

ФЛОРА МХОВ СКАЛЬНЫХ И КАМЕНИСТЫХ СУБСТРАТОВ СЕВЕРНОГО УРАЛА. К ИСТОРИИ ВОПРОСА

А. А. Ибатуллин¹, М. С. Емельянова², М. Н. Коврижин²

¹ Уральский государственный педагогический университет

² Департамент «Биологический факультет» Уральского
Федерального Университета им. Б.Н. Ельцина.

Поступила в редакцию 14.06.2013 г.

Аннотация. Впервые обобщены литературные данные по флоре и экологии петрофитных мхов Северного Урала, а также указываются два новых для этой территории вида: *Pseudoleskeella rupestris* и *Schistidium papillosum*. Составлен список видов, зарегистрированных на обсуждаемой территории, источники в которых вид указывается как петрофит. Также осуществлен предварительный анализ составленного списка (таксономический, географический, а также анализ субстратных предпочтений петрофитных мхов).

Ключевые слова: мхи, петрофитные виды, разнообразие, бриофлора, Северный Урал.

Abstract. The published data on the flora and ecology of mosses petrophytic Northern Urals, and identifies two new species for this area: *Pseudoleskeella rupestris* and *Schistidium papillosum*, this is the first time. A list of species recorded in the discussed area, sources in which the species is indicated as Petrof. Also carried out a preliminary analysis of the compiled list (taxonomic, geographic, and analysis of substrate preferences petrophytic mosses).

Keywords: mosses, petrophytic species diversity, bryoflora, North Urals.

Флористически наибольший интерес представляют бриофлоры скальных и каменистых субстратов в силу специфичности и экологической обособленности последних. Для них часто характерны резкие перепады температуры и влажности, очень слабый вплоть до отсутствующего почвенный слой, высокая инсоляция. Благодаря ряду морфофизиологических адаптаций (групповой рост, толерантность к высыханию, нетребовательность к питательным веществам и проч.) мохообразные способны заселять такие местообитания, избегая конкуренции с сосудистыми растениями и в то же время подготавливая для них благоприятную среду, способствуя выветриванию материнской породы и создавая на ней гумусовый слой. Наряду с лишайниками и микроводорослями мхи являются пионерами зарастания скальных субстратов.

Интересно влияние химических свойств материнских пород на состав и структуру бриоценозов. Ещё С. Г. Навашиным было указано на высокое видовое разнообразие мхов карбонатных обнажений [1]. Бриофлора кислых скальных субстратов не так богата, но своеобразна. Малоизученными остаются факторы, влияющие на распределение мхов в пределах микроместообитаний.

Специфика Северного Урала по сравнению с другими регионами Уральской горной страны заключается в том, что он находится практически на границе субарктической и умеренной климатических зон и в пределах нескольких высотных поясов, что определяет разнообразие природных условий на его территории. Локальные переносы воздушных масс, создаваемые сложным рельефом, и обилие скальных выходов различного возраста и состава вносят дополнительные различия в мозаику абиотических факторов, определяющих структуру мохового покрова.

©Ибатуллин А.А., Емельянова М.С., Коврижин М.Н., 2015

В горах сосредоточено не менее двух третей всего количества видов мохообразных, произрастающих на территории России, причем виды отличаются высокой жизненной устойчивостью и играют большую ценотическую роль в растительном покрове. Значительное количество видов ограничено горами. К горным системам приурочено и ими ограничено и большинство наиболее древних видов с ареалами относительно небольших размеров. Все это делает изучение горных бриофлор одним из самых актуальных направлений в бриологических исследованиях.

Кроме того, составление конспектов флор конкретных территорий является основой для работы над проблемами охраны редких видов. В этом смысле мохообразные до сих пор остаются недостаточно изученным компонентом растительности горных территорий.

Сведения о бриофлоре Северного Урала содержатся в целом ряде работ, и в целом её можно считать достаточно хорошо изученной: выявлено 398 видов и 8 разновидностей мхов, из них эпилитных 305 видов и 4 разновидности. Однако многие районы остаются своего рода *terra incognita*, и вероятность нахождения новых видов на Северном Урале остаётся довольно высокой. Кроме того, литературные источники часто не дают исчерпывающих сведений о местообитаниях или о составе горных пород, на которых обнаруживаются те или иные виды: может не указываться даже тип горной породы. Это существенно затрудняет корректный анализ экотопической и субстратной приуроченности мхов.

Экологические и физиологические особенности литофитных мхов. Спектр местообитаний, которые мы относим к литофитным, весьма широк – от сырых валунов на берегу реки или под пологом леса до южных склонов скальных обнажений. Поэтому и экологические факторы, действующие на эпилитные мхи, могут принимать самые разные значения.

На открытых стенках скал и камнях мхи ничем не защищены от интенсивной солнечной радиации. Характерно, что виды, растущие в высокогорьях или пустынях, зачастую имеют очень тёмный цвет, вплоть до чёрного, а на концах листьев развивают гиалиновые волоски. В норме зелёные растения, экспонированные на ярком свете, могут приобретать красную или желтоватую окраску в результате повышения концентрации каротиноидов.

Также эпилитные мхи часто подвергаются резким перепадам температуры воздуха. Внутри

плотной моховой дерновины создаётся более-менее устойчивая микросреда, инертная по отношению к изменениям внешней температуры. Многочисленные физиологические адаптации в принципе сходны с таковыми у всех прочих высших растений [2].

Очень значим для обитателей открытых скальных субстратов дефицит влаги. Мохообразные являются пойкилогидрическими растениями, т.е. не имеют хорошо развитой кутикулы и воскового слоя и легко теряют влагу при уменьшении влажности окружающей среды. Среди них могут быть как гидро-, гигро- и мезофиты, обитающие в условиях более-менее высокой влажности, так и ксерофиты, испытывающие частый дефицит влаги. Ксерофиты проявляют самую высокую стойкость к высыханию, хотя в той или иной степени она характерна и для других экологических групп (яркий пример – р. *Fontinalis*). Реакция на высыхание зависит не только от степени и длительности периода лишения влаги, но и от скорости её потери [2].

Мхи впитывают влагу всей поверхностью тела, у них преобладает внешнее проведение воды по капиллярным пространствам или апопласту. Лишь *Polytrichaceae* и *Mniaceae*, имеющие центральный цилиндр, всасывают её с помощью ризоидов и проводят внутри стебля (но, что характерно, и у них внешний транспорт преобладает). Облигатных литофилов среди представителей этих семейств нет.

Структурные адаптации мхов к недостатку воды могут проявляться на нескольких уровнях:

- популяционный – рост в форме подушек, дерновинок. Скудность особей препятствует выходу воды из агрегации, и в ней создаётся особая микросреда с повышенной влажностью, которая также участвует в терморегуляции и служит местообитанием для различных микроорганизмов и мелких животных. Интересно, что подушки более ксерофитных видов выглядят более ровными: выступающие над поверхностью подушки побеги создают турбулентные потоки воздуха, которые повышают испарение [2];

- организменный – уменьшение размера растений, плотное листорасположение, развитие ризоидного войлока;

- органный – движения листьев при высыхании (заворачивание, плотное обхватывание стебля), появление парафиллий и псевдопарафиллий, аксиллярных волосков, второго слоя или крыловидных выростов листовой пластинки;

- тканевой и клеточный – появление проводящих пучков, гиалиновых клеток и гиалиновых волосков, папилл, толстые клеточные стенки, восковой налёт.

Многое из перечисленного служит для создания капиллярных пространств, которые удерживают воду. Гиалиновые волоски уменьшают испарение и способствуют конденсации влаги из атмосферы.

К физиолого–биохимическим адаптациям можно причислить высокое осмотическое давление цитоплазмы, повышенный уровень супероксиддисмутазы и других оксидоредуктаз, абсцизовой кислоты. Активность ферментов направлена на конвертацию активных форм кислорода и препятствование их образованию. Абсцизин, известный как гормон водного стресса не только у мхов, но и у других высших растений, способен индуцировать целые комплексы специфических белков ответа. Интересно, что одной из форм реакции на АБК у мохообразных являются движения устьиц на эпидермисе спорофита.

Физиологические и биохимические процессы у мхов имеют гораздо более широкие диапазоны толерантности, чем у сосудистых растений. К примеру, у некоторых видов фотосинтез может достигать максимального уровня уже через 30 секунд после получения воды сухим растением [2].

Жизненные циклы мхов также тесно связаны с режимом увлажнения. Созревание гаметангиев при непродолжительном периоде увлажнения приходится точно на этот период. Кроме того, мохообразные могут переживать стрессовые условия в виде спор или вегетативных диаспор.

Перечисленные адаптации характерны не только для эпилитов, но и для ксерофитов в целом.

Скальные субстраты характеризуются слабым развитием почвенного слоя. По степени его выраженности можно выделить три основных типа субстратов:

- голая или практически голая поверхность, лишённая мелкозёмно–гумусного материала. Как правило, такие поверхности имеют крутизну 70–90 градусов. Мохообразные в таких местообитаниях осваивают мелкие трещинки, заполненные мелкозёмом; на совершенно голых стенках они почти не селятся;

- слой мелкозёма толщиной около 1 см. Мелкозём скапливается в более–менее выраженных трещинах;

- мощный гумусно–мелкозёмный слой (порядка 2 см). Как правило, он скапливается на пологих участках.

Данные типы субстратов образуют сукцессионный ряд. На них наблюдается закономерная смена доминантных видов и форм роста мхов. [2]

Почва играет роль буферной системы, связывая и сорбируя на своих коллоидах различные вещества. Петрофитные мхи, лишённые такого буфера, испытывают на себе сильное влияние ионного состава материнской породы. Богатый видовой состав бриофлоры карбонатных обнажений был замечен ещё С. Г. Навашиным. Это объясняется тем, что карбонатные породы более растворимы и, следовательно, легче подвергаются выветриванию и хорошо снабжают обитающие на них мхи элементами минерального питания. Бриофлора обнажений кислотного состава не так богата видами, но своеобразна.

Важно, что химические свойства субстрата определяются не только составом образующей его породы. Например, поверхностный сток с почв может снижать рН на поверхности основных скальных обнажений, что влечёт за собой изменение видового состава и проективного покрытия обитающих на нём мхов «без видимой причины». Для мхов степной зоны М. Ф. Бойко [3] показал, что доминирующим типом отношения к химизму субстрата у них является инцертофилия – склонность к поселению на субстратах с нечётко выраженными химическими свойствами. Не исключено, что инцертофилы распространены и на уральских скальных и каменистых субстратах; подробный анализ их химических свойств до сих пор почти никем не проводился, исключая [4, 5].

Помимо кальцефилов, ацидофилов и инцертофилов выделяется группа видов–эврифилов, заселяющих любые типы субстрата.

Минеральное питание мхов тесно связано с водным обменом. Значительная часть минеральных элементов поглощается из атмосферных осадков. Также важным источником ионов являются продукты выветривания субстрата. Мхи подкисляют субстрат, способствуя его растворению. Серьёзной проблемой для эпилитных мхов является недостаток связанного азота, так как даже в более–менее развитом гумусно–мелкозёмном слое он накапливается медленно (при низких температурах, господствующих на Северном Урале, ингибируются процессы минерализации органических остатков). По–видимому, этим объясняется тот факт, что внутри дерновин мохообразных часто и в изобилии встречаются цианобактерии – азотфиксаторы: *Nostoc* и многие другие [2, 6]. Также моховые дерновины служат местообитани-

ем для водорослей, грибов, простейших, мелких беспозвоночных. Как уже упоминалось, внутри них задерживается влага, что важно для жизнедеятельности микроорганизмов.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ БРИОФЛОРЫ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Началом изучения бриофлоры Северного Урала, как и Урала вообще, можно считать сбор П.И. Вагнером весьма крупной коллекции мхов к востоку от Конжаковского Камня. Список мхов этой коллекции насчитывал 133 вида и был опубликован в журнале Н. П. Щеглова «Указатель открытий по физике, химии, естественной истории и технологии» в 1829 г.

В 1847–1850 гг. комплексная экспедиция Русского географического общества под руководством Э. К. Гофмана работала на территории от истоков Вишеры и Печоры до северной оконечности Урала. Собранная её участниками коллекция легла в основу обработок Ф. И. Рупрехта, М. Э. Циккендрата. В сводке Рупрехта для Северного Урала приведены 32 вида мхов [1].

В 1872 г. Н. В. Сорокин в ходе Вогульской экспедиции собрал небольшую ботаническую коллекцию (помимо прочего он посетил вершину Денежкина Камня, долину Ивделя). В коллекции было 16 видов мохообразных, из них 12 – листовых мхов [7].

В 1874–1876 гг. массив Чистоп, Денежкин Камень, Конжаковский, Косьвинский и Сухогорский камни, гору Качканар посетил ботаник П. Н. Крылов. Его сборы были определены Х. Арнеллем и К. Дузеном и насчитывали 101 вид мхов.

Экспедиция С. Г. и А. С. Навашиных, предпринятая в 1887 г., была примечательна тем, что проводилась исключительно с бриологической целью. Кроме того, С. Г. Навашин был первым, кто отметил известняковые скалы в качестве интереснейших мест для исследований. Супруги посетили Бисерть и Уфу.

В 1894 уральскую бриофлору изучал П. В. Сюев. Его статьи касались лишь Среднего Урала, но они заслуживают упоминания потому, что именно в них было сформулировано понятие о литофильных мхах и зависимости их распределения от особенностей местности и состава горных пород.

С 1902 г. Р. Р. Поле изучал флору Печорского края. Собранную им коллекцию определяли В.–Ф. Бротерус и Х. Линдберг. Они выявили 143 вида и 5 разновидностей мхов.

В.–Ф. Бротерусу также была передана для определения коллекция, собранная Б. Н. Гордковым на Сосьве, Ляпине и Манье в 1915 г [1].

С конца 20–х по конец 70–х годов богатый материал по распространению и экологии мохообразных был собран геоботаниками. Из них следует отметить работы П. Л. Горчаковского (1950, 1957, 1966, 1975), К. Н. Игошиной (1960). Далее сведения о бриофлоре Северного Урала пополнились благодаря работам специалистов–бриологов Г. В. Троценко (1984), А. П. Дьяченко (1997, 2005), Г. В. Железновой (1997), А. Г. Безгодова, М. С. и Е. А. Игнатовых, И. Л. Гольдберг (2002) [8].

В монографии А.П. Дьяченко (1997) для Урала указывается 530 видов и 31 разновидность листовых мхов.

По литературным данным мы можем привести для Северного Урала 398 видов и 8 разновидностей мхов [1], из них эпилитных 308 видов и 4 разновидности.

СПИСОК ВИДОВ

1. *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch. – [8, 9, 10].
2. *Amblystegium serpens* (Hedw.) B.S.G. – [8, 10, 11].
3. *Amphidium lapponicum* (Hedw.) Schimp. – [8, 12]; *A. mougeotii* (Bruch et al.) Schimp. – [11, 12, 13].
4. *Andreaea nivalis* Hook. – [12]; *A. obovata* Thed. – [13, 14]; *A. rupestris* Hedw. – [8, 9, 10, 13, 14]; *A. rupestris* var. *papillosa* (Lindb.) Podp. – [1, 12].
5. *Anomodon attenuatus* (Hedw.) Hueb. – [8, 12]; *A. longifolius* (Brid.) Hartm. – [8, 10, 12]; *A. viticulosus* (Hedw.) Hook. et Tayl. – [8, 11, 10, 12].
6. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. – [10, 12]; *A. turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. – [8, 9, 12, 14, 15].
7. *Barbula convoluta* Hedw. – [15]; *B. unguiculata* Hedw. – [8, 10].
8. *Bartramia pomiformis* Hedw. – [8, 9, 12, 15]; *B. ithyphylla* Brid. – [8, 10, 12, 14].
9. *Blindia acuta* (Hedw.) B., S. et G. – [12, 13].
10. *Brachydontium trichodes* (Web.) Milde – [11] исключён из флоры Коми – [16].
11. *Brachythecium velutinum* (Hedw.) Ignatov et Huttunen – [8].
12. *Brachythecium albicans* (Hedw.) Bruch et al. – [11, 12]; *B. coruscum* Hag. – [9, 12]; *B. erythrorrhizon* B.S.G. – [15]; *B. geheebii* Milde – [9, 16]; *B. mildeanum* (Schimp.) Schimp. – [11, 12];

- B. rivulare* B.S.G. – [14]; *B. salebrosum* (Web. et Mohr.) B.S.G. – [8, 10, 11]; *B. tommasinii* (Sendtn. ex Boulay) Ignatov & Huttunen – [15]; *B. turgidum* (Hartm.) Kindb. – [10, 12].
13. *Bryobrittonia longipes* (Mitt.) Horton – [10].
14. *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (Hedw.) Chen – [8, 10].
15. *Bryum algovicum* Sendtn. ex Mull.Hal. – [15]; *B. amblyodon* Mull.Hal. – [15]; *B. archangelicum* B., S. et G. – [17]; *B. argenteum* Hedw. – [8, 15]; *B. caespiticium* Hedw. – [10, 11, 12]; *B. capillare* Hedw. – [12, 15]; *B. creberrimum* Taylor – [15]; *B. dichotomum* Hedw. – [15]; *B. elegans* Nees – [15]; *B. moravicum* Podp. – [8, 12, 15]; *B. neodamense* Itzig. ex C. Muell. – [13]; *B. pallens* (Brid.) Sw. ex Roechl. – [15]; *B. pallescens* Schleich. ex Schwagr. – [12]; *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn. et al. – [8, 14]; *B. turbinatum* (Hedw.) Turner. – [12].
16. *Bucklandiella heterosticha* (Hedw.) Bednarek–Ochyra & Ochyra – [10, 14]; *B. microcarpa* (Hedw.) Bednarek–Ochyra & Ochyra – [8, 9, 13, 14, 15]; *B. sudetica* (Funck) Bednarek–Ochyra & Ochyra – [10, 13, 14].
17. *Callicladium haldanianum* (Grev.) H.A.Crum – [11, 14].
18. *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. – [11, 14]; *C. giganteum* (Schimp.) Kindb. – [8, 10, 12].
19. *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske – [12]; *Calliergonella lindbergii* (Mitt.) Hedenaes – [8, 9, 14].
20. *Campyliadelphus chrysophyllus* (Brid.) R.S.Chopra – [8, 10, 11, 12].
21. *Campylidium calcareum* (Crundw. & Nyholm) Ochyra – [8]; *C. sommerfeltii* (Myr.) Ochyra – [10, 11, 14].
22. *Campylium stellatum* (Hedw.) C.Jens. – [10, 11, 12, 14]; *Campylium protensum* (Brid.) Kindb. – [12].
23. *Campylophyllum halleri* (Hedw.) M.Fleisch. – [8, 10].
24. *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. – [8, 9, 10].
25. *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr. – [8, 9, 10].
26. *Cnestrum alpestre* (Wahlenb. ex Huebener) Nyholm ex Mogensen – [12]; *C. chistii* (Web. et Mohr) Hag. – [8].
27. *Codriophorus acicularis* (Hedw.) P.Beauv. – [10, 13, 14]; *C. fascicularis* (Hedw.) Bednarek–Ochyra & Ochyra – [13, 14].
28. *Conostomum tetragonum* (Hedw.) Lindb. – [14].
29. *Coscinodon cribrosus* (Hedw.) Spruce – [12].
30. *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce. – [8, 11, 12].
31. *Cynodontium bruntonii* (Sm.) Bruch et al. – [11]; *C. fallax* Limpr. – [11, 12]; *C. polycarpon* (Hedw.) Shimp. – [10]; *C. strumiferum* (Hedw.) Lindb. – [8]; *C. tenellum* (B.S.G.) Limpr. – [8, 15].
32. *Cyrtomnium hymenophylloides* (Hueb.) Nyh. ex T. Kop. – [8, 9, 10].
33. *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp. – [8, 10].
34. *Dicranella grevilleana* (Brid.) Schimp. – [12].
35. *Dicranodontium denudatum* (Brid.) Britt. ex Williams – [12].
36. *Dicranoweisia cirrata* (Hedw.) Lindb. – [9, 10].
37. *Dicranum acutifolium* (Lindb. et H. Arnell) C. Jens. ex Weinm. – [11]; *D. angustum* Lindb. – [11]; *D. brevifolium* (Lindb.) Lindb. – [9, 10]; *D. drummondii* Muell. Hal. – [14]; *D. elongatum* Schleich. ex Schwagr. – [12, 14]; *D. flexicaule* Brid. – [12, 14]; *D. fragilifolium* Lindb. – [10, 12]; *D. fuscescens* Sm. – [10, 12]; *D. groenlandicum* Brid. – [11, 22]; *D. montanum* Hedw. – [10, 12, 14]; *D. muehlenbeckii* Bruch et al. – [11]; *D. polysetum* Sw. – [9, 11]; *D. scoparium* Hedw. – [8, 9]; *D. spadiceum* Zett. – [10, 14]; *D. spurium* Hedw. – [12]; *D. viride* (Sull. et Lesq.) Lindb. – [8].
38. *Didymodon fallax* (Hedw.) R.H.Zander – [15]; *D. ferrugineus* (Schimp. ex Besch.) M.O. Hill – [8, 15, 18]; *D. rigidulus* Hedw. – [8, 10, 14]; *D. vinealis* (Brid.) Zander – [12].
39. *Distichium capillaceum* (Hedw.) B.S.G. – [8, 10]; *D. inclinatum* (Hedw.) B., S. et G. – [11, 22].
40. *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe – [8, 9, 10]; *D. gracile* (Mitt.) Kuntze – [18].
41. *Drepanium recurvatum* (Lindb. et H. Arnell) G.Roth – [8, 10, 11, 12].
42. *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. – [14]; *D. polygamus* (B.S.G.) Hedenaes – [10, 14]; *D. sendtneri* (Schimp. ex H. Muell.) Warnst. – [11].
43. *Encalypta affinis* R.Hedw. – [19]; *E. brevicolla* (Bruch et al.) Angstr. – [15]; *E. ciliata* Hedw. – [9, 15]; *E. procera* Bruch – [8, 9]; *E. rhyptocarpa* Schwaegr. – [8, 10]; *E. vulgaris* Hedw. – [20].
44. *Entodon concinnus* (De Not.) Par. – [8, 15].
45. *Eucladium verticillatum* (Brid.) B., S. et G. – [9, 12].
46. *Eurhynchiastrum pulchellum* (Hedw.) Ignatov et Ignatova – [8, 10].
47. *Fissidens osmundoides* Hedw. – [12].
48. *Fontinalis antipyretica* Hedw. – [14].

- Fontinalis antipyretica* var. *gracilis* (Lindb.) Shimp. – [12, 21]; *Fontinalis dalecarlica* Bruch et Shimp. – [11, 12, 15]; *Fontinalis hypnoides* Hartm. – [10]; *Fontinalis hypnoides* var. *duriaei* (Schimp.) Kindb. – [21]; *Fontinalis squamosa* Hedw. – [10, 21].
49. *Funaria hygrometrica* Hedw. – [20].
50. *Grimmia alpestris* (F.Weber & D.Mohr) Schleich. – [11]; *G. donniana* Sm. – [19]; *G. elatior* Bruch ex Bals. – [15]; *G. funalis* (Schwaegr.) B.S.G. – [13, 14, 19]; *G. incurva* Schwaegr. – [12, 13, 14]; *G. longirostris* Hook. – [8, 12, 13, 14, 15]; *G. mollis* B.S.G. – [11, 12, 22]; *G. montana* Bruch et al. – [12]; *G. muehlenbeckii* Schimp. – [8, 12]; *G. ovalis* (Hedw.) Lindb. – [12, 20]; *G. pulvinata* (Hedw.) Sm. ex Sm. et Sowerby; *G. reflexidens* Muell. – [13, 14]; *G. teretinervis* Limpr. – [8].
51. *Gymnostomum aeruginosum* Sm. – [8, 15].
52. *Hedwigia ciliata* (Hedw.) Beauv. – [8, 9, 12, 13, 14].
53. *Heterocladium dimorphum* (Brid.) B., S. et G. – [12].
54. *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Bruch et al. – [12].
55. *Homalothecium lutescens* (Hedw.) Bruch et al. – [9, 10]; *H. sericeum* (Hedw.) Bruch et al. – [10, 15, 23].
56. *Hygroamblystegium tenax* (Hedw.) Jenn. [9, 15]; *H. varium* (Hedw.) Monk. – [8].
57. *Hygrohypnella ochracea* (Turn. ex Wils.) Ignatov et Ignatova – [14, 10].
58. *Hygrohypnum luridum* (Hedw.) Jenn. – [8, 9, 10].
59. *Hylocomiastrum pyrenaicum* (Spruce) M.Fleisch. – [11, 12]; *H. umbratum* (Hedw.) M. Fleisch. – [11].
60. *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. – [8, 9, 12, 14].
61. *Hymenoloma crispulum* (Hedw.) Ochyra – [14, 15].
62. *Hymenostylium recurvirostre* (Hedw.) Dix. – [10].
63. *Hypnum cupressiforme* Hedw. – [8, 10, 11, 12, 14].
64. *Isopterygiopsis alpicola* (Lindb.&Arnell) Hedenas – [9, 21]; *I. pulchella* (Hedw.) Z.Iwats. – [10, 11, 12].
65. *Iwatsukiella leucotricha* (Mitt.) Buck et Crum – [12].
66. *Kiaeria blyttii* (B.S.G.) Broth. – [10, 14]; *K. falcata* (Hedw.) Hag. – [11, 22]; *K. glacialis* (Berggr.) Hag. – [11, 22]; *K. starkei* (Web. et Mohr) I.Hag. – [10, 14].
67. *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils. – [8, 9, 10].
68. *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. – [8, 10].
69. *Lescuraea incurvata* (Hedw.) E.Lawton – [10, 11, 12, 15]; *L. mutabilis* (Brid.) Lindb. ex Hag. – [11]; *L. patens* Lindb. – [11, 13, 23]; *L. radicata* (Mitt.) Monk. – [11, 12, 23]; *L. saxicola* (B.S.G.) Milde – [11, 12, 13, 14, 15]; *L. secunda* Arnell – [12].
70. *Leskea polycarpa* Hedw. – [11, 15].
71. *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr. – [8, 10, 14].
72. *Loeskypnum badium* (Hartm.) Paul – [14].
73. *Meesia uliginosa* Hedw. – [11].
74. *Mnium lycopodioides* Schwagr. – [10, 11, 12]; *M. marginatum* (Dicks.) Beauv. – [8, 10, 12]; *M. spinosum* (Voit.) Schwaegr. – [9, 10, 11]; *M. stellare* Hedw. – [8, 10, 12]; *M. thomsonii* Shimp. – [10, 12].
75. *Molendoa sendtneriana* (B.S.G.) Limpr. – [8, 10, 15].
76. *Myrinia pulvinata* (Wahlenb.) Schimp. – [15].
77. *Myurella julacea* (Schwaegr.) B.S.G. – [8, 10, 12]; *M. sibirica* (C.Muell.) Reim. – [8, 10, 11]; *M. tenerrima* (Brid.) Lindb. – [8, 10, 12].
78. *Neckera besserii* (Lobarz.) Jur. – [8, 10]; *N. complanata* (Hedw.) Hueb. – [8, 10, 12]; *N. pennata* Hedw. – [8, 10, 11, 15].
79. *Niphotrichum canescens* (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra – [8, 10, 14].
80. *Ochyraea alpestris* (Sw. ex Hedw.) Ignatov et Ignatova – [14]; *O. duriuscula* (De Not.) Ignatov & Ignatova – [15]; *O. norvegica* (Bruch et al.) Ignatov & Ignatova – [10].
81. *Oligotrichum hercynicum* (Hedw.) Lam. & DC. – [11].
82. *Oncophorus compactus* (B., S. et G.) Schljak. – [14]; *O. virens* (Hedw.) Brid. – [10]; *O. wahlenbergii* Brid. – [12].
83. *Orthothecium chryseon* (Schwaegr. ex Schultes) B., S. et G. – [11]; *O. strictum* Lor. – [8, 10]; *O. intricatum* (Hartm.) Bruch et al. – [10].
84. *Orthotrichum alpestre* Hornsch. ex B.S.G. – [9]; *O. anomalum* Hedw. – [8, 12, 14, 15]; *O. cupulatum* Brid. – [8, 12, 15]; *O. obtusifolium* Brid. – [10]; *O. speciosum* Nees. – [10].
85. *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske – [8]; *Oxyrrhynchium schleicheri* (R.Hedw.) Roll – [10].
86. *Oxystegus tenuirostris* (Hook. et Tayl.) A. J. E. Smith – [12].
87. *Palustriella commutata* (Hedw.) Ochyra – [11, 12].

88. *Paraleucobryum enerve* (Thed.) Loeske – [11, 12, 22]; *P. longifolium* (Hedw.) Loeske. – [1, 8, 10, 13].
89. *Philonotis caespitosa* Jur. – [15, 19]; *P. fontana* (Hedw.) Brid. – [10, 14].
90. *Plagiomnium confertidens* (Lindb. et H. Arnell) T. Kop. – [8, 12, 15]; *P. cuspidatum* (Hedw.) T. Kop. – [8, 10, 14]; *P. drummondii* (B.S.G.) Kop. – [10]; *P. ellipticum* (Brid.) T. Kop. – [8, 10, 11, 14]; *P. medium* (B.S.G.) Kop. – [10, 12]; *P. rostratum* (Schrad.) T. Kop. – [8, 12].
91. *Plagiopus oederianus* (Sw.) Crum et Anderson – [8, 10, 12].
92. *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) B.S.G. – [10, 14]; *P. laetum* B.S.G. – [8, 10]; *P. piliferum* (Sw.) Bruch et al. – [10]; *P. succulentum* (Wilson) Lindb. – [10].
93. *Platydictya jungermannioides* (Brid.) Crum – [8, 10, 11, 12].
94. *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. – [8, 9, 10, 14].
95. *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. – [10, 14, 15]; *P. urnigerum* (Hedw.) P.Beauv. – [8, 9, 10, 14].
96. *Pohlia andalusica* (Hochnel) Broth. – [14]; *P. andrewsii* A.J.Shaw – [15]; *P. annotina* (Hedw.) Lindb. – [10]; *P. bulbifera* (Warnst.) Warnst. – [14]; *P. cruda* (Hedw.) Lindb. – [8, 9, 10, 12, 14]; *P. drummondii* (Muell. Hall) Andrews – [14]; *P. filum* (Schimp.) Martensson – [23]; *P. longicollis* (Hedw.) Lindb. – [10, 14, 15]; *P. ludwigii* (Spreng. ex Schwagr.) Broth. – [11]; *P. nutans* (Hedw.) Lindb. – [8, 9, 10, 11, 12]; *P. obtusifolia* (Brid.) L. Koch – [14]; *P. prolifera* (Kindb. ex Breidl.) Lindb. ex H. Arnell. – [8, 14]; *P. wahlenbergii* (Web et Mohr.) Andr. – [10].
97. *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G.L.Sm. – [8, 9, 10, 14]; *P. formosum* (Hedw.) G.L.Sm. – [11]; *P. longisetum* (Sw. ex Brid.) G.L. Smith – [14]; *P. sexangulare* (Florke ex Brid.) G. L. Sm. – [11].
98. *Polytrichum commune* Hedw. – [9]; *P. hyperboreum* R.Br. – [11, 13]; *P. juniperinum* Hedw. – [8, 9, 10]; *P. piliferum* Hedw. – [8, 9, 10]; *P. strictum* Menz. ex Brid. – [12].
99. *Pseudobryum cinclidioides* (Hueb.) T. Kop. – [8, 10].
100. *Pseudoleskeella catenulata* (Brid. ex Schrad.) Kindb. – [8, 10, 11]; *P. nervosa* (Brid.) Nyholm – [8, 10, 12]; *P. papillosa* (Lindb.) Kindb. – [8, 12]; *P. tectorum* (Brid.) Kindb. Ex Brotherus – [10]; *P. rupestris* (Berggr.) Hedenas & L.Soderstr. – выявлен нами впервые для Северного Урала.
101. *Psilopilum cavifolium* (Wilson) I.Hagen – [11].
102. *Pterigynandrum filiforme* Hedw. – [12, 15].
103. *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. – [8, 9, 11, 14].
104. *Pylaisia polyantha* (Hedw.) B.S.G. – [8, 14].
105. *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. – [9, 10, 13, 14].
106. *Rhabdoweisia crispata* (Dicks.) Lindb. – [12].
107. *Rhizomnium pseudopunctatum* (Bruch et Schimp.) T.Kop. – [14]; *R. punctatum* (Hedw.) T. Kop. – [8, 14].
108. *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. – [17]; *R. subpinnatus* (Lindb.) T.J.Kop. – [11]; *R. triquetrus* (Hedw.) Warnst. – [8, 9, 10, 14].
109. *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. – [8, 9, 10, 14].
110. *Saelania glaucescens* (Hedw.) Broth. – [8, 10, 11, 12, 14, 12].
111. *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske. – [8, 9, 10].
112. *Schistidium agassizii* Sull. et Lesq. in Sull. – [10, 13, 14]; *S. dupretii* (Ther.) W. A. Weber – [21]; *S. papillosum* Culm – выявлен нами впервые для Северного Урала; *S. rivulare* (Brid.) Podp. – [12, 13, 14, 15].
113. *Sciuro-hypnum glaciale* (Bruch et al.) Ignatov & Huttunen – [23]; *S. plumosum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen – [12]; *S. populeum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen – [12]; *S. reflexum* (Starke) Ignatov et Huttunen – [20, 10, 12, 14]; *S. starkei* (Brid.) Ignatov et Ignatova – [14].
114. *Scorpidium revolvens* (Sw. ex anon.) Rubers – [10].
115. *Seligeria brevifolia* (Lindb.) Lindb. – [8, 15]; *S. campylopoda* Kindb. – [8, 15]; *S. donniana* (Sm.) Mull.Hal. – [1, 12]; *S. galinae* Mogensen et I. Goldberg – [8, 15]; *S. tristichoides* Kindb. – [8, 15].
116. *Sphagnum russowii* Warnst. – [14].
117. *Stereodon bambergeri* (Schimp.) Lindb. – [10, 22]; *S. holmenii* (Ando) Ignatov & Ignatova – [15]; *S. pallescens* (Hedw.) Mitt. – [12, 14]; *S. plicatulus* Lindb. – [8, 9, 12, 15]; *S. vaucheri* (Lesq.) Lindb. ex Broth. – [8, 10, 12]; *S. revolutus* Mitt. – [19].
118. *Straminergon stramineum* (Dicks. ex Brid.) Hedenas – [14].
119. *Syntrichia norvegica* F.Weber – [8]; *S. ruralis* (Hedw.) F.Weber & D.Mohr – [8, 10].
120. *Taxiphyllum wissgrillii* (Garov.) Wijk et Marg. – [8, 12, 15].
121. *Tayloria splachnoides* (Schleich. ex Schwagr.) – [9, 23].

122. *Tetraphis pellucida* Hedw. – найден нами впервые для Северного Урала на скалах.
 123. *Tetraplodon mnioides* (Hedw.) B.S.G. – [10].
 124. *Thuidium assimile* (Mitt.) A.Jaeger – [8, 12, 15]; *T. delicatulum* (Hedw.) Mitt. – [9, 10]; *T. recognitum* (Hedw.) Lindb. – [8, 9, 12].
 125. *Timmia austriaca* Hedw. – [8, 9, 11, 12]; *T. bavarica* Hessel. – [8]; *T. comata* Lindb. & Arnell – [8, 10]; *T. megapolitana* Hedw. – [14].
 126. *Tortella alpicola* Dixon – [24]; *T. fragilis* (Drumm.) Limpr. – [20, 10]; *T. tortuosa* (Hedw.) Limpr. – [1, 8, 10].
 127. *Tortula hoppeana* (Schultz) Ochyra – [12]; *T. mucronifolia* Schwaegr. – [8, 15]; *T. muralis* var. *aestiva* Hedw. – [8]; *T. obtusifolia* (Schwaegr.) Mathieu – [20].
 128. *Trichostomum crispulum* Bruch – [12, 15].
 129. *Ulota curvifolia* (Wahlenb.) Lilj. – [8, 12].
 130. *Zygodon viridissimus* (Dicks.) Brid. – [8, 21].

Примечание: Вид отсутствует в Чек-листе [25].

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

На скальных и каменистых субстратах встречаются представители 14 порядков, 45 семейств, 130 родов, 308 видов и 4 разновидностей листостебельных мхов.

Из них 34 семейства представлены 1–7 видами. Структура ядра ведущих семейств (11 и более видов) представлена в таблице 1.1. Преобладают семейства *Grimmiaceae* (12,1%), *Pottiaceae*, *Rhabdoweisiaceae*, *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae* и *Dicranaceae* (по 9–10%). Три последних семейства являются в основном факультативными литофитами. При пересчёте структуры без учёта факультативных литофитов *Grimmiaceae*, *Pottiaceae* и *Rhabdoweisiaceae* приобретают значительный перевес (31, 20 и 19% против 0–9% для всех прочих семейств) (таблица 1.2, 4 и 5 столбцы). Ведущие семейства составляют 67% бриофлоры (207 видов).

Самыми многочисленными родами являются *Dicranum* (16 видов), *Bryum* (15 видов), *Grimmia*, *Pohlia* (по 13 видов), *Brachythecium* (9 видов). Все они за исключением *Grimmia* экологически очень пластичны, что объясняет их высокое разнообразие на обсуждаемых субстратах.

Род *Grimmia* приурочен в основном к скальным выходам кислого состава; обилие таких выходов на Северном Урале объясняет и обилие представителей этого рода.

1–2 видами представлены семейства:

- 1) Aulacomniaceae, Entodontaceae, Hedwigiaceae, Heterocladiaceae, Hypnaceae, Leskeaceae, Leucobryaceae, Leucodontaceae, Pteryginandraceae, Rhytidiaceae;
- 2) Fissidentaceae, Funariaceae;
- 3) Splachnaceae, Climaciaceae, Meesiaceae, Sphagnaceae.

Семейства первой группы являются моно- или олиготипными в мировой флоре или в пределах России (это же касается климациевых). Фиссидентовые и фунариевые лимитируются климатом (семейства южной ориентации согласно [1]). Для третьей группы семейств обитание на каменистых субстратах нехарактерно.

Таблица 1.1.

Структура ядра ведущих семейств петрофитных листостебельных мхов (столбцы 2–3 – общая; 4, 5 – по облигатно литофитным видам)

| Семейство | Видов | % | Видов | % |
|--------------------------------|-------|------|-------|------|
| <i>Amblystegiaceae</i> | 21 | 10.1 | 7 | 8.8 |
| <i>Brachytheciaceae</i> | 20 | 9.7 | 1 | 1.3 |
| <i>Bryaceae</i> | 15 | 7.2 | 0 | 0 |
| <i>Dicranaceae</i> | 19 | 9.2 | 2 | 2.5 |
| <i>Grimmiaceae</i> | 25 | 12.1 | 25 | 31.3 |
| <i>Mielichhoferiaceae</i> | 13 | 6.3 | 4 | 5.0 |
| <i>Mniaceae</i> | 15 | 7.2 | 1 | 1.3 |
| <i>Plagiotheciaceae</i> | 13 | 6.3 | 5 | 6.3 |
| <i>Polytrichaceae</i> | 13 | 6.3 | 2 | 2.5 |
| <i>Pottiaceae</i> | 21 | 10.1 | 16 | 20.0 |
| <i>Pylaisiaceae</i> | 11 | 5.3 | 2 | 2.5 |
| <i>Rhabdoweisiaceae</i> | 21 | 10.1 | 15 | 18.8 |
| Прочие | 101 | 48.8 | 228 | 285 |
| Сумма по ядру ведущих семейств | 207 | 67.2 | 80 | |

На основе литературных данных составлен коспект петрофитной флоры листостебельных мхов [1, 8-11, 14-23, 26-30]. Также были частично обработаны коллекции мхов с р. Жигалан и г. Конжаковский камень (см. прил.), неизвестные по литературным источникам виды внесены в коспект.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Исследуемая территория находится практически на границе умеренной и субарктической климатических зон и включает несколько высотных поясов, что определяет большое разнообразие в географической приуроченности компонентов её флоры, в том числе и мхов.

Существующая система географических элементов мхов, разработанная в середине прошлого века А.С. Лазаренко, в достаточной степени условна. Из-за своих мелких размеров мохообразные способны расселяться очень широко. К примеру, размер ареала одного вида мха часто бывает сопоставим с размером ареала семейства покрытосеменных. Поэтому зональные элементы у мхов зачастую не соответствуют генетическим. Распространение некоторых видов не удаётся классифицировать. Однако эту систему, несколько модифицированную, продолжают широко использовать: она достаточно эффективна и не имеет лучших альтернатив.

В петрофитной флоре мхов Северного Урала можно выделить 10 географических элементов: арктический, гипоарктический, арктогорный, гипоарктогорный, горный, бореальный, неморальный, аридный, мультizonальный. При отнесении вида к тому или иному элементу использовались указания из литературных источников либо анализ данных по распространению. Некоторые виды классифицировать не представляется возможным в силу недостаточности данных или неоднозначности распределения. Например, *Entodon concinnus* в Америке и Азии ведёт себя как арктомонтанный вид, а в Европе тяготеет к морскому климату.

В таблице 1.2 представлена географическая структура петрофитной флоры листостебельных мхов. Преобладают представители следующих элементов: арктогорный (27.7%), бореальный (26.0%), горный (21.5%). Мал вклад арктических, гипоарктических и аридных видов. Довольно велика доля гипоарктогорных видов (8,3%), а также неморальных (9.7%). В целом бриофлору можно охарактеризовать как бореально-арктогорную. Это определяется нахождением региона в лесном поясе, спецификой субстрата, наличием высотной поясности и особенностями климата.

СУБСТРАТНЫЕ ПРЕДПОЧТЕНИЯ ПЕТРОФИТНЫХ МХОВ

Скальные и каменистые субстраты, на которых селятся мхи, могут обладать ярко выраженной специфичностью химических свойств. Общие вопросы отношения мхов к химизму субстрата были затронуты выше. Здесь мы кратко рассмотрим субстратную экологию ведущих семейств эпилитных мхов Северного Урала.

Семейство *Pottiaceae* представлено в основном облигатными кальцефилами (редко – факультативными (*Bryoerythrophyllum recurvirostrum*) и/

или индифферентными (*Syntrichia ruralis*)). Они склонны занимать в основном трещины с мелкозёмом на стенках скал (*Didymodon*, *Gymnostomum*), задернованные площадки, поверхности со слоем мелкозёма (*Tortella*, *Syntrichia*).

Таблица 1.2.

Географическая структура петрофитной флоры листостебельных мхов

| Элемент | Видов | % |
|-----------------|-------|------|
| Арктический | 6 | 2.1 |
| Гипоарктический | 3 | 1.0 |
| Арктогорный | 80 | 27.7 |
| Гипоарктогорный | 24 | 8.3 |
| Горный | 62 | 21.5 |
| Бореальный | 75 | 26.0 |
| Неморальный | 28 | 9.7 |
| Аридный | 2 | 0.7 |
| Мультizonальный | 9 | 3.1 |

Также к кальцефилам можно отнести семейство *Encalyptaceae* (исключение – ацидофильная *Encalypta brevicolla*). Они занимают трещины с мелкозёмом.

Seligeriaceae (6 видов–кальцефилов, ацидофил *Blindia acuta*) в основном предпочитают крупные затенённые горизонтальные трещины с тонким мелкозёмным слоем (*Seligeria*). В сложении мохового покрова эти мелкие мхи участвуют мало.

Среди активных на карбонатных субстратах семейств также можно упомянуть сем. *Anomodontaceae*, *Pseudoleskeellaceae*, *Timmiaceae*, частично *Grimmiaceae* (р. *Schistidium*), *Rhabdoweisiaceae*.

На карбонатных субстратах широко представлены факультативные литофиты. Известняки выветриваются гораздо интенсивнее кислых пород, на них образуется менее оподзоленная почва, что облегчает переход экологически пластичных эпигейных и эпифитных видов на каменистые субстраты. Кроме вышеупомянутых факультативно эпилитных семейств в петрофитной флоре мхов обсуждаемой территории широко представлены сем. *Mniaceae* (15 видов), *Bryaceae* (15), *Mielichhoferiaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Polytrichaceae* (по 13).

Бриофлора кислых пород не так богата по сравнению с кальцефильной, но своеобразна. Ведущим семейством здесь является *Grimmiaceae*. За исключением р. *Schistidium* и *Grimmia*

muehlenbeckii все они являются облигатными ацидофилами. По отношению к воде они варьируют от мезоксерофитов до гидрогигрофитов и селятся в трещинах, на курумах и россыпях, иногда на камнях вдоль русел.

Среди представителей семейства *Rhabdoweisiaceae* ацидофилия характерна для 9 видов. В целом рабдовайсиевые более теневыносливы и влаголюбивы сравнительно с прочими облигатными эпилитами и соответственно меньше тяготеют к открытым местообитаниям.

Прочие семейства, слагающие ацидофильный компонент бриофлоры, представлены одним или несколькими видами: *Andreaeaceae* (3), *Dicranaceae* (4), *Pterigynandraceae*, *Heterocladia-ceae*, *Hedwigiaceae* (1).

Также можно выделить группу индифферентных видов, способных обитать на субстратах с резко различающимися химическими свойствами. В основном это факультативные литофиты (29 из 38 видов). Некоторые виды при переходе из одного региона в другой могут менять отношение к химизму субстрата: так, *Myurella julacea*, для Среднего и Южного Урала указанная как кальцефил, на Северном встречается также на сланцах и кварцитах.

На скальных и каменистых субстратах могут наблюдаться флуктуации химизма в отдельных микросайтах за счёт почвенного стока, деятельности микроорганизмов и т.д. На данный момент о таких типах мозаичности известно мало, и этот вопрос остаётся перспективной областью исследований.

Заключение. На основе литературных данных, а также с учетом собственных сборов была проанализирована таксономическая, географическая и экологическая структура петрофитной флоры мхов Северного Урала. Она включает 305 видов и 4 разновидности листостебельных мхов из 130 родов, 14 порядков и 45 семейств. Преобладают семейства *Grimmiaceae* (11.7%), *Pottiaceae*, *Rhabdoweisiaceae*, *Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae* и *Dicranaceae* (по 10.0%); среди облигатных литофитов – *Grimmiaceae*, *Pottiaceae* и *Rhabdoweisiaceae* (30.4, 20.3 и 19.0%). Флору можно охарактеризовать как бореально-арктомонданную. Это согласовывается с географическим положением региона.

По отношению к химизму субстрата можно разделить мхи на 3 группы – кальцефилы, ацидофилы, индифферентные. Среди облигатных кальцелитофилов по числу видов преобладают

семейства *Pottiaceae*, *Encalyptaceae*, *Seligeriaceae*; также в основном факультативные *Mniaceae*, *Bryaceae*, *Mielichhoferiaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Polytrichaceae*. Ацидофильны сем. *Grimmiaceae*, *Rhabdoweisiaceae*, *Andreaeaceae*.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-31742-«мол_а»)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дьяченко А.П. Флора листостебельных мхов Урала / А.П. Дьяченко — Екатеринбург: Урал, 1997. — Ч. 1. — 264 с.
2. Glime J.M. Bryophyte Ecology / J.M. Glime // Volume 1. Physiological Ecology [Электронный ресурс] / Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. 2007. URL: <http://www.bryoecon.mtu.edu> (дата обращения: 20.03.2013).
3. Бойко М.Ф. Инцертотрофность – доминирующий признак мохообразных / М.Ф. Бойко // Степи Северной Евразии. — Материалы VI Международного симпозиума и VIII международной школы–семинара «Геоэкологические проблемы степных регионов». — Оренбург: ИПК «Газпром-печать» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2012. — С. 844-847.
4. Ибатуллин А.А. Петрофитные мхи Среднего и Южного Урала : автореф... канд. биол. наук. / А.А. Ибатуллин — Москва. — 2012. — 24 с.
5. Федосов В.Э. Бриофлора Анабарского плато и сопредельных территорий (Восточносибирская Субарктика) / В.Э. Федосов // автореф... канд. биол. наук. — Москва. — 2008. — 27 с.
6. Goffinet B. Bryophyte biology / B. Goffinet, J. Shaw — Cambridge: Cambridge University Press, 2009. — 584 p.
7. Гольдберг И.Л. Роль моховых сообществ в сложении растительности скалистых обнажений (на примере Среднего Урала) : дис... канд. биол. наук. / И.Л. Гольдберг — Екатеринбург. — 2000. — 166 с.
8. Гольдберг И.Л. Материалы к флоре листостебельных мхов скальных обнажений Северного Урала / И.Л. Гольдберг — Arctoa. — 2002. — 11. — С. 81-86.
9. Афонин А.С. Некоторые сведения о мхах каменистых обнажений Северного Урала / А.С. Афонин // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — 2009. — №9. — С. 59-62.
10. Железнова Г.В. Бриофлора Печоро-Илычского биосферного заповедника / Г.В. Железнова,

- Т.П. Шубина // Флора и растительность Печоро-Ильчского биосферного заповедника. — Екатеринбург: УрО РАН, 1997. — С. 177-208.
11. Железнова Г.В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока / Г.В. Железнова — СПб., 1994. — 149 с.
12. Игнатова Е.А. Мхи Вишерского заповедника (Пермская область, Северный Урал) / Е.А. Игнатова, М.С. Игнатов, А.Г. Безгодов // *Arctoa*. — 1996. — № 6. — С.7-20.
13. Дьяченко А.П. Мхи заповедника Денежкин Камень (Северный Урал) / А.П. Дьяченко, Е.А. Дьяченко // *Бриология: традиции и современность*. — Сборник статей по материалам международной конференции, посвященной 110-летию со дня рождения З.Н. Смирновой и К.И. Ладыженской. — СПб.: Изд-во ЗАО «АТТАШЕ», 2010. — С. 59-64.
14. Дьяченко А.П. Мхи Североуральского района Свердловской области / А.П. Дьяченко, Е.А. Дьяченко, Н.В. Скок // *Актуальные проблемы бриологии*. — 2005. — С. 63-70.
15. Безгодов А.Г. Дополнения к бриофлоре Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал) / А.Г. Безгодов [и др.] // *Arctoa*. — 2003. — №12. — С. 169-178.
16. Железнова Г.В. Новые находки мхов в республике Коми / Г.В. Железнова // *Arctoa*. — 2012. — № 21. — С. 278.
17. Дьяченко А.П. Флора листостебельных мхов Урала / А.П. Дьяченко — Екатеринбург: Урал, 1999. — Ч. 2. — 384 с.
18. Безгодов А.Г. Новые находки мхов в Пермской области / А.Г. Безгодов, Е.А. Игнатова, М.С. Игнатов // *Arctoa*. — 2006. — 15. — С. 253?254.
19. Безгодов А.Г. Новые находки мхов в Пермском крае / А.Г. Безгодов // *Arctoa*. — 2010. — 19. — С. 268.
20. Березина А.Я. Эколого-географический анализ флоры мхов известняковых обнажений Свердловской области : дипл. работа / А.Я. Березина — Екатеринбург, 1999. — 31 с.
21. Железнова Г.В. Новые находки мхов в республике Коми / Г.В. Железнова // *Arctoa*. — 2006. — №15. — С. 251-252.
22. Железнова Г. В. Эколого-ценотическое распределение листостебельных мхов на Северном Урале / Г.В. Железнова, Т.П. Шубина // *Споровые растения Крайнего Севера России: Тр. Коми науч. центра УрО РАН*. — 1993. — С. 42-50.
23. Безгодов А. Г. Новые находки мхов в Пермском крае / А.Г. Безгодов // *Arctoa*. — 2009. — №18. — С. 258-259.
24. Федосов В.Э. Новые находки мхов в Республике Коми / В.Э. Федосов, Е.А. Игнатова // *Arctoa*. — 2006. — №15. — С. 252-253.
25. Ignatov M.S. Check-list of mosses of East Europe and North Asia / M.S. Ignatov, O.M. Afonina, E.A. Ignatova et al. // *Arctoa*. — 2006. — №15. — P.1-130.
26. Железнова Г.В. Листостебельные мхи Республики Коми (Россия) / Г.В. Железнова, Т.П. Шубина // *Черноморский ботанический журнал*. — 2012. — Т. 8, №2. — С. 164-170.
27. Игнатов М.С. Флора мхов средней части Европейской России / М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова — Т. 1. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. — 608 с.
28. Игнатов М.С. Флора мхов средней части Европейской России / М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова — Т. 2. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — 352 с.
29. Mogensen G.S. The genus *Seligieria* in the Ural Mountains (Seligieriaceae, Bryophyta) / G.S. Mogensen, I.L. Goldberg // *Lindbergia*. — 2003. — № 28. — P.59-74.
30. *Arctoa: a Journal of Bryology* [Электронный ресурс] // URL: <http://arctoa.ru/Flora/syst.php> (дата обращения: 12.03.2013).

Ибатуллин Александр Анатольевич — аспирант, Уральский государственный педагогический университет; тел.: 8 (922) 142-42-44; e-mail: my_orchis@mail.ru

Емельянова Мария Сергеевна — студент, Уральский федеральный университет; тел.: 8 (902) 259-96-72; e-mail: warnstorfia@mail.ru

Ibatullin Alexandr A. — postgraduate student, Ural State Pedagogical University; phone: (922) 142-42-44; e-mail: My_orchis@mail.ru

Emelyanova Maria S. — student, Ural Federal University; phone: (902) 259-96-72; e-mail: warnstorfia@mail.ru

Коврижин Максим Николаевич — студент,
Уральский федеральный университет; тел.: 8
(902) 259–96–72, e-mail: kovrigin_maxim@mail.ru

Kovrizhin Maxim N. — student, Ural Feder-
al University; phone: (902) 259–96–72; e-mail:
kovrigin_maxim@mail.ru