros agrestis*, *Blasia pusilla*, *Conocephalum conicum*, *Marchantia polymorpha*, *Marchantia quadrata*, *Apopellia endiviifolia*, *Riccardia latifrons*). Благодаря такой форме роста влага удерживается посредством капиллярных сил и обеспечивает возможность переживать неблагоприятные условия (Азнабаева, 2017).

Форма роста *подушка* характерна для 5 видов (1,9 %) – *Grimmia ovalis*, *Nyholmiella obtusifolium*, *Lewinskya elegans*, *Lewinskya speciosa*, *Schistidium apocarpum*, *Schistidium submuticum*. Подушка способствует удержанию влаги в дерновине, чему способствует куполообразная форма с одним местом прикрепления, выраженное ветвление и ориентация побегов в разных направлениях.

Еще 4 вида (1,6 %) в бриофлоре республики образуют *водную плавающую форму* – *Fontinalis antipyretica*, *Fontinalis hypnoides*, *Riccia fluitans*, *Ricciolepis natans*. При этом, печеночники образуют распростертые по водной поверхности талломы, площадь талломов часто увеличена за счет различных выростов. Листостебельные мхи имеют длинные ветвящиеся побеги, прикрепленные к субстрату и свободно колеблющиеся по течению воды.

Форму роста *веер* образуют 2 вида (0,8 %) – *Homalia trichomanoides* и *Neckera pennata*. Стебли этих видов вертикально отстоят от субстрата, а их ветви горизонтальны субстрату и ориентированы в одной плоскости, побеги уплощенно облиственны. Такая форма роста характерна для эпифитных видов, обитающих в условиях благоприятного освещения и увлажнения.

По 1 виду (по 0,8 %) имеют формы роста рыхлая дерновина и дендроидная форма. *Рыхлую дерновину* образуют верхлоплодные мхи, с одиночно или рыхло расположенными побегами (*Rhodobryum roseum*). *Дендроидная форма* характерна для *Climacium dendroides*, который образует симподиально ветвящиеся побеги со столонами, из которых формируется прямостоячий стебель, ветвящийся вверх и напоминающий миниатюрное дерево.

Таким образом, разнообразные экологические условия на территории Удмуртской Республики позволяют развиваться здесь бриофитам с различными эколого-фитоценоотическими стратегиями и формами роста, преобладающими типами являются колонисты (87 видов; 34,3 %) и виды с формой роста настоящая дерновина (95 видов; 37,4 %).

## Глава 8

### Особенности урбанобриофлор в Удмуртской Республике

Мохообразные являются неотъемлемым компонентом растительного покрова. Они могут играть существенную роль в сложении растительных сообществ, а местами определяют общий облик ландшафта. Кроме того, бриофиты обладают способностью к биологической аккумуляции различных атмосферных загрязнений. Многие из них чутко реагируют на увеличение антропогенного пресса и становятся все более редкими в зонах крупных городов. Изучение урбанобриофлор является одним из важнейших аспектов антропогенной трансформации природных экосистем. В последние годы происходит интенсивное развитие городской флористики как особого научного направления в ботанике, публикуются многочисленные статьи и монографии, посвященные теоретическим и практическим аспектам изучения городских флор, но обстоятельные работы по моховому компоненту городов по-прежнему очень немногочисленны (Попова, 1998; Безгодов, 2000; Борисенко, 2001; Прудникова, 2001).

На территории УР располагаются 6 городов: Глазов, Воткинск, Ижевск, Можга, Сарапул, Камбарка. Нами наиболее детально были исследованы бриофлоры 3 городов (Ижевск, Воткинск, Глазов).

Всего в исследованных урбанобриофлорах выявлено 128 таксонов мохообразных из 34 семейств и 72 родов (что составляет 50,4 % от общего числа видов в бриофлоре Удмуртии). Ведущую роль в урбанобриофлорах играют семейства *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae*, *Vruceae* (Рубцова, 2011; Экология, 2018). Они входят в число ведущих семейств в бриофлоре республики в целом, однако их роль в сложении бриофлор городов существенно возрастает (табл. 9). Также возрастает роль семейства *Pottiaceae*, представители которого заселяют в основном нарушенные субстраты. Небольшая площадь заболоченных местообитаний

в исследованных бриофлорах обуславливает низкое участие сфагновых мхов.

Таблица 9

**Сравнение ведущих семейств в бриофлоре республики в целом и в урбанобриофлорах**

| Семейство        | Бриофлора Удмуртии |             | Урбанобриофлора |             |
|------------------|--------------------|-------------|-----------------|-------------|
|                  | Ранг               | Число видов | Ранг            | Число видов |
| Sphagnaceae      | 1                  | 22          | 10              | 3           |
| Amblystegiaceae  | 2-4                | 18          | 1               | 18          |
| Dicranaceae      | 2-4                | 18          | 3               | 14          |
| Mniaceae         | 2-4                | 18          | 5               | 11          |
| Brachytheciaceae | 5                  | 16          | 2               | 16          |
| Bryaceae         | 6                  | 12          | 4               | 12          |
| Polytrichaceae   | 7-8                | 9           | 8               | 5           |
| Pottiaceae       | 7-8                | 9           | 6-7             | 9           |
| Scapaniaceae     | -                  | 5           | 6-7             | 9           |
| Pylaisiaceae     | -                  | 4           | 9               | 4           |

Примечание. «-» – семейство не входит в состав ведущих.

Экологические условия городской среды отличаются от экологических условий естественных местообитаний. Так, существенно изменяется гидрологический режим местообитаний, химические свойства и набор субстратов в городах.

Анализ урбанобриофлор по отношению к влажности местообитаний показал снижение роли гигро- и гидрофитных бриофитов и напротив, повышение роли ксерофитных видов мохообразных (Рубцова, 2011; Экология, 2018). Это обусловлено общей ксерофитизацией климата в городских местообитаниях и снижением площадей болотистых участков. Подобное отмечается другими исследователями урбанобриофлор (Попова, 1998; Борисенко, 2000; Белкина, 2001 и др.).

Набор субстратов, заселяемых бриофитами в городской среде, весьма специфичен. Так, почвенный покров почти всегда нарушен и представлен почвенными производными. Значительная повер-

хность почвы в городах покрыта асфальтом или другими материалами (бетон, щебень и др.). Гнилая древесина среди субстратов городской среды практически отсутствует. Эпиксилы поселяются на крышах частных домов, заборах, телеграфных столбах и т.п. Поэтому в группе эпиксильных бриофитов отсутствуют облигатные эпиксилы, такие как *Tetraphis pellucida*. Напротив, большое количество каменистоподобных субстратов, к которым относятся шлаковые камни, кирпичи (отдельные кирпичи и в стенах домов), бетонные плиты и столбы, объясняет повышение роли в урбанобриофлорах эпилитных бриофитов.

Эпифитные мохообразные ограничены в своем поселении теми породами деревьев, которые традиционно высаживаются вдоль городских улиц, в парках и скверах (липа, береза, тополь). Более разнообразный набор эпифитных видов представлен в островках естественной растительности, сохранившейся на территории городов. Видовой состав эпифитных мхов в городе очень беден. В основном, это зеленые мхи. Эпифитных печеночников на городских улицах нами не обнаружено. Эпифитные мхи на территории городской застройки чаще всего поселяются в развилках веток, на горизонтально отклоненных ветках и на стволе дерева. Необходимо отметить, что практически отсутствует группа комлевых эпифитов. На городских улицах земля около стволов деревьев уплотнена и часто бывает засоленной (транспорт, посыпание дорожек «солью» зимой), а подавляющее большинство бриофитов не выносит хлоридно-сульфатного загрязнения (Абрамов, 1969). И, напротив, в естественных лесных ценозах в основании ствола почва рыхлая и содержит достаточное количество гумуса.

Поселяясь на стволах деревьев, эпифиты городской застройки не образуют значительных по размерам синузий, а часто формируют лишь отдельные небольшие «пятна», которые могут подниматься до высоты 5-7 м. Такие группировки часто бывают одновидовыми (*Pylaisia polyantha*), реже содержат 3-5 видов мхов (*Leskea polycarpa*,



*Pseudoleskeella nervosa*). Также в сложении эпифитных группировок участвуют такие виды мхов, как *Ptychostomum imbricatum*, *P. pseudotriquetrum*, *Ceratodon purpureus*.

При исследовании бриофлоры городов была отмечена неоднородность городской среды по распределению видов мохообразных. По этому признаку мы разделили территорию города на 4 зоны (Рубцова, 2011; Экология, 2018). При анализе каждой зоны учитывались следующие параметры: степень антропогенной трансформации, характер растительного и почвенного покрова, видовое разнообразие моховидных, представленность субстратных групп.

**Островные естественные местообитания** – отдаленные участки лесопарков, заболоченные поймы рек и берега прудов, труднопроходимые овраги. Степень антропогенной трансформации очень мала. Характеризуются ненарушенным или слабо нарушенным растительным и почвенным покровом. Локальная бриофлора мало изменена по сравнению с исходными ценозами и насчитывает 50-90 видов. Ведущую роль играют семейства Brachytheciaceae, Amblystegiaceae, Bryaceae, которые характерны и для естественных местообитаний. Здесь обнаружены все основные субстратные группы. Эпигейные бриофиты представлены крупными бокоплодными видами (*Hylocomnium splendens*, *Pleurozium schreberii*). Среди эпифитных и эпиксильных видов много печеночников (*Radula complanata*, *Chiloscyphus polyanthos* и др.). Эпифиты образуют обширные синузии, покрывающие от 20 до 50% ствола дерева. Таким образом, такие местообитания приближаются по составу бриофитов к естественным сообществам.

**Парки отдыха, сады, скверы** – территории с умеренной антропогенной нагрузкой. Характеризуются уплотненными (обочины тропинок, дорожек, площадки) и нарушенными (клумбы, газоны) почвами. Также имеются различные каменистоподобные образования (асфальт, бетон, кирпичи, камни). Бриофлора представляет обеднённый вариант исходного фитоценоза (30-40 видов), причем

сокращение числа видов связано с исчезновением крупных влаголюбивых напочвенных мхов. Ведущую роль играют те же семейства, что и в полустественных местообитаниях, однако роль семейства Bryaceae существенно возрастает. Отмечены все субстратные группы. Эпигейные бриофиты представлены в основном мелкими верхлодными видами, обитающими на нарушенной почве. Это виды рода *Ptychostomum* (*Ptychostomum imbricatum*, *P. pseudotriquetrum*), а также *Bryum argenteum* и *Funaria hygrometrica*. На газонах и клумбах преобладают бокоплодные мхи из рода *Brachythecium* (*B. salebrosum*) и *Sciuro-hypnum*, в тенистых местах – *Climacium dendroides*. Эпиксильная группа представлена небольшим числом верхлодных мхов (*Pohlia nutans*, *Tetraphis pellucida*, *Polytrichum juniperinum*). Реже встречаются печеночники (*Lophocolea minor*) и бокоплодные мхи (*Stereodon pratensis*, *Jochenia pallescens*, *Sanio-nia uncinata*). Эпифиты больших синузид не образуют, характерны лишь небольшие пятна диаметром 10-15 см на высоте до 3 м. Основные эпифитные виды – *Pylaisia polyantha* и *Pseudoleskeella nervosa*. Реже на хвойных породах деревьев встречается *Plagiothecium denticulatum*. Группа эпилитных бриофитов представлена мелкими верхлодными мхами (*Barbula unguiculata*, *Ptychostomum imbricatum*, *P. pseudotriquetrum*).

**Посадки деревьев** – в основном, это посадки сосны, характеризующиеся высокой степенью нарушенности (частичное или полное отсутствие растительности, уплотнение почвы) и загрязненности бытовыми отходами. Бриофлора довольно скудна – 15-25 видов. Места в спектре семейств располагаются следующим образом: *Amblystegiaceae*, *Bryaceae*, *Brachytheciaceae*. Эпигейные бриофиты чаще всего представлены только двумя видами – *Eurhynchiastrum pulchellum* и *Amblystegium serpens*. Группа эпиксильных видов в городских посадках отсутствует. В посадках, расположенных в городских окрестностях, на гнилой древесине поселяется *Lophocolea heterophylla*. Эпифитные мхи представлены, главным образом, группой комлевых эпифитов. Это виды рода *Plagiothecium*, реже печеночни-

ки (*Blepharostoma trichophyllum*, *Ptilidium pulcherrimum*). Бриофиты искусственных органических субстратов (виды рода *Brachythecium*) и бриофиты обугленной органической массы (*Funaria hygrometrica*, *Ptychostomum pseudotriquetrum*, *Marchantia polymorpha*) поселяются на бытовых отходах, на старых кострищах.

**Собственно городская среда** – жилые кварталы, улицы. Характеризуется высокой степенью атмосферного и почвенного загрязнения, практически полным отсутствием естественных субстратов и крайне высокой антропогенной нагрузкой. Бриофлора представлена ядром антропотолерантных видов (5-20 видов). Характер ведущих семейств меняется. Лидирующую позицию занимает семейство *Bryaceae*, второе место принадлежит семейству *Pottiaceae*, третье – семейству *Ditrichaceae*. Представители этих трех семейств – мелкие верхлодные мхи, устойчивые к вытаптыванию и загрязнению. Высокое положение семейства *Pottiaceae*, характерного для степной зоны, свидетельствует о повышенном содержании карбонатных пород, ксерофитизации. В таких условиях ведущая роль принадлежит группам эпилитов и бриофитов искусственных органических субстратов. Эпигейные бриофиты представлены в основном мелкими видами из семейства *Bryaceae*, реже встречаются бокоплодные виды (pp. *Eurhynchiastrum*, *Oxyrrhynchium*, *Sciurohynchium*, *Brachythecium*, *Amblystegium*). Эпиксильные бриофиты встречаются очень редко, обычно на обработанной древесине (заборы, крыши). Эпифитные виды в городе, по сравнению с естественными местообитаниями, имеют некоторые особенности. Видовой состав эпифитных мхов в городе очень беден и насчитывает 3-10 видов. В основном это зеленые мхи. Эпифитных печеночников на городских улицах не обнаружено. Практически отсутствует группа комлевых эпифитов. Поселяясь на стволах деревьев, эпифиты городской застройки не образуют значительных по размерам синузий, а часто формируют лишь отдельные небольшие «пятна», которые могут подниматься до высоты 5-7 м. Такие группировки часто бывают одновидовыми (*Pylaisia polyantha*), реже содержат 3-5 видов

мхов (*Leskea polycarpa*, *Leskeella nervosa*). Помимо бокоплодных, могут присутствовать и верхоплодные мхи (*Ptychostomum imbricatulum*, *P. pseudotriquetrum*, *Ceratodon purpureus*).

Таким образом, на территории городов формируются зоны, видовой состав и экологические особенности бриофитов в которых существенно отличаются. По мере удаления от сильно антропогенно трансформированных зон, повышается видовое разнообразие бриофитов, лучше представлены различные экологические группы. Такие особенности характерны для многих населенных пунктов и отмечаются рядом авторов (Борисенко, 2000; Прудникова, 2004; Другова, 2005).

## Глава 9

### Редкие и нуждающиеся в охране виды мохообразных Удмуртской Республики

В связи с большим антропогенным воздействием на естественные экосистемы большую актуальность имеют исследования, направленные на выявление редких видов. Во многих регионах России уже изданы региональные Красные книги, в которые уже включены моховидные (Горбатовский, 2003). И поскольку редкие виды растений, в том числе моховидные, являются компонентами фитоценозов, а еще шире – определенных экосистем, их выживание и процветание возможно лишь при сохранении этих экосистем. Под угрозой исчезновения в настоящее время находится от 20 до 30 % видов европейских бриофлор (Hodgetts et al., 2019), поэтому проблеме сохранения моховидных должно уделяться большее внимание. Необходимо помнить, что только на основе полной инвентаризации видового разнообразия флоры можно организовать сеть заповедных территорий.

Изучение видового разнообразия бриофлоры УР и анализ сведений о распространении бриофитов на территории республики позволили выявить редко встречающиеся виды мохообразных. Всего отмечено 83 вида (32,7 % от общего числа видов), известных из одного-пяти местонахождений, либо известных только по литературным данным прошлого века. При этом, причины редкости могут быть как субъективными (недостаточная изученность бриофлоры, мелкие размеры мохообразных, в результате чего они пропускаются при сборах, не всегда верное понимание тех или иных видов), так и объективными (краеарейальные виды, стенотопность мохообразных). Также большое число редких видов характерно для бриофлор вообще. Например, во флоре мхов Республики Коми редкими являются 49,3 % от общего числа видов (Zheleznova, 1994), в бриофлорах южной и юго-западной Якутии количество редких видов мхов колеблется от 23 до 30 % (Иванова, 1998; Кривошапкин, 1998), в бриофлоре Ловозерских гор насчитывается 36,1 % редких видов

печеночников и мхов (Белкина и др., 1991), а в детально изученной бриофлоре Швеции –24,1 % (Hallingback, 1996, цит. по: Шубина, Железнова, 2002).

Наибольшее количество редких видов в бриофлоре республики содержится в семействах Sphagnaceae (12 видов), Dicranaceae, Scapaniaceae (по 10 видов), Mniaceae (5), Pottiaceae (4), Вгуасеае, Cephaloziaceae (по 3) и в таких родах, как Sphagnum (12 видов), Dicranum (4), Dicranella (4), Pohlia (3). Перечисленные семейства и роды обладают достаточно большим видовым разнообразием и входят в число ведущих в бриофлоре изученного региона.

Редкие виды бриофитов были обнаружены во всех типах местообитаний республики. Лесные сообщества являются господствующим типом растительности на территории республики и характеризуются наибольшим числом редких видов мохообразных (36 видов), которые часто имеют узкую экологическую амплитуду. Например, *Neckera pennata* встречается только в старовозрастных мелколиственных и хвойно-мелколиственных лесах, а *Leucodon sciuroides* поселяется лишь на старых дубах. Эти бриофиты могут рассматриваться как индикаторы участков лесов, характеризующихся длительным существованием и не подвергавшиеся вырубкам или пожарам. Относительно высокое видовое разнообразие редких бриофитов (12 видов) обнаруживают и нарушенные местообитания. Многие виды бриофитов, найденные здесь, приурочены к незадернованным субстратам. Так, *Grimmia ovalis* и *Schistidium apocarpum* были обнаружены на шлаковых отвалах, а *Dicranella humilis* и *Ditrichum cylindricum* – на стенках канав, по обочинам дорог, на береговых склонах. При этом некоторые из них, возможно, были занесены (растения целиком или их диаспоры) со строительным материалом.

Основная часть редких видов мохообразных Удмуртии относится к бореальному элементу (52 вида). По сравнению с исследованной бриофлорой республики отмечается снижение лидирующих позиций гемибореального элемента и группы видов с неясной зо-

нальностью, и напротив, повышение роли неморальных видов. Все представители арктического, арктоальпийского и гипоарктогорного элементов являются редкими. Большинство редких видов мохообразных Удмуртии являются гигрофитами и мезофитами. Гигрофитные редкие виды подвержены риску при проведении мелиоративных действий и первыми исчезают при ксерофитизации среды обитания.

Многие редкие виды мохообразных являются эпигеидами. Такие виды менее устойчивы к вытаптыванию, загрязнению почвы. Их дерновинки восстанавливаются очень медленно. Редкие бриофиты, собранные на гнилой древесине, коре живых деревьев и камнях, часто являются облигатными эпиксилами, эпифитами и эпилитами и при отсутствии или малом количестве предпочитаемого субстрата могут исчезнуть из бриофлоры региона.

Впервые список нуждающихся в охране мохообразных в Удмуртской Республике был опубликован в Постановлении правительства УР №31 от 5 марта 2007 г. «О Красной книге Удмуртской Республики». Он включал 22 вида, из которых 4 относились к печеночникам, остальные – к листостебельным мхам (Постановление, 2007). Критериями для занесения в списки нуждающихся в охране видов бриофитов являлись: небольшое количество местонахождений на территории Удмуртской Республики; наличие вида в Красных книгах более высокого ранга (Красной книге бывшего СССР и России, Красной книге мохообразных Европы); пограничное положение вида в регионе.

В 2012 году вышло 2-е издание Красной книги Удмуртии, в которой впервые появился раздел «Мохообразные», включающий 18 видов. Из первоначального списка были исключены 4 вида (*Herzogiella turfacea*, *Neckera pennata*, *Eurhynchium angustirete*, *Dicranum undulatum*) как не нуждающиеся в охранных мероприятиях.

В 2023 году Красная книга была переиздана. Этому предшествовали мониторинговые исследования биоты на территории Удмуртии. В новой редакции раздел «Мохообразные» включает 19 видов бриофитов (Красная книга..., 2023), которые относятся

к трем категориям (табл. 10). Виды со статусом редкости 0 (Ex) и 1 (E) – исчезнувшие или возможно исчезнувшие, а также находящиеся под угрозой исчезновения виды, в бриофлоре Удмуртии не выявлены. Ко второй категории (V) – уязвимых видов с сокращающейся численностью, еще не достигшей критического уровня, отнесены 3 вида мохообразных – *Tetraplodon angustatus*, *Splachnum rubrum* и *Splachnum ampullaceum*. Бриофиты этой группы имеют узкую экологическую амплитуду и произрастают на определенных субстратах, часто временных. Они растут на сильно разложившихся останках животных, экскрементах крупного рогатого скота и медведя, реже на валежнике или богатой гумусом почве в мшистых хвойных лесах, на болотах, сырых лугах. *Tetraplodon angustatus* встречается спорадически на Урале, а на равнинной территории известен по четырем сборам (Игнатов, Игнатова, 2003). *Splachnum rubrum* и *Splachnum ampullaceum* известны практически по всей таежной зоне, но из большинства регионов находки единичные (Игнатов, Игнатова, 2003).

По 8 видов бриофитов имеют категорию статуса редкости 3 (редкие виды) и 4 (имеют неопределенный статус и требуют дополнительного изучения). К редким видам, имеющим немногочисленные популяции в природе, относятся *Paludella squarrosa*, *Philonotis calcarea*, *Philonotis caespitosa*, *Frullania dilatata*, *Pellia neesiana*, *Ricciocarpos natans*, *Scorpidium revolvens* и *Preissia quadrata* (*Marchantia quadrata*).

*Paludella squarrosa* и *Scorpidium revolvens* обитают только на минеротрофных болотах. Часть местонахождений этих видов на территории средней полосы Европейской России были утеряны из-за осушения местообитаний (Игнатов, Игнатова, 2004). *Paludella squarrosa* внесена в Красную книгу Республики Башкортостан (2021). На территории Удмуртии *Paludella squarrosa* собрана трижды на ключевых болотах в дерновинках сфагновых мхов, *Scorpidium revolvens* известен из одного местообитания на ключевом болоте в Алнашском районе.



Оба вида рода *Philonotis*, а также *Pellia neesiana*, обитают на ключевых болотах, сырых почвенных обнажениях по берегам рек, в местах выходов ключей, на заболоченных лугах, зарастающих кюветах и карьерах. *Philonotis calcarea* на территории средней полосы Европейской России до 2003 года был известен из единственного местонахождения в Московской области (Игнатов, Игнатова, 2003). *Philonotis caespitosa* также известен из немногих областей по единичным находкам. На территории Удмуртии эти три вида собраны в местах выхода ключей на сильно карбонатной почве.

Таблица 10

**Список видов мохообразных, внесенных в Красную книгу  
Удмуртской Республики (2023)**

| №  | Название таксона                                                                              | Категория |
|----|-----------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 1  | Сплахнум красный – <i>Splachnum rubrum</i>                                                    | 2         |
| 2  | Сплахнум бутылковидный – <i>Splachnum ampullaceum</i>                                         | 2         |
| 3  | Тетраплодон суженный – <i>Tetraplodon angustatus</i>                                          | 2         |
| 4  | Палуделла оттопыренная – <i>Paludella squarrosa</i>                                           | 3         |
| 5  | Пеллия Нееса – <i>Pellia neesiana</i>                                                         | 3         |
| 6  | Прейссия квадратная – <i>Preissia quadrata</i> (= <i>Marchantia quadrata</i> )                | 3         |
| 7  | Риччиокарп плавающий – <i>Ricciocarpos natans</i>                                             | 3         |
| 8  | Скорпидиум отвернутый – <i>Scorpidium revolvens</i>                                           | 3         |
| 9  | Филонотис дернистый – <i>Philonotis caespitosa</i>                                            | 3         |
| 10 | Филонотис известняковый – <i>Philonotis calcarea</i>                                          | 3         |
| 11 | Фруллания расширенная – <i>Frullania dilatata</i>                                             | 3         |
| 12 | Аномодон длиннолистный – <i>Anomodon longifolius</i>                                          | 4         |
| 13 | Дикранум Мюленбека – <i>Dicranum muehlenbeckii</i>                                            | 4         |
| 14 | Левкодон беличий – <i>Leucodon sciuroides</i>                                                 | 4         |
| 15 | Мниум плауновидный – <i>Mnium lycopodioides</i>                                               | 4         |
| 16 | Ортокаулис утончающийся – <i>Orthocaulis attenuatus</i> (= <i>Neoorthocaulis attenuatus</i> ) | 4         |
| 17 | Плагиомниум Драммонда – <i>Plagiomnium drummondii</i>                                         | 4         |
| 18 | Тиммия мекленбургская – <i>Timmia megapolitana</i>                                            | 4         |
| 19 | Фонтиналис гипновидный – <i>Fontinalis hypnoides</i>                                          | 4         |

*Frullania dilatata* в своем распространении связана в массивах лиственных и хвойно-мелколиственных лесов. В Удмуртии из-

вестны 7 местонахождений вида, еще в 2-х местонахождениях (Ложкина, 1970) вид исчез из-за вырубок старых участков леса. Хотя на территории средней полосы Европейской России вид и не является очень редким, происходит сокращение популяций вида (Потемкин, Софронова, 2009).

*Ricciolepis natans* на территории УР распространен в основном по старицам реки Камы, реже встречается по берегам других водоемов. Вид поселяется в неглубоких (до 30-40 см), хорошо прогреваемых заводях. Самая массовая популяция этого вида была обнаружена в старице р. Сивы (притока р. Камы). В других местонахождениях подобного массового развития видов не отмечалось, обнаруженные популяции насчитывали по 10-15 особей.

*Marchantia quadrata* (*Preissia quadrata*) впервые обнаружена в 2016 г. на территории Вавожского района. Вид, являющийся слоевищным печеночником, приурочен к разработанным торфяникам, где поселяется на торфе и образует значительные по площади популяции. Это голарктический гипоаркто-монтанный вид. Ареал вида охватывает Евразию, Южную Африку, Северную Америку, однако везде встречается спорадически. В средней полосе России вид известен по немногим находкам, отмечается на Дальнем Востоке, в Западной Сибири. Обитает в тундровых сообществах, горных хвойно-широколиственных лесах, где поселяется на нейтральных и почти нейтральных, основных кальцийсодержащих почвах различных типов, между камней и скал (Потемкин, Софронова, 2009). Вид охраняется на территории Новгородской (2015), Псковской (2014), Липецкой областей (2014), Ненецкого автономного округа (2006), г. Санкт-Петербурга (2004). В Удмуртской Республике прейссия квадратная отмечена в Вавожском, Красногорском и Сюмсинском районах (Красная книга..., 2023).

Четвертую категорию (виды с неопределенным статусом и требующие дополнительного изучения) имеют 8 видов бриофитов (*Leucodon sciuroides*, *Anomodon longifolius*, *Timmia megapolitana*,

*Fontinalis hypnoides*, *Plagiomnium drummondii*, *Mnium lycopodioides*, *Dicranum muehlenbeckii*, *Neoorthocaulis attenuatus*).

Еще 9 мохообразных включены в тревожный список моховидных. Сюда отнесены такие виды, которые пока довольно часто встречаются на территории республики, однако их распространение связано с ценозами, площади которых стремительно уменьшаются. Это такие виды, как *Dicranum flagellare*, *Dicranum flexicaule*, *Onocophorus elongatus*, *Anomodon viticulosus*, *Myrinia pulvinata*, *Thuidium delicatulum*, *Sarmentypnum exannulatum*, *Palustriella decipiens*, *Vuxbaumia aphylla*.

Таким образом, в современное издание Красной книги Удмуртии (2023) включены 19 видов бриофитов (5 видов печеночников и 14 видов листостебельных мхов). Все они имеют спорадическое и редкое распространение в средней полосе Европейской России, 2 из них включены в региональные Красные книги сопредельных территорий: *Paludella squarrosa*, *Timmia megapolitana* (Красная книга Республики Татарстан, 2016; Красная книга Республики Башкортостан, 2021; Красная книга Кировской области, 2014).

## Заключение

В бриофлоре Удмуртской Республики на настоящий момент достоверно зарегистрировано 255 видов и 4 разновидности из 129 родов и 64 семейств, объединенных в 3 отдела (*Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta*, *Bryophyta*) и 7 классов (*Anthocerotopsida*, *Marchantiopsida*, *Jungermanniopsida*, *Sphagnopsida*, *Polytrichopsida*, *Tetraphidopsida*, *Bryopsida*). Несмотря на то, что территория республики вытянута в меридиональном направлении, в бриофлоре это не проявляется. Среднее число видов в районе – 102.

На долю восьми ведущих по числу видов семейств приходится 122 вида, что составляет 47,8 % всего разнообразия моховидных УР. Среднее число видов в семействе – 4,0. Лидируют по числу видов семейства *Sphagnaceae* (22 вида), *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, *Mniaceae* (по 18), *Brachytheciaceae* (16).

Наиболее крупные роды бриофлоры УР характерны для бореальной зоны в целом, а их набор является закономерным отражением географического положения рассматриваемой территории, а также особенностей экологических условий региона. В частности, абсолютное лидерство рода *Sphagnum* (22 вида) подчеркивает широкое распространение в республике болотных и заболоченных местообитаний. В целом на долю 9 ведущих родов приходится 79 видов (31,0 % от всей бриофлоры). Также лидируют рода *Dicranum* (11), *Ptychostomum* (10 видов), *Plagiomnium* (8), *Dicranella* (7).

Согласно результатам географического анализа, преобладают в бриофлоре республики циркумполярные виды (198 видов, или 77,9 %). Мультизональное распространение имеет 41 вид (16,1%), биполярное – 11 видов (4,3 %), евразийские, европейские и азиатско-североамериканские виды в сумме составляют около 2 %, все это подчеркивает очень низкую специфичность бриофлоры Удмуртии.

Современная бриофлора Удмуртии характеризуется как типично бореальная (141 вид, или 55,5 %) равнинная бриофлора умеренных широт. Высокой степенью участия обладают виды с неясным типом зональности (35 видов; 13,8 %), гемибореальные (32;

12,6 %) и неморальные (31; 12,2 %). При этом в направлении с севера на юг УР наблюдается тенденция к увеличению видового разнообразия неморальной широтной группы мохообразных. Космополитных бриофитов, которые широко распространены и, будучи переносимыми человеком, осваивают "следы" человеческой активности (стены, крыши и фундаменты построек, сельскохозяйственные угодья, обочины дорожных магистралей, пожарища) насчитывается 3,9 % (10 видов).

Представители группы северных географических элементов незначительно участвуют в сложении флоры моховидных УР, они малочисленны и встречаются редко. Гипоарктогорный элемент представлен 1 видом (0,4 %), арктический и арктоальпийский – по 2 вида (0,8 %), что объясняется значительной удаленностью северной тайги и арктического региона от территории Удмуртской Республики.

Результаты эколого-фитоценотического анализа закономерно отражают экологические условия Удмуртии и подчеркивают особенности экологической структуры бриофлоры. Так, в связи с расположением республики в гумидной зоне с большим количеством водоемов и водотоков, бриофлора является гигрофитно-мезофитной (42,9 % гигрофитов и 41,8 % мезофитов). Преобладание открытых фитоценозов и светлохвойных лесов, расположенных на дерново-подзолистых почвах, объясняет преобладание гелиосциофитных (52,8 %) и ацидонеитрофильных (30,3 %) бриофитов.

Преобладающей субстратной группой является группа напочвенных бриофитов (39,4 %), что характерно для таежных бриофлор Северного полушария. Наибольшим числом эпигейных видов представлены семейства Sphagnaceae (22 вида) и Mniaceae (18) и рода Sphagnum (22) и Ptychostomum (10). На гнилой древесине в УР зарегистрировано 31,5 % от общего числа видов. Наибольшим разнообразием обладают семейства Amblystegiaceae и Brachytheciaceae (по 15 видов) и рода Dicranum (11) и Ptychostomum (8). Облигатными эпиксилитами являются *Tetraphis pellucida*, *Oncophorus elongatus*, *Dicranum flagellare* и *Platygyrium repens*. На

коре живых деревьев в Удмуртии зарегистрировано 17,8 % видов. Больше всего эпифитных мохообразных отмечено в семействе Brachytheciaceae (13 видов) и роде Ptychostomum (6 видов). На каменистых и каменистоподобных субстратах в УР зарегистрировано 11,3 % видов, при этом облигатные эпилиты представлены только 3 видами (*Grimmia ovalis*, *Schistidium apocarpum*, *S. submuticum*).

Широкое распространение на территории республики лесных фитоценозов определяет и преобладание лесных бриофитов (190 видов), при этом наиболее разнообразны по числу видов хвойные и хвойно-мелколиственные леса (174 вида). Также разнообразны эколого-фитоценотические группы болотных (131 вид) и прибрежно-водных местообитаний (127).

Разнообразие мест обитаний и экологических условий определяет и различные типы экологических стратегий и жизненных форм бриофитов Удмуртии. Преобладают в бриофлоре республики мохообразные со стратегией колонистов (87 видов; 34,3 % от общего числа видов), которые характерны для начальных стадий первичных и вторичных сукцессий, поселяются на нарушенной почве и являются пионерами ее зарастания. Также многочисленны в бриофлоре Удмуртии группы многолетних стайеров (33,9 %) и челноков (29,5 %). Из отмеченных в бриофлоре Удмуртской Республики 11 типов жизненных форм мохообразных, преобладают бриофиты, образующие настоящую дерновину (95 видов; 37,4 %).

Исследование урбанобриофлор позволили выявить 128 таксонов мохообразных из 34 семейств и 72 родов (что составляет 50,4 % от общего числа видов в бриофлоре Удмуртии). Ведущую роль в урбанобриофлорах играют семейства Amblystegiaceae, Brachytheciaceae, Вгуасеae. Отмечены особенности субстратного распределения мохообразных в городах и провести зонирование городских территорий на основании видового разнообразия и особенностей экологической структуры бриофитов.

Изучение видового разнообразия бриофлоры УР и анализ сведений о распространении бриофитов на территории республики позволили выявить редко встречающиеся виды мохообразных. Всего отмечено 83 вида (32,7 % от общего числа видов), известных из одного-пяти местонахождений, либо известных только по литературным данным прошлого века. При этом 19 видов мохообразных были внесены в Красную книгу Удмуртской Республики (2023), для них указаны лимитирующие факторы и предложены меры охраны.

## Литература

- Аболинь А.А. Листостебельные мхи Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1968. 329 с.
- Абрамов И.И. Проблема эндемизма у листостебельных мхов. Л.: Наука, 1969. 56 с.
- Абрамов И.И., Волкова Л.А. Обзор бриофлоры среднетаежной Карелии // Новости систематики низших растений. Л., 1985. Т. 22. С. 197-201.
- Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Бриологический журн. 1998. Т. 7. Прил. 1. 390 с.
- Абрамова А.Л., Абрамов И.И. Мхи южной тайги (окрестности г. Дно Псковской области) // Новости систематики низших растений. Л., 1977б. Т. 14. С. 200-212.
- Абрамова А.Л., Абрамов И.И. Таксономическая структура бриофлоры СССР // Новости систематики низших растений. Л., 1977а. Т. 14. С. 191-199.
- Абрамова Л.И. Эколого-фитоценотический анализ напочвенных мохообразных в зеленых массивах г. Москвы // Бюл. МОИП. 1995. Т. 100. Вып. 6. С. 48-53.
- Аверкиев Д.С. Заметки по флоре и растительности Кировского и Горьковского краев // Записки Горьковского отд. МОИП при Горьковском ун-те. 1936. №1. С. 12-18.
- Азнабаева С.М. Флора мохообразных Башкирского Зауралья: дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2017. 182 с.
- Арискина Н.П. Краткий определитель листостебельных мхов Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. 121 с.
- 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.
- Баранова О.Г. Анализ остепненных парциальных флор Удмуртии // Изучение биоразнообразия методами сравнительной флористики: матер. IV раб. совещ. по сравн. флористике. СПб: СПбГУ, 1998. С. 285-232.
- Баранова О.Г. Растительный покров // География Удмуртии: природные ресурсы: учеб. пособие. Ижевск, 2009. С. 204-217.
- Бардунов Л.В. Древнейшие на суше. Новосибирск: Наука, 1984. 96 с.
- Бардунов Л.В. Основные аспекты применения мохообразных // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 3. С. 23-28.
- Бардунов Л.В. Очерк бриофлоры Сибири. Новосибирск, 1992. 95 с.
- Бардунов Л.В., Черданцева В.Я. Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1982. 207 с.
- Безгодов А.Г. Мхи города Перми (Средний Урал) // Бриологический журн. Arctoa. 2000. № 9. С. 141-150.



Белкина О.А. Итоги изучения бриофлоры Ловозерских гор (Мурманская область) // Проблемы бриологии в СССР. Л.: Наука, 1989. С. 36-43.

Белкина О.А. Листостебельные мхи антропогенных местообитаний Мурманской области // Бот. журн. 2001. Т.86. № 11. С. 21-36.

Белкина О.А., Константинова Н.А., Костина В.А. Флора высших растений Ловозерских гор. СПб.: Наука, 1991. 206 с.

Бойко М.Ф. Бриофлора степной зоны Восточно-Европейской равнины и Предкавказья: автореф. дис.... д.б.н. Киев, 1992. 24 с.

Бойко М.Ф. Мохообразные в ценозах степной зоны Европы: Монография. Херсон: Айлант, 1999. 160 с.

Бойчук М.А. Листостебельные мхи ООПТ Карелии: автореф. дис....к.б.н. СПб, 2002. 26 с.

Борисенко А.Л. Бриофлора города Северска // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность: Тр. межд. конф., посв. 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН. СПб: Изд-во СПбГХФА, 2000. С. 497-499.

Борисенко А.Л. Бриофлора города Северска как показатель экологического состояния территории // Экологические проблемы и пути их решения: сб. науч. тр. аспирантов и студентов. Томск, 2001. С. 90-106.

Борисенко А.Л., Мульдьяров Е.Я., Лапшина Е.Д. Анализ бриофлоры юго-востока Томской области // Вест. Томск. гос. ун-та. Томск. 2002. Прил. 2. С. 14-21.

Буаков Г.П. Плейстоценовый перигляциал на востоке Русской равнины. Казань, 1986. 143 с.

Васильева Л.Н. К флоре Вятской губернии в ее старых границах // Журнал РБО. Л., 1930. Вып. 15. № 4. С. 8-11.

Волкова Л.А. Листостебельные мхи Карелии: автореф. дис. ... к.б.н. Л., 1977. 16 с.

Воробьев Ю.М. Бриофлора северо-западной части Приволжской возвышенности // Брио-лихенологические исследования в СССР. Апатиты, 1986. С. 24-28.

Вьюнова Г.В. Экологическая характеристика бриофлоры Ленинградской области // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 66-75.

Горбатовский В.В. Красные книги субъектов Российской Федерации. М.: НИИ-Природы, 2003. 496 с.

Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Удмуртской Республики в 2023 году» [Электронное издание] / Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Удмуртской Республики; АУ «Управление охраны окружающей среды и природопользования Минприроды Удмуртской Республики». 247 с. url: <https://minpri-rodadm.ru/deyatelnost/2018-04-20-10-19-50.html> (дата обращения 23.08.20024).

Гудошников С.В. Флора листостебельных мхов черногого подпояса южных гор Сибири и проблема происхождения черневой тайги. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1986. 192 с.

Дегтева С.В. Флористический состав среднетаежных осинников Республики Коми. Сыктывкар, 1998. 28 с.

Дегтева С.В., Шубина Т.П., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н. Биологическое разнообразие растительного мира осинников бассейна р. Сысола (Республика Коми) // Материалы докл. I междуна. конф. Баренц-Евроарктического региона. Петрозаводск, 1997. С. 59-60.

Дерюгина Н.П., Могунова Н.Я. Климат // Природа Удмуртии. Ижевск. 1972. С. 65-88.

Другова Т.П. Флора листостебельных мхов города Кировска (Мурманская область, север Европейской России) // Бриологический журн. Арктоа. 2005. №14. С. 203-209.

Дьяченко А.П. Флора листостебельных мхов Урала. Ч. 2: Редко встречающиеся виды. Описание местообитаний. Географический и эколого-ценотический анализ. Вероятная история становления. Екатеринбург: Урал. гос. пед. ун-т, 1999. 384 с.

Егоров И.Е. Климат // Завьяловский район: природа, история, экономика / отв. ред. Н.Г. Ильминских. Ижевск: Полиграфкомбинат, 2001. С. 32-36.

Еленкин А.А. Биология низших растений в доступных опытах и наблюдениях. Л.; М., 1925. 220 с.

Ефимова Т.П. Материалы к флоре Удмуртии: автореф. дис. ... к.б.н. Л., 1964. 24 с.

Ефимова Т.П. Растительность // Природа Удмуртии. Ижевск, 1972. С. 145-202.

Железнова Г.В. Мохообразные лесов Среднего Тимана // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин, 1978. С. 121-124.

Железнова Г.В. Анализ бриофлоры Среднего Тимана // Бриолихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981. С. 40-42.

Железнова Г.В. Листостебельные мхи Южного Тимана // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1255-1267.

Железнова Г.В. Мохообразные антропогенных местообитаний Коми АССР // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера: Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР. № 108. Сыктывкар, 1990. С. 16-27.

Железнова, Г.В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб.: Наука, 1994. 149 с.

Железнова Г.В., Шубина Т.П. Эколого-ценотическое распределение листостебельных мхов на Северном Урале // Споры растения Крайнего Севера России. Сыктывкар, 1993. С. 42-50.

Железнова Г.В., Шубина Т.П. Водные мохообразные Республики Коми // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: тез. междунар. конф. Петрозаводск, 1995. С. 91.

Железнова Г.В., Шубина Т.П. Изменения во флоре мхов на нарушенных территориях (Республика Коми) // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: тез. IV междунар. конф. Сыктывкар, 1998. С. 41-42.

Иванова Е.И. Листостебельные мхи Южной Якутии (Алдано-Учурское Междуречье): автореф. дис. ... к.б.н. Новосибирск, 1998. 24 с.

Игнатов М.С. Очерк кальцефильной бриофлоры Московской области // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 113-119.

Игнатов М.С. Бриофлора Алтая и бриогеография Палеарктики: дис. ... д.б.н. М., 1995. 180 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.

Ильинский А.П. Материалы к флоре Вятской губернии // Труды ботанического музея имп. акад. наук. 1915. Вып. 14. С. 46-54.

Капитонова О.А., Носкова Э.Ю., Чемерис Е.В. Новые находки мохообразных в Удмуртской Республике 1. // Бриологический журн. Arctoa, 2015. Т. 24. С. 224-264.

Ковриго В.П. Почвы Удмуртской Республики. Ижевск: РИО Ижевская ГСХА, 2004. 490 с.

Константинова Н.А. Особенности таксономической структуры и сравнительная характеристика некоторых флор печеночников Севера // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 126-142.

Константинова Н.А. Основные черты флор печеночников Севера Голарктики: автореф. дис. ... д.б.н. М., 1998. 26 с.

Константинова Н.А. Анализ ареалов печеночников севера Голарктики // Бриологический журн. Arctoa, 2000. Т. 9. С. 29-94.

Косачева Л.А. Эколого-ценотическая характеристика бриофлоры Среднего Приобья // Проблемы бриологии в СССР: Сб. ст. Л.: Наука, 1989. С. 25-29.

Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы. Киров: Кировская областная типография, 2014. 335 с.

Красная книга Липецкой области. Растения, грибы, лишайники / под ред. А.В. Щербакова. Липецк: ООО «Веда социум», 2014. Т. 1. 696 с.

Красная книга Ненецкого автономного округа / Н.В. Матвеева, О.В. Лавриненко, И.А. Лавриненко. Нарьян-Мар, 2006. 430 с.

Красная книга Новгородской области / отв. ред. Ю.Е. Веткин, Д.В. Гельтман, Е.М. Литвинова, Г.Ю. Конечная, А.Л. Мищенко. СПб.: Дитон, 2015. 480 с.

Красная книга природы Санкт-Петербурга / Под ред. Г.А. Носкова. СПб.: АНО НПО «Профессионал», 2004. 416 с.

Красная книга Псковской области / Ю.В. Александров, Л.Ф. Антипова, В.В. Борисов и др. Псков: ООО «Процесс», 2014. 544 с.

Красная книга Республики Башкортостан: в 2 т. Т 1: Растения и грибы / под ред. д-ра. биол. наук В.Б. Мартыненко. 3-е изд., доп. и переработ. Москва: Студия онлайн, 2021. 392 с.

Красная книга Республики Татарстан: животные, растения, грибы / Министерство лесного хозяйства Республики Татарстан; главный редактор: А.А. Назиров]. Издание 3-е. Казань: Идеал-пресс, 2016. 759 с.

Красная книга Удмуртской Республики. 2-е изд. / Под ред. О.Г. Барановой. Чебоксары: Перфектум, 2012. 458 с.

Красная книга Удмуртской Республики: животные, растения, лишайники, грибы / под ред. О.Г. Барановой, Н.И. Науменко. Изд. 3-е, доп., перераб. Белгород: Константа, 2023. 500 с.

Кривошапкин К.К. Листостебельные мхи юго-западной Якутии: автореф. дис. ... к.б.н. СПб., 1998. 24 с.

Кузнецов М.Ф. Характеристика почвенного покрова и методика исследований // Микроэлементы в почвах Удмуртии. Ижевск, 1994. С. 68-135.

Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 202 с.

Кучеров И.Б. О подразделении типов ареалов полизональных и плюрирегиональных видов для целей сопряженного анализа флор сосудистых растений, мохообразных и лишайников // Комаровские чтения. Вып. LXIV. 2016. С. 138-197.

Липатова В.В. Растительность пойм // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 346-373.

Ложкина Н.В. Печеночные мхи окрестностей города Ижевск (Удм. АССР) // Новости систематики низших растений. М.; Л., 1967. С. 330-331.

Ложкина Н.В. Мхи Удмуртии: дис... к.б.н. Ижевск, 1970. 190 с.

Ложкина Н.В. Мхи антропогенных местообитаний Удмуртии // Культурная и сорная растительность: межвуз. сб. Ижевск. 1977. С. 21-24.

Максимов А.И. Экология сфагновых мхов-торфообразователей болот Карелии: автореф. дис. ... к.б.н. Л., 1991. 24 с.

Манамян В.А. Листостебельные мхи юго-восточной Армении. Ереван: Изд-во АН Армянской ССР, 1989. 313 с.

Мартыненко В.А. Флористический состав хвойных лесов Коми АССР. Сыктывкар, 1990. 20 с.

Масловский О.М. Системный анализ бриофлоры и оценка современного состояния биогеографического разнообразия мохообразных Белорусского Поозерья: автореф. дис. ... к.б.н. Минск, 1997. 16 с.

Мордвинов А.Н. К бриофлоре Центральной части Приволжской возвышенности // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы: материалы докл. конф., посв. 90-летию со дня рождения А.С. Лазаренко. Львов, 1991. С. 155-159.

Мустафин Л.А. Типы леса и лесовозобновления в Удмуртской АССР. Ижевск, 1938. 38 с.

Мэгаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 160 с.

Национальный атлас России: в 4 т. Т. 2. Природа. Экология / Министерство транспорта РФ, Федер. агентство геодезии и картографии; [редкол.: И.Е. Левитин (пред.), А.В. Бородко, В.Н. Александров и др.]. Москва: Роскартография, 2007. 495 с.

Нимвицкий А.А. Растения окрестностей г. Глазова // Материалы по изучению Пермского края. 1906. Вып. 3. С. 20-23.

Постановление Правительства Удмуртской Республики № 31 от 5.03.2007 «Список редких и исчезающих видов высших растений, лишайников, грибов и животных, занесенных в Красную книгу Удмуртской Республики» // «О красной книге Удмуртской Республики» (Зарегистрировано в Управлении Минюста РФ по Приволжскому федеральному округу 20.03.2007 N RU18000200700037): «Собрание законодательства Удмуртской Республики», N 11, 15.05.2007.

Попова Н.Н. Мохообразные Среднего Дона: автореф. дис. ... к.б.н. Воронеж, 1984. 24 с.

Попова Н.Н. Бриофлора Среднерусской возвышенности: хорология, антропогенная трансформация и проблемы сохранения видового разнообразия: автореф. дис. ... д.б.н. Воронеж, 1998.

Потемкин А.Д., Софронова Е.В. Печеночники и антоцеротовые России. СПб; Якутск: Бостон-Спектр, 2009. Т. 1. 368 с.

Природа Удмуртии / под. ред. И.И. Рысина. Ижевск. 1972. 135 с.

Прудникова Л.Ю. Бриофлора города Екатеринбурга // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: сб. ст. Екатеринбург, 2001. С. 187-190

Прудникова Л.Ю. Особенности формирования городских бриофлор (на примере г. Екатеринбурга): автореф. дис. ... к.б.н. Екатеринбург, 2004. 16 с.

Рибристая О.В., Хитун О.В., Чернядьева И.В. Техногенные нарушения и естественное восстановление растительности в подзоне северных гипоарктических тундр полуострова Ямал // Бот. журн. 1993. Т.78, №3. С. 43-49

Рубцова А.В. Бриофлора Удмуртской Республики: дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2011. 236 с.

Рубцова А.В. Видовой состав и экологические особенности бриофитов болот Удмуртской Республики // Вест. Томск. гос. ун-та. 2007. Сер. Биология. С. 176-178.

Рыковский Г.Ф. Мохообразные Березинского заповедника. Минск: Наука и техника, 1980. 136 с.

Рыковский Г.Ф. Эпифитные мхи как экологическая группа экстремальных местообитаний // Проблемы бриологии в СССР: сб. ст. Л.: Наука, 1989. С. 18-24.

Рысин И.И. Поверхностные воды // Завьяловский район: природа, история, экономика / отв. ред. Н.Г. Ильминских. Ижевск: Полиграфкомбинат, 2001. С. 36-43.

Симонов Г.П. Бриофлора Молдавской ССР. Кишинев: Штиинца, 1972. 127 с.

Симонов Г.П., Маник С.И. Лесные растения. Грибы-макромицеты, лишайники, мохообразные. Кишинев, 1987. 198 с.

Слука З.А. Мхи-эпифиты Звенигородской биологической станции Московского университета // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. 1978. № 8. С. 8-12.

Слука З.А. Зеленые мхи. М.: Изд-во МГУ, 1980. 134с.

Слука З.А. Особенности бриофлоры лесопарка Кузьминки // Биол. науки. 1990. №5. С. 84-89.

Слука З.А., Абрамова Л.И. Мхи и лишайники лесопарка Лосиный остров // Вест. Моск. ун-та. Сер. 16, биол. 1984. №2. С. 25-29

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1974. 156 с.

Удмуртская Республика: Энциклопедия / под ред. О.А. Капитоновой. Ижевск: Удмуртия, 2008. 873 с.

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.

Флора мхов России. Том 2. Oedipodiales – Grimmiales. / М.С. Игнатов (отв. ред.). Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2017. 560 с. (Arctoa том 26, приложение 1)

Флора мхов России. Том 4. Bartramiales – Aulacomniales. / М.С. Игнатов (отв. ред.). Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2018. 543 с. Бриологический журнал Arctoa, том 27, приложение 1.

Флора мхов России. Том 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). / М.С. Игнатов (отв. ред.). Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2020. 600 с. Бриологический журнал Arctoa, том 29, приложение 1.

Флора мхов России. Том 6. Calliergonaceae – Amblystegiaceae / М.С. Игнатов (отв. ред.). Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2022. 472 с. Бриологический журнал Arctoa, том 30, приложение 1.

Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Бриофлора лесных и болотных экосистем бассейна Среднего Дона // Брио-лихенологические исследования в СССР. Апатиты, 1986. С. 66-70.

Хмелев К.Ф., Попова Н.Н. Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1988. 168 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Чернов Ю.Н. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.

Чернядьева И.В. Листостебельные мхи северо-запада плато Путорана: автореф. дис. ... к.б.н. Л, 1988.

Шабета М.С., Рыковский Г.Ф., Парфенов В.И. Мохообразные хвойных лесов Беларуси. Saarbrücken: Lap Lambert Academic Publishing, 2016. 175 с.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980. 240 с.

Широбоков С.И. Географическое положение, территория и границы УАССР // Природа Удмуртии. Ижевск, 1972. С. 7-9.

Шляков, Р.Н. Печеночные мхи. Морфология, филогения, классификация. Л.: Наука, 1975. 148 с.

Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1. Л.: Наука, 1976. 92 с. Вып. 2. Л.: Наука, 1979. 190с. Вып. 3. Л.: Наука, 1980. 190с. Вып. 4. Л.: Наука, 1981. 225 с. Вып. 5. Л.: Наука, 1982. 196 с.

Шубина Т.П. Мохообразные в гидробиологических пробах Уральских и Тиманских рек // Тез. III молод. конф. 1995. С. 69.

Шубина Т.П., Железнова Г.В. Листостебельные мхи равнинной части средней тайги европейского северо-востока. Екатеринбург, 2002. 160 с.

Шубина Т.П., Железнова Г.В., Дегтева С.В., Кустышева А.А. Листостебельные мхи осиновых лесов подзоны средней тайги (Республика Коми) // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского Северо-Востока России: тр. Коми науч. центра УрО РАН. Сыктывкар, 1996. № 149. С. 102-108.

Экология и природопользование на территории города Ижевска: Монография / Под ред. И.И. Рысина, О.Г. Барановой. Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2018. 272 с.

Юконене И.П. Состояние изучения бриофлоры Литвы // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы: материалы докл. конф., посв. 90-летию со дня рождения А.С. Лазаренко. Львов, 1991. С. 201-204.

Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Afonina O.M., Dugarova O.D., Fedosov V.E., Tubanova D.Ya. On the genus *Oncophorus* (Rhabdoweisiaceae, Bryophyta) in Russia // Новости систематики низших растений, 2023. Т. 57, № 1. С. 123-142. <https://doi.org/10.-31111/nsnr/2023.57.1.123>

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.

Fedosov V.E., Fedorova A.V., Larrahn J., Santoss M.B., Stech M., Kuce-  
ra J., Brinda J.C., Tubanova D. Ya., Konrat M.V., Ignatova E.A. and Ignatov  
M.S. Unity in diversity: phylogenetics and taxonomy of Rhabdoweisiaceae (Di-  
cranales, Bryophyta) // Botanical Journal of the Linnean Society, 2020. V. XX.  
P. 1-23.

Gimingham C.H.; Robertson E.T. Preliminary investigations on the  
structure of bryophytic communities // Transactions of british bryological socie-  
ty. 1950. V. 1. P. 330–344.

Glime J.M. Adaptive Strategies: Growth and Life Forms. Chapter 4-5 //  
Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. URL: [http://www.bryoe-  
col.mtu.edu/chapters/4-5AdaptStratForm.pdf](http://www.bryoe-<br/>col.mtu.edu/chapters/4-5AdaptStratForm.pdf). 2013 (дата обращения: 10.06.2024).

Hedenas L. Scandinavian *Oncophorus* (Bryopsida, Oncophoraceae): spe-  
cies, cryptic species, and intraspecific variation. European Journal of Taxonomy,  
2017. V. 315. P. 1-34. <https://doi.org/10.5852/ejt.2017.315>

Hodgetts N., Calix M., Englefield E., Fettes N., Garcia Criado M., Patin  
L., Nieto A., Bergamini A., Bisang I., Baisheva E., Campisi P., Cogoni A., Hal-  
lingback T., Konstantinova N., Lockhart N., Sabovljevic M., Schnyder N.,  
Schrock C., Sergio C., Sim Sim M., Vrba J., Ferreira C.C., Afonina O., Blockeel  
T., Blom H., Caspari S., Gabriel R., Garcia C., Garilleti R., Gonzalez Mancebo  
J., Goldberg I., Hedenas L., Holyoak D., Hugonnot V., Huttunen S., Ignatov M.,  
Ignatova E., Infante M., Juutinen R., Kiebacher T., Kockinge, H., Kučera J.,  
Lonnell N., Luth M., Martins A., Maslovsky O., Papp B., Porley R., Rothero G.,  
Soderstrom L., Ștefănuț S., Syrjanen K., Untereiner A., Vaňa J.I, Vanderpoorten  
A., Vellak K., Aleffi M., Bates J., Bell N., Bruguus, M., Cronberg N., Denyer J.,  
Duckett J., During H.J., Enroth J., Fedosov V., Flatberg K.-I., Ganeva A., Gor-  
ski P., Gunnarsson U., Hassel K., Hesperhol H., Hill M., Hodd R., Hylander K.,  
Ingerpuu N., Laaka-Lindberg S., Lara F., Mazimpaka V., Mežaka A., Muller F.,  
Orgaz J.D., Patico J., Pilkington S., Puche F., Ros R.M., Rumsey F., Segarra-  
Moragues J.G., Seneca A., Stebel A., Virtanen R., Weibull H., Wilbraham J.  
and Żarnowiec J. A miniature world in decline: European Red List of Mosses,  
Liverworts and Hornworts. Brussels, Belgium: IUCN, 2019. 88 pp.  
<https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.ERL.2.en>

Hodgetts N.G., Soderstrom L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S.,  
Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schrock C., Sim-Sim M., Bell D.,  
Bell N.E., Blom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Bruges M., Enroth J.,  
Flatberg K.I., Garilleti R., Hedenas L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariya-  
wasam I., Kockinger H., Kučera J., Lara F. & Porley R.D. An annotated check-  
list of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus, Journal of Bryology,  
2020. V. 42, № 1. P. 1-116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>



Ignatov M.S. Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // *Arctoa*. 1993. Vol. 2. P. 13-47.

Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kurayeva E.N. Bryophyte flora of Zentralno-Lesnoj Biosphere Nature Reserve (European Russia, Tver Province) // *Arctoa*. 1998. Vol. 7. P. 45-58.

Korshinsky S. Tentamen florae Rossiae Orientalis: id est provinciarum Kazan, Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara partis borealis atque Simbirsk. St.Petersburg. 8 ser. Classe phys.-math. 1898. Vol. 7, №1. 566 p.

Phillips E.A. The associations of bark-inhabiting bryophytes in Michigan // *Ecol. Monogr.* 1951. Vol. 21. P. 57-69.

Piippo S. Epiphytic bryophytes as climatic indications in Eastern Fennoscandia // *Acta bot. fenn.* 1982. V. 119. P. 12-34.

Slack N.G. Host specificity of bryophytic epiphytes in eastern North America // *J. Hattori Bot. Lab.* 1976. Vol. 41. P. 128-132.

Smith A.J.E. Epiphytes and epiliths // *Bryophyte ecology*. London, 1982. Vol. 6. P. 34-40.

Steere W.C. Bryophytes in North America // *Bryophyte Systematics*. London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco, 1979. P. 123-157.

Vareschi V. Meereshöhe, Kontinentalität und Epixylenverbreitung // *Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rubel. Zurich*, 1933. P. 90-112.

Wisniewski T. Les associations des muscinees (Bryophyta) epiphytes de la Pologne, en particulier celles de la foret vierge de Bialowieza // *Bull. Acad. Polonaise Sci.; Lett.* 1930. Ser. B. Vol. 1 (1929). P. 1189-1195.

Yurkovskaya T.K. The regional and local features of the moss flora in the Northern taiga mires of European Russia // *Бот. журн.* 1998. Т. 83. №6. С. 46-50.

Zheleznova G.V. Rare species of bryophytes and conservation of them in the European North in the Komi Republic // *Conservation of Bryophytes in Europe, Means and Measures: Abst. of lectures of the 2nd Symposium on Endangered Bryophytes*. Zurich, 1994. P. 26.

## Оглавление

|                                                                                     |           |
|-------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>Введение</b>                                                                     | <b>3</b>  |
| <b>Глава 1. Природные условия Удмуртской Республики</b>                             | <b>5</b>  |
| 1.1. Географическое положение                                                       | 5         |
| 1.2. Геология и рельеф                                                              | 5         |
| 1.3. Гидрологическая сеть                                                           | 6         |
| 1.4. Климат                                                                         | 7         |
| 1.5. Почвы                                                                          | 8         |
| 1.6. Краткая характеристика растительности                                          | 10        |
| <b>Глава 2. История изучения бриофлоры Удмуртской Республики</b>                    | <b>15</b> |
| <b>Глава 3. Материалы и методы исследования</b>                                     | <b>20</b> |
| <b>Глава 4. Конспект бриофлоры Удмуртской Республики</b>                            | <b>22</b> |
| <b>Глава 5. Таксономическая структура бриофлоры Удмуртской Республики</b>           | <b>71</b> |
| <b>Глава 6. Географический анализ бриофлоры Удмуртской Республики</b>               | <b>81</b> |
| <b>Глава 7. Эколого-ценотический анализ бриофлоры Удмуртской Республики</b>         | <b>86</b> |
| 7.1. Экологические группы моховидных по отношению к основным экологическим факторам | 86        |
| 7.2. Субстратные группы моховидных в бриофлоре Удмуртской Республики                | 95        |
| 7.2.1. Эпигейная группа бриофитов                                                   | 95        |
| 7.2.2. Эпиксильная группа бриофитов                                                 | 98        |
| 7.2.3. Эпифитная группа бриофитов                                                   | 100       |
| 7.2.4. Эпилитная группа бриофитов                                                   | 104       |
| 7.2.5. Специфические субстратные группы бриофитов                                   | 105       |
| 7.2.6. Сравнение субстратных групп бриофлоры Удмуртии                               | 106       |
| 7.3. Распределение моховидных по типам сообществ                                    | 108       |
| 7.3.1. Бриофлора лесных сообществ                                                   | 109       |
| 7.3.1.1. Парциальная бриофлора еловых лесов                                         | 110       |
| 7.3.1.2. Парциальная бриофлора сосновых лесов                                       | 114       |

|                                                                                                                 |            |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 7.3.1.3. Парциальная бриофлора пихтовых лесов                                                                   | 116        |
| 7.3.1.4. Парциальная бриофлора хвойно-мелколиственных лесов                                                     | 117        |
| 7.3.1.5. Парциальная бриофлора мелколиственных лесов                                                            | 120        |
| 7.3.1.6. Парциальная бриофлора широколиственных лесов                                                           | 124        |
| 7.3.2. Бриофлора луговых сообществ                                                                              | 127        |
| 7.3.3. Бриофлора болотных сообществ                                                                             | 128        |
| 7.3.4. Бриофлора прибрежно-водных сообществ                                                                     | 131        |
| 7.3.5. Бриофлора нарушенных сообществ                                                                           | 132        |
| 7.3.6. Сравнение бриофлоры различных типов сообществ Удмуртии                                                   | 134        |
| 7.4. Типы эколого-фитоценологических стратегий и жизненные формы мохообразных в бриофлоре Удмуртской Республики | 135        |
| <b>Глава 8. Особенности урбанобриофлор в Удмуртской Республике</b>                                              | <b>140</b> |
| <b>Глава 9. Редкие и нуждающиеся в охране виды мохообразных Удмуртской Республики</b>                           | <b>147</b> |
| <b>Заключение</b>                                                                                               | <b>154</b> |
| <b>Литература</b>                                                                                               | <b>158</b> |

*Научное издание*

**Анна Викторовна Рубцова**

**БРИОФЛОРА УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ**

*Монография*

*Авторская редакция*

Подписано в печать 29.10.2024. Формат 60x84 1/16.

Усл. печ. л. 9,88. Уч. изд. л. 8,95.

Тираж 27 экз. Заказ № 2031.

Издательский центр «Удмуртский университет»  
426034, г. Ижевск, ул. Ломоносова, 4Б, каб. 021  
Тел.: + 7 (3412) 916-364, E-mail: editorial@udsu.ru

Типография Издательского центра «Удмуртский университет»  
426034, г. Ижевск, ул. Университетская, 1, корп. 2.  
Тел. 68-57-18