

УДК 582.32 (581.553): 581.526.42

DOI: 10.26456/vtbio189

О ДИАГНОСТИЧЕСКОЙ РОЛИ ЭПИФИТНЫХ МОХООБРАЗНЫХ ПРИ КЛАССИФИКАЦИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ*

И.Б. Кучеров¹, Г.А. Гришуткина², В.В. Телеганова³, А.Д. Потемкин¹

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

²«Заповедная Мордовия», Саранск

³Национальный парк «Угра», Калуга

Эпифитные и эпиксильные виды мохообразных и лишайников могут выступать в качестве диагностических не только при дифференциации своих синузий, но и на уровне лесного сообщества в целом, формируя единые детерминантные группы вместе с сосудистыми растениями и эпигейными мхами. Это подтверждают результаты доминантно-детерминантной классификации широколиственных лесов, описанных в заповедниках «Калужские засеки» и «Мордовский». В обоих случаях выделенные синтаксоны поддаются флористической дифференциации с помощью не только сосудистых растений, но и эпифитных мохообразных. При необходимости их можно было бы разграничить исключительно по видам эпифитной бриосинузии. Формирование единых детерминантных групп обусловлено влиянием факторов, единообразно воздействующих на все виды, входящие в эти группы. Первостепенную роль предположительно играют микроклиматические факторы, особенно влажность и амплитуды температур приземного слоя воздуха. Эдафические факторы не оказывают прямого влияния на сопряженность видов сосудистых растений и эпифитных мохообразных, но их косвенное влияние также может быть существенным.

***Ключевые слова:** мохообразные, эпифиты, классификация растительности, широколиственные леса, Европейская Россия.*

* Работа И.Б. Кучерова выполнена в рамках действующего госзадания БИН РАН по теме 121032500047-1 «Растительность Европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации», А.Д. Потемкина – согласно плановой теме БИН РАН 121021600184-6 «Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира».

Проблема учета эпифитных и эпилитных синузий при классификации растительности. Группировкам эпифитных, эпиксильных и эпилитных мохообразных и лишайников свойственна как пространственная, так и частичная функциональная обособленность от остальных компонентов растительного сообщества. Это типичные синузии в классическом понимании Т. Липпмаа (Lippmaa, 1939). При классификации они могут рассматриваться в качестве самостоятельных сообществ, синтаксономически независимых от фитоценозов, в пространстве которых они развиты. Такой подход, в частности, свойствен геоботанической школе Ж. Браун Бланке (Barkman, 1958), достигшей высокой степени детальности при создании синтаксономической системы как эпилитно-, так и эпифитно-моховой растительности (Marstaller, 2006; Bültmann et al., 2015; Mucina et al., 2016). В то же время при классификации лесных сообществ в целом эпифитные и эпиксильные мохообразные обычно упоминаются лишь как сопутствующие виды, не играющие какой-либо диагностической роли. Они перечисляются в конце фитоценотической таблицы вместе с эпигейными сопутствующими видами (Oberdorfer, 1992) или отдельным списком (Мартыненко и др., 2008) либо вовсе не приводятся (Dierßen, 1996; Булохов, Соломещ, 2003).

При доминантных и доминантно-детерминантных классификациях лесов эпифитные мохообразные приствольных повышений часто рассматриваются вместе с эпигейными, но поскольку обилие их невелико, они не оказывают значимого влияния на результаты классификации (Нешатаева, 2009; Дегтева, Дубровский, 2014). Эпифитные лишайники при этом приводятся отдельным списком; некоторые авторы (Колесников, 1985) существенно завышают их обилие. В других работах эпифиты полностью исключаются из таблиц и диагнозов синтаксонов (Fremstad, 1998); такой позиции до недавнего времени придерживался и первый из авторов данной статьи (Кучеров, 2019).

Многие факты, однако, указывают на то, что эпифитные и эпилитные виды мохообразных и лишайников могут выступать в качестве диагностических не только при дифференциации своих синузий, но одновременно и на уровне сообщества в целом, в том числе формируя единые детерминантные группы вместе с сосудистыми растениями. В первую очередь это заметно при дифференциации сообществ с повышенной ролью эпилитных видов, например, карельских сосняков лишайниковых на силикатных скалах и на песках или брусничных на песках и чабрецово-толокнянковых на доломитах (Кучеров, 2019). В качестве характерных видов ассоциации *Hieracio pallidi-Pinetum* Stöcker 1965 – сосняков травяно-лишайниковых на выходах гнейсов в горах Средней Европы – приводятся не только

сосудистые растения (*Hieracium schmidtii*, *H. agg. caesium*, *Asplenium septentrionale*, *Festuca pallens*, *Aurinia saxatilis*), но также эпилитные лишайники *Xanthoparmelia stenophylla* и *X. conspersa*. Еще более ярким примером служит моравская ассоциация ксеротермных нагорных дубрав *Genisto pilosae-Quercetum petraeae* Zólyomi et al. ex Soó 1963. В состав ее диагностического блока одновременно входят сосудистые растения *Linaria genistifolia*, *Genista pilosa*, *Sedum reflexum*, *Pilosella officinarum* и др., лишайники *Xanthoparmelia conspersa*, *Lasallia pustulata* (эпилиты), *Flavoparmelia caperata* (эпифит) и мох *Hypnum cupressiforme*, способный расти и на скалах, и на коре деревьев (Chytrý et al., 2013).

К.О. Коротков (1991) при описании ельников (из *Picea abies* s.l.) болотно-травяных Валдая приводит в числе диагностических видов синтаксона *Climacio-Piceetum* var. *typica* Korotk. 1991 *Plagiothecium denticulatum* (факультативный эпифит) и *Usnea comosa* (облигатный эпифит). «Ядро» диагностической группы при этом образуют *Frangula alnus*, *Equisetum sylvaticum*, *Carex cespitosa* и *Hylocomium splendens*. Наконец, в Европейской России и на Урале эпифиты *Plagiothecium laetum* s.l. и *Cladonia coniocraea* способствуют дифференциации средне- и южнотаежных ельников черничных и молиниевых-черничных сфагновых от северо- и среднетаежных морошково-черничных. Встречаемость и покрытие этих видов закономерно возрастают с севера на юг (Кучеров, Кутенков, 2019). При дифференциации южнотаежных ельников хвощовых сфагновых от среднетаежных морошково-хвощовых к названным видам добавляются *Ptilidium pulcherrimum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Pohlia nutans*, эпиксил *Tetraphis pellucida* (Кучеров, Кутенков, 2020).

О закономерностях эколого-ценотической приуроченности базифильного комплекса эпифитных мхов в широколиственных лесах Южного Нечерноземья ранее писала В.В. Телеганова (2014). Следует убедиться, подтверждаются ли эти данные на материале более широкой выборки. Цель настоящей статьи – проследить роль эпифитных и эпиксильных видов мохообразных при флористической дифференциации сообществ широколиственных лесов, где роль эпигейной бриосинузии сравнительно с таежными лесами ослаблена, а эпифитной, напротив, максимальна. Помимо сугубо теоретического интереса, подобная работа в перспективе может иметь и немалое прикладное значение, особенно для целей охраны природы.

Использованные данные и методы. В основу работы положена выборка из 112 описаний широколиственных лесов, сделанных И.Б. Кучеровым в заповедниках «Мордовский» (2015 г.) и «Калужские засеки» (2016 г.), – по 56 описаний в каждом из заповедников. При описании оценивались проективные покрытия видов по ярусам на площади не менее 400 м² в естественных границах сообществ, а также

покрытие (либо сомкнутость) и высота ярусов в целом, гранулометрический состав почвы и положение участка в рельефе. Эпигейные, эпифитные (до высоты 0.6–1 м от основания ствола) и эпиксильные мохообразные отбирались для проверки специалистами по группам. Всего собрано и изучено не менее 500 многовидовых образцов мхов и более 100 образцов печеночников. Образцы из Мордовского заповедника определены Г.А. Гришуткиной (сборы в ФГБУ «Заповедная Мордовия»), из «Калужских засек» – В.В. Телегановой (мхи; сборы в Гербарии КГУ им. К.Э. Циолковского (KLH)) и А.Д. Потемкиным (печеночники; сборы в Гербарии БИН РАН (LE)).

Классификация растительности выполнена доминантно-детерминантным методом с выделением синтаксонов по доминантам и последующим уточнением их объема с помощью детерминантных групп экологически близких видов (Василевич, 1995; Кучеров, 2019). Эпифитные и эпиксильные виды при этом учитывались наряду с видами сосудистых растений и эпигейных мохообразных. Результаты флористической дифференциации синтаксонов сведены в таблицы отдельно для каждого из заповедников (табл. 1, 2) для обеспечения повторности результатов. Из соображений объема и целей публикации в таблицах приведены лишь детерминантные и константные виды; сопутствующие виды исключены независимо от их встречаемости.

Говоря об эпифитах и вообще о любых видах растений в качестве детерминантов и ценотических индикаторов, следует помнить, что все детерминанты региональны. В разных частях ареала одним и тем же видам могут быть свойственны совершенно разные закономерности ценотической приуроченности (Barkman, 1989; Diekmann, Lawesson, 1999; Кучеров, 2003), что особенно выражено у видов с протяженными ареалами, в том числе и у эпифитных мохообразных (Piippo, 1982).

Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову (1995), мхов – по М.С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006), печеночников – по А.Д. Потемкину и Е.В. Софроновой (2009), лишайников – по «Списку лишенофлоры России» (2010). Данные об ареалах сосудистых растений основаны на картографических материалах из атласа Э. Гультена и М. Фриза (Hultén, Fries, 1986) с уточнениями (Кучеров, 2016), мохообразных – на монографиях соответственно М.С. Игнатова и Е.А. Игнатовой (2003, 2004) и А.Д. Потемкина и Е.В. Софроновой (2009).

Эпифитные мохообразные как детерминанты синтаксонов широколиственных лесов. Заповедник «Калужские засеки» расположен в северо-западной части Среднерусской возвышенности (54°N, 36°E). Его территория представляет собой эродированный

всхолмленный водораздел рек Ока и Вытебеть (приток р. Жиздры), расчлененный густой овражно-балочной сетью и поймами малых рек. Диапазон абсолютных высот – 175–275 м над ур. м. Водораздельные почвы формируются на лессовидных суглинках московской карбонатной морены (Бобровский, Ханина, 2000). В растительном покрове преобладают старовозрастные дубравы из *Quercus robur* с участием *Acer platanoides*, *Ulmus glabra* и *Tilia cordata*; в подчиненных ярусах древостоя нередко присутствует *Acer campestre*. В системе Ж. Браун-Бланке эти леса отнесены к ассоциации *Aceri campestris–Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003 (Булохов, Соломещ, 2003; Телеганова, 2014). При доминантно-детерминантном подходе выделяются две ассоциации дубрав – волосистоосоковые (с господством *Carex pilosa* в травяном ярусе) на супесях водораздельных всхолмлений и верхних частей склонов и черемшово-снытевые (с господством *Aegopodium podagraria* и *Allium ursinum*) на почвах тяжелого гранулометрического состава. В составе второй ассоциации различаются три варианта (табл. 1). Леса зеленчуково-страусникового варианта, где в число доминантов травяного яруса входят *Matteuccia struthiopteris* и/или *Galeobdolon luteum*, представлены на ровных участках плакоров, изредка встречаются также в нижней части склонов водоразделов и в поймах. Дубравы пролесниково-лунникового варианта (с *Lunaria rediviva* и *Mercurialis perennis*) тяготеют к понижениям на плакорах и к нижним частям склонов, таволгово-недотрогового (с *Impatiens noli-tangere* и *Filipendula ulmaria* s.l.) – к поймам лесных рек.

Таблица 1
Флористическая дифференциация широколиственных лесов заповедника «Калужские засеки»

Вид	Ярус	Синтаксоны			
		I	II		
			A	B	C
Детерминанты ассоциаций и вариантов					
<i>Picea abies</i>	b ₁	41 ³	5 ⁺	13 ⁺	11 ⁺
<i>Tilia cordata</i>	b ₂	76 ⁴	27 ⁺	25 ⁺	11 ⁺
<i>Euonymus verrucosa</i>	b ₃	71 ²	18 ⁺	13 ⁺	
<i>Carex pilosa</i>	c	100 ³³	14 ²	38 ¹	11 ¹
<i>Lathyrus vernus</i>	c	82 ¹	14 ⁺		11 ⁺
<i>Rubus saxatilis</i>	c	71 ¹			11 ⁺
<i>Dicranum scoparium</i>	z	47 ⁺	14 ⁺	13 ⁺	22 ⁺
<i>Fraxinus excelsior</i>	a ₁	53 ⁶	50 ⁸	25 ³	
<i>Acer platanoides</i>	a ₂	82 ⁸	55 ¹¹	38 ⁸	33 ⁵
<i>Tilia cordata</i>	a ₂	71 ¹²	41 ³	25 ⁷	33 ⁴
<i>Paris quadrifolia</i>	c	65 ⁺	73 ⁺	25 ⁺	33 ⁺
<i>Cladonia coniocraea</i>	z	76 ⁺	45 ⁺	25 ⁺	22 ⁺

<i>Sciuro-hypnum populeum</i>	z	18 ⁺	27 ⁺		
<i>Pylaisia polyantha</i>	z	6 ⁺	14 ⁺		
<i>Acer platanoides</i>	a ₁	53 ⁵	68¹³	88²¹	33 ⁸
<i>Tilia cordata</i>	a ₃	59 ³	32 ²	38 ¹	
<i>Acer campestre</i>	a ₃	29 ¹	41 ³	38 ¹	
<i>A. campestre</i>	b ₂	53 ⁺	73 ¹	88 ²	
<i>A. platanoides</i>	b ₃	88 ²	50 ⁺	63 ⁺	
<i>Galium odoratum</i>	c	59 ²	73 ⁵	75 ³	33 ¹
<i>Dentaria bulbifera</i>	c	53 ¹	5 ⁺	38 ⁺	
<i>Brachythecium salebrosum</i>	z	59 ⁺	73 ⁺	50 ⁺	22 ⁺
<i>Serpoleskea subtilis</i>	z	35 ⁺	64 ⁺	38 ⁺	
<i>Neckera pennata</i>	z	29 ⁺	5 ⁺	38 ⁺	
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	z	6 ⁺	18 ⁺	13 ⁺	
<i>Dicranum flagellare</i>	z	6 ⁺	5 ⁺	25 ⁺	
<i>Viola mirabilis</i>	c	59 ¹	32 ⁺		33 ⁺
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	z	18 ⁺	14 ⁺		33 ⁺
<i>Betula pubescens</i>	a ₁	30 ¹		13 ¹	22 ²
<i>Maianthemum bifolium</i>	c	47 ⁺			22 ⁺
<i>Convallaria majalis</i>	c	24 ¹			11 ⁺
<i>Ulmus glabra</i>	a ₁	18 ¹	45 ⁵	63 ⁷	11 ⁸
<i>Acer campestre</i>	a ₂		32 ³	50 ⁴	
<i>Padus avium</i>	b ₃	24 ⁺	55 ¹	63 ¹	33 ¹
<i>Anomodon longifolius</i>	z	29 ⁺	64 ⁺	88 ⁺	33 ⁺
<i>A. viticulosus</i>	z		14 ⁺	38 ⁺	
<i>Leucodon sciuroides</i>	z		14 ⁺	38 ⁺	
<i>Ulmus glabra</i>	b ₁	29 ²	68 ⁷	63 ⁴	56 ⁶
<i>Padus avium</i>	b ₂	12 ⁺	50 ¹	25 ⁺	56 ²
<i>Urtica dioica</i>	c		91 ³	88 ³	89 ³
<i>Allium ursinum</i>	c	18 ⁺	50¹²	100¹¹	89¹⁰
<i>Impatiens noli-tangere</i>	c	24 ⁺	73 ¹	50 ⁴	67²¹
<i>Lamium maculatum</i>	c	24 ⁺	45 ¹	75 ¹	67 ¹
<i>Stellaria nemorum</i>	c	12 ⁺	45 ¹	63 ³	67 ³
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	c		64¹²	38 ¹	67 ⁴
<i>Homalia trichomanoides</i>	z	29 ⁺	82 ⁺	88 ⁺	67 ⁺
<i>Lunaria rediviva</i>	c			88¹⁹	33 ¹
<i>Glechoma hirsuta</i>	c	24 ⁺	36 ¹	63 ⁴	44 ³
<i>Athyrium filix-femina</i>	c	6 ⁺	5 ⁺	38 ¹	56 ³
<i>Filipendula ulmaria</i> s.l.	c		27 ⁺	50 ⁺	89 ⁵
<i>Equisetum sylvaticum</i>	c	6 ⁺	5 ⁺		44 ²
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	d		9 ¹	13 ¹	44 ⁵
Константные виды					
<i>Quercus robur</i>	a ₁	94²⁵	95²⁸	75¹⁴	78¹⁷
<i>Tilia cordata</i>	a ₁	65¹⁶	32 ³	38 ³	78¹³
<i>Populus tremula</i>	a ₁	47 ⁴	23 ³	38 ⁴	44 ⁴
<i>Corylus avellana</i>	b ₁	94²⁵	91²⁵	88²⁶	67¹¹
<i>Euonymus europaea</i>	b ₃	76 ¹	77 ¹	75 ¹	89 ¹
<i>Acer campestre</i>	b ₃	59 ¹	73 ¹	63 ⁺	67 ⁺
<i>Ulmus glabra</i>	b ₃	71 ²	59 ²	75 ¹	44 ¹
<i>Aegopodium podagraria</i>	c	94 ⁵	100¹⁷	100¹⁷	100¹⁴
<i>Galeobdolon luteum</i>	c	100 ⁶	100¹³	88 ⁸	78 ⁶

<i>Pulmonaria obscura</i>	c	100 ³	95 ⁶	88 ³	78 ⁶
<i>Asarum europaeum</i>	c	94 ³	95 ⁵	100 ³	67 ²
<i>Stellaria holostea</i>	c	100 ³	82 ⁴	88 ¹	89 ⁷
<i>Milium effusum</i>	c	88 ¹	91 ¹	88 ¹	78 ³
<i>Polygonatum multiflorum</i>	c	88 ¹	91 ¹	75 ¹	56 ⁺
<i>Mercurialis perennis</i>	c	76 ⁴	77 ⁸	88¹⁵	89 ⁶
<i>Dryopteris filix-mas</i>	c	82 ²	77 ³	100 ²	44 ⁺
<i>D. carthusiana</i>	c	88 ⁺	50 ⁺	75 ⁺	67 ¹
<i>Campanula latifolia</i>	c	53 ⁺	73 ¹	63 ¹	67 ¹
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	z	82 ⁺	91 ⁺	88 ⁺	78 ⁺
<i>Callicladium haldanianum</i>	z	65 ⁺	68 ⁺	63 ⁺	89 ⁺
<i>Dicranum montanum</i>	z	82 ⁺	64 ⁺	50 ⁺	56 ⁺
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	z	76 ⁺	59 ⁺	50 ⁺	56 ⁺
<i>Amblystegium serpens</i>	z	47 ⁺	68 ⁺	63 ⁺	44 ⁺
<i>Stereodon pallescens</i>	z	65 ⁺	50 ⁺	50 ⁺	44 ⁺
<i>Brachythecium rutabulum</i>	z	24 ⁺	23 ⁺	38 ⁺	11 ⁺
<i>Hygroamblystegium varium</i>	z	12 ⁺	5 ⁺	25 ⁺	11 ⁺
Число описаний		17	22	8	9

Примечания. Синтаксоны: I – дубравы волосистоосоковые; II – дубравы черемшово-снытевые, варианты: А – зеленчуково-страусниковый, В – пролесниково-лунниковый, С – таволгово-недотроговый. Ярусы: а₁, а₂, а₃ – 1-й, 2-й и 3-й ярусы древостоя; b – подрост и подлесок: b₁ – высокий (> 3–4 м), b₂ – средневысотный, b₃ – низкий (≤ 1 м); c – травяной; d – моховой; z – эпифитные и эпиксильные мохообразные и лишайники. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (%). Детерминантные группы выделены жирной рамкой, эпифитные и эпиксильные виды – также серым фоном. Виды в пределах групп сортированы по ярусам, далее по убыванию встречаемости во всем массиве описаний таблицы. Для доминантов значения покрытия и постоянства даны полужирным шрифтом. Среднее проективное покрытие видов менее 0.5% отмечено плюсом «+». Исключены сопутствующие виды, всходы деревьев и кустарников.

Интеграторами всех четырех синтаксонов выступают неморальные мезофиты, в том числе *Quercus robur* и *Tilia cordata* в 1-м ярусе древостоя, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *Aegopodium podagraria*, *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Mercurialis perennis* и др. Сходным образом распределены и многие эпифиты. Однако в основном это не собственно неморальные, а распространенные далее на север бореонеморальные (*Dicranum montanum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Stereodon pallescens*) и даже бореально-полюзорные (*Sciuro-hypnum reflexum*) и арктобореальные (*Amblystegium serpens*) виды (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004; Кучеров, 2016). Исключениями являются *Callicladium haldanianum* и спорадически встречающийся *Brachythecium rutabulum*.

В дубравах пролесниково-лунникового варианта из состава комплекса интеграторов «выпадает» *Brachythecium velutinum*. Этот вид, как и *Dicranum montanum*, нехарактерен для лесов на

дренированных склонах. Оба вида вместе с *D. scoparium* и *Viola mirabilis* выступают «спутниками» *Populus tremula*; последняя представлена в лесах всех синтаксонов, но в склоновых местообитаниях ее встречаемость также снижена. *Dicranum scoparium* при этом чаще встречается в более сухих волосистоосоковых дубравах, избегая снытевых. Сходным образом проявляют себя и бореальные (*Rubus saxatilis*) и бореонеморальные (*Lathyrus vernus*) мезофиты из числа сосудистых растений, диагностических для волосистоосоковых дубрав.

Группу, объединяющую волосистоосоковые дубравы с плакорными снытевыми страусникового варианта, возглавляет *Fraxinus excelsior* в 1-м ярусе древостоя. Из числа эпифитов и эпиксиллов в нее входят *Cladonia coniocraea*, *Sciuro-hyprnum populeum* и редкая в дубравах *Pylaisia polyantha*. Ни один из этих видов напрямую не связан с *Fraxinus excelsior*, произрастая в основном на осине (как *Sciuro-hyprnum populeum*) либо ели.

В группе, общей для всех внепойменных типов дубрав (волосистоосоковых и снытевых страусникового и лунникового вариантов), лидирующие позиции занимает *Acer platanoides* в 1-м ярусе древостоя; к этой же группе относится и *A. campestre* в составе подроста и 2-го яруса древостоя. Из неморальных видов трав в группу входят *Galium odoratum* и *Dentaria bulbifera*, а из эпифитных мхов – панполизональный (Кучеров, 2016) *Brachythecium salebrosum* вместе с неморальными (*Neckera pennata*, *Serpoleskea subtilis*) и полизональными (*Pseudoleskeella nervosa*) представителями базифильного комплекса (Телеганова, 2014). При анализе распределения видов по типам внутриландшафтной приуроченности в данную группу попадает также *Anomodon longifolius*. Однако этот вид выраженно избегает не только пойменных, но и волосистоосоковых дубрав, входя в состав группы, объединяющей снытевые дубравы страусникового и лунникового вариантов. К последней группе тяготеют и такие неморальные базифильные мхи, как *A. viticulosus* и *Leucodon sciuroides*. «Титульными» видами группы являются при этом *Ulmus glabra* в 1-м и *Acer campestre* во 2-м ярусах древостоя; в этих же сообществах отмечен максимум обилия старых деревьев *A. platanoides*. Скорее всего, в данном случае есть прямая связь между названными видами деревьев и мхов: последние растут в основном на коре кленов и вязов.

Все варианты снытевых дубрав, равно пойменные и внепойменные, объединяет группа полизональных (*Urtica dioica*), бореонеморальных (*Matteuccia struthiopteris*, *Stellaria nemorum*, *Impatiens noli-tangere*) и неморальных (*Allium ursinum*, *Lamium maculatum*) мезо- и гигромезофитов. Из базифильных эпифитных мхов к этой группе тяготеет *Homalia trichomanoides*, нередкая при основании стволов старых дубов и лип. У этого вида требования к

влажности субстрата близки к таковым у соседствующих с ним трав, т.е. это тоже гигромезофит (Ellenberg et al., 1992). Примечательно, что в более сухих волосистоосоковых дубравах он отсутствует.

Пойменный недотроговый вариант снытевых дубрав в «Калужских засеках» дифференцируют лишь гигромезофильные виды сосудистых растений и эрозиофильные эпигейные мхи (*Oxypurhynchium hians*), но не эпифиты (табл. 1).

Таким образом, эпифитные и эпиксильные мохообразные участвуют в дифференциации большинства (3 из 4) выделенных синтаксонов дубрав заповедника, равно как и ценофлор их характерных местообитаний наравне с сосудистыми растениями. Тяготение отдельных видов эпифитов к тем или иным детерминантным видам деревьев объясняет данное явление лишь отчасти. Наблюдаемая дифференциация несколько «размыта» из-за сходства сопоставляемых экотопов по гранулометрическому составу почв и условиям увлажнения, но отнюдь не в результате учета эпифитных видов.

Мордовский заповедник расположен в юго-западной части Среднего Поволжья на правом берегу р. Мокши (55°N, 43°E). На его территории выражена система разновозрастных четвертичных террас, первая из которых представляет собой современную пойму Мокши со средне- и тяжелосуглинистыми почвами. Вторая и третья аккумулятивные террасы имеют валдайский возраст и сложены глубокими песками на известняках. Пески четвертой, днепровской останцовой террасы подстилаются моренным суглинком (Терешкин, Терешкина, 2006). Абсолютные высоты террас в порядке перечисления составляют соответственно 110, 120, 140 и 188 м над ур. м. (Гафферберг, 1960). В растительном покрове четвертой террасы подтаежные сосновые (из *Pinus sylvestris*) боры с *Tilia cordata* и *Corylus avellana* сочетаются с липняками волосистоосоковыми. На третьей и второй террасах представлены как последние, так и липняки снытевые типичного варианта; в древостоях к *Tilia cordata* примешивается *Quercus robur*. Для понижений всех трех террас, а также для надпоймы р. Сатис (притока Мокши) характерны липняки снытевые пролесникового варианта на утяжеленных почвах с обильным *Acer platanoides* во 2-м ярусе древостоя и с согосподством *Aegopodium podagraria* и *Mercurialis perennis* в травяном ярусе. Только на первой террасе произрастают бедные видами дубравы будрово-крапивные с доминированием *Utica dioica* и *Glechoma hederacea* (табл. 2), иногда с примесью *Alnus glutinosa* в древостое. Топкие понижения террасы заняты черноольшанниками.

Таблица 2

Флористическая дифференциация широколиственных лесов Мордовского заповедника

Вид	Ярус	Синтаксоны			3
		1	2		
			A	B	
Детерминанты ассоциаций и вариантов					
<i>Betula pendula</i>	a ₁	68 ⁴	36 ¹	30 ³	15 ¹
<i>Populus tremula</i>	c	53 ⁺	14 ⁺	10 ⁺	
<i>Carex digitata</i>	c	42 ⁺	14 ⁺	10 ⁺	
<i>Rubus saxatilis</i>	c	42 ¹	7 ⁺	10 ⁺	
<i>Maianthemum bifolium</i>	c	37 ⁺	7 ⁺		
<i>Plagiothecium laetum</i> s.l.	z	21 ⁺	7 ⁺		
<i>Pleurozium schreberi</i>	z	26 ⁺			
<i>Populus tremula</i>	a ₁	58 ⁸	29 ²		8 ¹
<i>Picea abies</i>	b ₂	11 ⁺	21 ⁺		
<i>Melica nutans</i>	c	37 ⁺	21 ⁺	10 ⁺	
<i>Picea abies</i>	a ₁	37 ²	64 ²	70 ³	
<i>Pinus sylvestris</i>	a ₁	53 ⁶	43 ³	40 ⁶	
<i>Acer platanoides</i>	a ₂	63 ¹¹	50 ⁴	70 ²³	23 ⁸
<i>A. platanoides</i>	b ₁	79 ¹⁵	86 ¹⁴	80 ¹⁴	15 ¹
<i>Ulmus glabra</i>	b ₁	21 ¹	50 ¹³	60 ⁵	
<i>Tilia cordata</i>	b ₂	74 ⁸	57 ¹	50 ¹	23 ¹
<i>Acer platanoides</i>	b ₂	84 ⁶	43 ¹	60 ²	
<i>Euonymus verrucosa</i>	b ₂	63 ¹	64 ²	40 ²	
<i>Lonicera xylosteum</i>	b ₃	32 ⁺	36 ⁺	20 ⁺	
<i>Aegopodium podagraria</i>	c	95 ⁷	100 ³⁹	100 ¹⁵	23 ⁴
<i>Lathyrus vernus</i>	c	100 ³	100 ²	50 ¹	15 ⁺
<i>Pulmonaria obscura</i>	c	63 ¹	100 ⁴	90 ²	23 ⁺
<i>Mercurialis perennis</i>	c	58 ³	100 ⁸	100 ²²	8 ⁺
<i>Lamium maculatum</i>	c	58 ¹	50 ¹	80 ⁴	15 ⁺
<i>Milium effusum</i>	c	42 ⁺	57 ⁴	50 ⁺	15 ²
<i>Dryopteris carthusiana</i>	c	53 ⁺	21 ⁺	50 ⁺	8 ⁺
<i>Galium odoratum</i>	c	37 ²	29 ²	30 ³	8 ⁺
<i>Asarum europaeum</i>	c	100 ⁴	93 ⁴	80 ³	
<i>Carex pilosa</i>	c	100 ⁴³	79 ⁸	50 ³	
<i>Stellaria holostea</i>	c	95 ²	50 ⁺	60 ¹	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	c	63 ¹	71 ²	70 ²	
<i>Glechoma hindenburgiana</i>	c	53 ¹	64 ¹	70 ⁵	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	c	47 ⁺	57 ⁺	80 ¹	
<i>Viola mirabilis</i>	c	37 ⁺	43 ¹	20 ⁺	
<i>Carex rhizina</i>	c	32 ¹	29 ¹	10 ⁺	
<i>Aconitum septentrionale</i>	c	11 ⁺	29 ¹	30 ⁺	
<i>Campanula trachelium</i>	c	5 ⁺	36 ⁺	10 ⁺	
<i>Brachythecium salebrosum</i>	z	63 ⁺	57 ⁺	40 ⁺	15 ⁺
<i>Stereodon pallescens</i>	z	42 ⁺	36 ⁺	60 ⁺	15 ⁺
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	z	47 ⁺	43 ⁺	20 ⁺	15 ⁺
<i>Anomodon longifolius</i>	z	21 ⁺	14 ⁺	30 ⁺	
<i>Cladonia coniocraea</i>	z	21 ⁺	14 ⁺	20 ⁺	
<i>Picea abies</i>	a ₂	37 ¹	14 ⁺	60 ⁺	
<i>Tilia cordata</i>	b ₃	47 ¹	7 ⁺	30 ¹	15 ⁺
<i>Euonymus verrucosa</i>	b ₃	47 ¹	14 ¹	40 ⁺	
<i>Luzula pilosa</i>	c	21 ⁺		20 ⁺	

<i>Atrichum undulatum</i>	d	11 ⁺		20 ⁺	
<i>Sanionia uncinata</i>	z	42 ⁺		30 ⁺	
<i>Chelidonium majus</i>	c	16 ⁺	50 ⁺	60 ¹	
<i>Urtica dioica</i>	c	16 ⁺	71 ²	60 ³	100 ²⁵
<i>Glechoma hederacea</i>	c	21 ⁺	50 ¹	30 ⁺	100 ³³
<i>Adoxa moschatellina</i>	c		36 ⁺	30 ⁺	15 ⁺
<i>Alliaria petiolata</i>	c	5 ⁺	21 ⁺	40 ²	31 ¹
<i>Cardamine impatiens</i>	c		21 ⁺	20 ⁺	31 ⁺
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	c		7 ⁺	10 ¹	23 ¹
<i>Homalia trichomanoides</i>	z	5 ⁺	36 ⁺	30 ⁺	46 ⁺
<i>Pylaisia polyantha</i>	z	5 ⁺	29 ⁺	20 ⁺	23 ⁺
<i>Neckera pennata</i>	z		14 ⁺	10 ⁺	8 ⁺
<i>Lunaria rediviva</i>	c			40 ¹⁷	
<i>Chiloscyphus profundus</i>	z	11 ⁺	7 ⁺	40 ⁺	
<i>Brachythecium rutabulum</i>	z	11 ⁺		50 ⁺	8 ⁺
<i>Padus avium</i>	b ₁			20 ¹	38 ⁷
<i>P. avium</i>	b ₂	16 ⁺	14 ⁺	40 ⁺	46 ³
<i>Oxyrrhynchium hians</i>	d			10 ⁵	8 ⁺
<i>Anomodon attenuatus</i>	z	5 ⁺		10 ⁺	23 ⁺
<i>Ulmus laevis</i>	a ₂		7 ⁺		54 ⁵
<i>U. laevis</i>	b ₂		21 ¹		46 ⁺
<i>Rubus caesius</i>	b ₃				46 ⁵
<i>Scrophularia nodosa</i>	c	5 ⁺	29 ⁺	20 ⁺	77 ⁺
<i>Impatiens noli-tangere</i>	c		7 ⁺	10 ⁺	31 ⁺
<i>Filipendula ulmaria</i> s.l.	c				54 ¹
<i>Bromopsis inermis</i>	c				46 ¹
<i>Solanum dulcamara</i>	c				38 ⁺
<i>Leskea polycarpa</i>	z	11 ⁺	21 ⁺	10 ⁺	85 ⁺
Константные виды					
<i>Tilia cordata</i>	a ₁	63 ²⁶	93 ⁴²	90 ⁴⁰	62 ²¹
<i>Quercus robur</i>	a ₁	32 ⁴	43 ⁹	20 ³	77 ³⁰
<i>Tilia cordata</i>	a ₂	74 ²²	43 ¹²	30 ⁶	62 ⁷
<i>Corylus avellana</i>	b ₁	26 ²	21 ⁵	20 ¹	31 ³
<i>Tilia cordata</i>	b ₁	42 ⁴	36 ¹	10 ⁺	38 ¹
<i>Convallaria majalis</i>	c	74 ⁴	29 ⁺	20 ²	62 ⁷
<i>Geum urbanum</i>	c	21 ⁺	50 ⁺	40 ⁺	46 ⁺
<i>Amblystegium serpens</i>	z	74 ⁺	79 ⁺	70 ⁺	38 ⁺
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	z	89 ⁺	71 ⁺	60 ⁺	38 ⁺
<i>Serpoleskea subtilis</i>	z	58 ⁺	64 ⁺	50 ⁺	31 ⁺
<i>Platygyrium repens</i>	z	32 ⁺	57 ⁺	20 ⁺	77 ⁺
<i>Pseudoleskeella nervosa</i>	z	42 ⁺	57 ⁺	40 ⁺	23 ⁺
<i>Callicladium haldanianum</i>	z	47 ⁺	21 ⁺	20 ⁺	62 ⁺
<i>Dicranum montanum</i>	z	47 ⁺	21 ⁺	50 ⁺	23 ⁺
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	z	11 ⁺	14 ⁺	30 ⁺	15 ⁺
<i>Anomodon viticulosus</i>	z	5 ⁺	14 ⁺	10 ⁺	15 ⁺
Число описаний		19	14	10	13

Примечания. Синтаксоны: I – липняки волосистоосоковые; II – липняки снытевые, варианты: А – типичный, В – пролесниковый; III – дубравы будрово-крапивные. Прочие обозначения как в табл. 1.

Интеграторами всех четырех синтаксонов выступают *Tilia cordata* в древостое и подлеске, *Quercus robur* в 1-м ярусе древостоя, *Corylus avellana*, из травянистых видов – лишь *Convallaria majalis* и *Geum urbanum*. Зато большое число видов насчитывает блок интеграторов-эпифитов, сопровождающих липу, дуб и орешник. Многие из этих видов широко распространены; они выступали в роли интеграторов также в «Калужских засеках» (*Dicranum montanum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Callicladium haldanianum*, *Amblystegium serpens*). Однако в Мордовском заповеднике к ним добавляется и ряд представителей базифильного комплекса. Это в основном неморальные (*Platygyrium repens*, *Serpoleskea subtilis* и нечастый в заповеднике *Anomodon viticulosus*), отчасти также полизональные (*Pseudoleskeella nervosa*) виды. При этом последний вид чаще всего встречается в сообществах второй террасы, а *Serpoleskea subtilis* – третьей; прочие виды сопоставимо часто встречаются в сообществах всех четырех террас.

Леса выделенных синтаксонов существенно отличаются друг от друга по условиям почвенного увлажнения и богатства. Наибольший контраст по набору дифференциальных видов наблюдается между пойменной и вышележащими террасами. Только для пойменных дубрав оказались характерны *Ulmus laevis* в составе древостоя и подлеска, *Rubus caesius* и ряд бореонеморальных травянистых гигромезофитов (*Filipendula ulmaria* s.l., *Impatiens noli-tangere*, *Scrophularia nodosa*) и мезогигрофитов (*Solanum dulcamara*). Из числа эпифитов к этой же группе тяготеет полизональная *Leskea polycarpa*, еще более обычная на коре кустарниковых видов *Salix* в пойменных ивняках и проникающая также в сообщества второй террасы в зоне контакта с первой.

Внепойменные типы сообществ широколиственных лесов объединяют *Picea abies* и *Pinus sylvestris* в примеси в 1-м ярусе древостоя, *Acer platanoides* во 2-м ярусе и в подлеске и многие неморальные травянистые мезофиты, служившие интеграторами в «Калужских засеках», в том числе *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Mercurialis perennis*, *Asarum europaeum*. В эту же группу включаются как *Carex pilosa*, так и *Lamium maculatum* и *Galium odoratum*, а из бореонеморальных видов – *Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Dryopteris carthusiana*, *Stellaria holostea*, *Viola mirabilis*. Эпифитные и эпиксильные мохообразные и лишайники в составе данной группы в основном представлены широко распространенными полизональными видами (*Brachythecium salebrosum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Stereodon pallescens*, *Cladonia coniocraea*), однако сходным образом распределен и сопровождающий *Acer platanoides* неморальный базифил *Anomodon longifolius*.

С другой стороны, нитрофильные мезофиты с максимумом встречаемости и покрытия на первой террасе (*Urtica dioica*, *Glechoma hederacea*, *Alliaria petiolata*) объединяют пойменные дубравы с липняками снытевыми в противовес волосистоосоковым. В состав группы входят также *Cardamine impatiens*, *Adoxa moschatellina*, *Matteuccia struthiopteris*. Сходным образом распределены эпифиты *Homalia trichomanoides*, *Neckera pennata* и *Pylaisia polyantha*. Первый из этих видов чаще встречается на нижних двух террасах, последний – на всех, кроме четвертой.

Только в липняках волосистоосоковых обычны такие виды, как *Betula pendula* в составе древостоя, *Carex digitata*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis* – бореальные и бореонеморальные таежно-боровые мезотрофные мезофиты. Тяготеющие к данной группе эпифиты близки к упомянутым видам по своей географии и экологии: это *Plagiothecium laetum* s.l. (спутник *Picea abies*) и отмеченный как эпифит лишь на самой верхней террасе *Pleurozium schreberi*.

Состав группы видов, объединяющих волосистоосоковые липняки со снытевыми пролесникового варианта (*Picea abies* во 2-м ярусе древостоя, низкий подрост *Tilia cordata* и *Euonymus verrucosa*, *Luzula pilosa*, *Atrichum undulatum*), видимо, обусловлен протекающими в этих сообществах сукцессионными процессами, включая ветровалы (Терешкин, Терешкина, 2006) и, возможно, дигрессию под влиянием кабанов. Из числа эпифитов к данной группе тяготеет *Sanionia uncinata* – арктобореальный вид, произрастающий в хвойных лесах четвертой террасы.

Только липнякам снытевым пролесникового варианта свойственны такие неморальные виды, как *Lunaria rediviva* (в единственном урочище в долине Сатиса) и произрастающий на приствольных повышениях *Brachythecium rutabulum*. Из числа видов с более широким ареалом здесь же отмечен *Chiloscyphus profundus*, однако он встречается на всех террасах, кроме первой, тогда как *Brachythecium rutabulum* – лишь на верхних двух. С пойменными дубравами снытевые липняки данного варианта объединяют *Padus avium*, *Oxyrrhynchium hians*, а из эпифитов – *Anomodon attenuatus* (табл. 2), для которого уже было отмечено тяготение к пойменным условиям в Южном Нечерноземье (Телеганова, 2014). Этот вид встречается почти исключительно на нижних двух террасах, так же как *Homalia trichomanoides*, *Leskea polycarpa* и редкая в заповеднике *Myrinia pulvinata*.

На примере Мордовского заповедника видно, что в условиях экологически контрастных экотопов все выделенные синтаксоны широколиственных лесов поддаются отчетливой флористической дифференциации с помощью не только сосудистых растений, но и

эпифитных мохообразных. Более того, при необходимости их можно было бы разграничить исключительно по видам эпифитной синузии. При этом включение последних в детерминантные группы в абсолютном большинстве случаев не связано с тяготением к коре деревьев определенного вида.

Какими экологическими факторами обусловлена детерминантная роль эпифитов? На материале двух независимых выборок описаний нами подтверждено, что в различных синтаксонах широколиственных лесов эпифитные и эпиксильные виды мохообразных входят в состав детерминантных групп этих синтаксонов; основу групп при этом составляют сосудистые растения. Сам феномен формирования детерминантной группы подразумевает, что между видами в ее составе наблюдаются множественные положительные сопряженности, обусловленные экологическими предпочтениями этих видов (Василевич, 1995; Кучеров, 2019). Наличие экологических, ценологических и хорологических сопряженностей между видами и биоэкогруппами («свитами») видов сосудистых растений и мохообразных обсуждалось во многих публикациях, в том числе и применительно к эпифитам (Лазаренко, 1944; Szafer, 1952; Нотов и др., 2004; Notov, 2010; Нотов, 2012; Кучеров, 2016). Не вдаваясь в обсуждение признаков фрактальной организации сообществ, в силу которой каждой их части (в данном случае, синузии мхов-эпифитов) присущи свойства целого (Barnsley, 1993), можно констатировать, что формирование единых детерминантных групп, включающих виды сосудистых растений и эпифитных мохообразных, обусловлено влиянием факторов, сходным образом воздействующих и на те, и на другие виды.

Говоря о видах из состава эпифитной бриосинузии, из числа этих факторов можно по определению исключить прямое влияние увлажнения, минерального богатства и кислотности почвы. Экологические требования эпифитов могут существенно отличаться от таковых сосудистых растений (Ellenberg et al., 1992). Кора деревьев обычно много суше, нежели почва, на которой последние произрастают. Однако повышенное увлажнение почвы должно способствовать и увеличению влагосодержания приземного слоя воздуха, что важно для эпифитов. В связи с особенностями жизненного цикла мохообразные для своего размножения нуждаются в капельно-жидкой влаге. Их таксономическое разнообразие закономерно повышается в приморских и горных районах, где влажность выше (Ignatov, 1993). Повышенная влажность воздуха должна способствовать успешности размножения эпифитных мохообразных, а для некоторых из них и поддержанию их жизнеспособности, как в случае *Homalia trichomanoides*. Влияние влажности воздуха статистически подтверждено и для ряда видов

сосудистых, в частности, в средне- и северотаежных (Кучеров, 2019) и в прибалтийских донных (Heinken, Zippel, 1999) сосняках.

Минеральное богатство почвы также может объединять виды разных синузий в единые группы лишь косвенным образом. Большинство неморальных видов эпифитных мхов растет на коре со щелочной реакцией, свойственной широколиственным видам деревьев (Ellenberg et al., 1992; Телеганова, 2014), многие из которых, в свою очередь, нуждаются в почвах повышенного минерального богатства (Ellenberg et al., 1992) и сами способствуют формированию этих почв своим опадом. Однако приуроченность тех или иных эпифитов к конкретным видам деревьев не является строгой, проявляясь лишь в качестве тенденции. Практически все виды эпифитных мохообразных способны расти на коре деревьев более чем одного вида и рода, хотя в некоторых случаях и с разной частотой (см. выше). Кроме того, большинство широколиственных видов деревьев представлено во многих типах сообществ (табл. 1, 2). Вдобавок, к примеру, *Quercus robur* с не меньшим успехом произрастает и на кислых бедных почвах (дубравы класса *Quercetea robori-petraeae* Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957 (Mucina et al., 2016)), что можно наблюдать в Атлантической и Центральной Европе (Ellenberg et al., 1992; Oberdorfer, 1996; Mucina et al., 2016). Интересно проверить, отличается ли по своему видовому составу «свита» эпифитов дуба в подобных условиях. В любом случае фактор минерального богатства почвы тоже нельзя рассматривать в качестве универсальной причины формирования групп, включающих равно сосудистые растения и эпифитные мохообразные, однако в ряде случаев его косвенное влияние может быть существенным.

Еще одной вероятной причиной, приводящей к формированию детерминантных групп смешанного состава, представляется влияние климатических факторов. Известно, что многие эпифитные виды мхов служат надежными климатическими индикаторами, изменяющими свои экологические ниши в зависимости от зональных и подзональных условий, а также от режима континентальности. Так, *Anomodon longifolius*, *A. viticulosus* и *Pseudoleskeella nervosa* на севере восточнофенноскандской части своего ареала тяготеют к карбонатным скалам и лишь южнее «переходят» с них на деревья (Pirro, 1982), а эпифитная в равнинной части бореально- и тем более неморально-лесной зоны *Sanionia uncinata* в тундре и в горах Урала является эпигейной (Игнатов, Игнатова, 2004). Влияние климата подтверждают и сопряженные типы распространения многих сосудистых растений и мохообразных (а также лишайников), в том числе эпифитных (см. выше). Однако многие климатические факторы по-разному влияют на сосудистые растения и на мхи; последние, в частности, более толерантны к воздействию низких температур. Наряду с факторами

теплообеспеченности (прежде всего радиационным балансом (Кучеров, 2019)) первоочередной проверке подлежит влияние влажности приземного слоя воздуха (см. выше). Значения как последней, так и многих температурных и особенно амплитудно-температурных факторов могут существенно различаться в сообществах разных синтаксонов и внутриландшафтных местоположений. Известно, что по своему масштабу микроклиматические различия сопоставимы с зональными (Geiger, 1957; Stoutjesdijk, Barkman, 1992). Сказанное справедливо и применительно к локальным проявлениям факторов континентальности климата. Колебания температуры и влажности приземного воздуха и в особенности выравненность этих колебаний должны влиять как на выживаемость и процветание конкретных видов растений, так и (в случае мохообразных) на успешность их размножения. Сглаживанию колебаний могут способствовать тяготение сообществ к пониженным участкам рельефа, сомкнутость древесного полога, густота подроста и подлеска, наличие яруса высоко- или широколиственной растительности.

Наконец, для пойменных сообществ важны длительность и высота стояния воды во время паводков. У многих видов как сосудистых растений, так и мохообразных отсутствует толерантность к условиям длительного затопления.

Вышеизложенные гипотезы требуют проверки, в первую очередь посредством микроклиматических наблюдений отдельно для сообществ разных синтаксонов и местоположений. Для эпифитных мохообразных мыслимы также эксперименты по учету успешности их размножения в различных эколого-ценотических условиях. Идеальным полигоном для организации подобных исследований видятся особо охраняемые природные территории.

Детерминантная роль эпифитов в лесных сообществах других формаций. Диагностическая роль видов эпифитной синузии наблюдается при дифференциации синтаксонов не только широколиственных, но и некоторых формаций и групп ассоциаций хвойных лесов. Как уже было отмечено во введении, в таежной зоне Европейской России и Урала детерминантная роль эпифитных мохообразных более свойственна синтаксонам южнотаежных заболоченных ельников сравнительно с таковой средне- и северотаежных. Одновременно она достигает максимума в мезотрофных условиях, будучи характерной для ельников черничных и особенно хвощовых сфагновых с господством *Sphagnum girgensohnii*. Диагностическими для подчиненных синтаксонов названных ассоциаций оказались такие широко распространенные виды, как *Tetraphis pellucida*, *Pohlia nutans*, *Plagiothecium laetum* s.l., *Sciuro-hypnum reflexum*, *Ptilidium pulcherrimum*, а также *Cladonia coniocraea* (Кучеров,

Кутенков, 2019, 2020). В то же время диагностическая роль эпифитов оказалась не выраженной как в олиготрофных ельниках кустарничковых сфагновых с преобладанием *Sphagnum angustifolium* (возможно, из-за обрастания последним оснований стволов), так и в мезоэвтрофных таволгово-дернистоосоковых, в том числе и в южной тайге, притом не только в поймах, но и на водоразделах. В незаболоченных ельниках и производных от них березняках (из *Betula pendula*) и осинниках (из *Populus tremula*) диагностическая роль эпифитов нами еще не рассматривалась, хотя данные для этого собраны.

В сосновых (из *Pinus sylvestris*) лесах средней и северной тайги Европейской России роль эпифитных мохообразных как детерминантов лесных синтаксонов выражена слабо. Однако в некоторых группах ассоциаций аналогичную роль играют лишайники. Так, для сосняков брусничных лишайниково-зеленомошных характерна синузия эпифитов приствольных повышений, формируемая раннесукцессионными видами столбчатых, бокальчатых и шиловидных кладоний: *Cladonia deformis*, *C. cenotea*, *C. cornuta*, в северной тайге также *C. coccifera* s.l. На почве эти виды отсутствуют либо редки и малочисленны. В то же время в сосняках лишайниковых названные виды обычны на почве в примеси к *C. arbuscula* s.l., *C. rangiferina* s.l. и *C. stellaris*, но специфичная синузия приствольных повышений при этом не выражена. Указанные различия объясняются давностью последнего низового пожара (Кучеров, 2019).

О значимости учета эпифитных видов при проведении описаний. Учет эпифитных и эпиксильных видов мхов и лишайников при классификации лесной растительности сам по себе (в отличие от учета эпилитных видов), скорее всего, не может привести к выделению новых лесных синтаксонов. Однако вряд ли последнее является единственной целью классификации. Характеристика эпифитной синузии позволяет существенно уточнить объем синтаксонов, выделенных с помощью сосудистых растений (Кучеров, Кутенков, 2019, 2020), повысить достоверность их дифференциации (Василевич, 1995; Кучеров, 2019), нередко также определить принадлежность переходных описаний. Кроме того, любое геоботаническое описание, выполненное с учетом эпифитных видов, намного более ценно для целей последующего мониторинга описанного участка, что особенно важно при работе в заповедниках. Безусловно, это повышает трудоемкость исследований, однако с лихвой окупается на стадии инвентаризации и анализа флор и ценофлор. Наконец, неоднократный учет эпифитных видов при классификации позволит использовать хотя бы часть из них в качестве ценогических индикаторов (Ellenberg et al., 1992; Mucina et al., 2016), что особенно значимо с учетом того, сколь большой объем данных по этим видам накоплен европейскими (в частности, североевропейскими) геоботаниками. Именно эти виды в

первую очередь используются при выделении участков старовозрастных и иных биологически ценных лесов, требующих особой охраны (Andersson et al., 2009). Учет их при классификации сообществ позволит сочетать сугубо природоохранные критерии с синтаксономическими при выделении новых особо охраняемых природных территорий и объектов.

Выводы. 1. При классификации широколиственных лесов виды эпифитной бриосинузии входят в состав тех же диагностических (детерминантных) групп, что и сосудистые растения.

2. Феномен эколого-ценотической сопряженности этих видов предположительно возникает под влиянием факторов микроклимата, среди которых первостепенное значение могут иметь влажность и амплитуды температур воздуха, а также внутриландшафтного положения сообществ, почвенной влажности и богатства.

3. Эдафические факторы не оказывают прямого влияния на сопряженность видов сосудистых растений и эпифитных мохообразных в составе детерминантных групп, но их косвенное влияние также может быть существенным.

4. Эпифитные и эпиксилные виды мохообразных и лишайников целесообразно учитывать при флористической дифференциации синтаксонов лесной растительности, особенно для целей природоохранной практики.

Авторы признательны администрации и сотрудникам заповедников «Мордовский» и «Калужские засеки», д.б.н. Н.М. Решетниковой (ГБС РАН) и С.Ю. Большакову (БИН РАН) за помощь при проведении полевых исследований, д.б.н. М.С. Игнатову (ГБС РАН), А.Г. Безгодову (АО «КамНИИКИГС») и А.К. Jašková (Masaryk University, Brno) за ценные замечания и предоставление редких литературных источников.

Список литературы

- Бобровский М.В., Ханина Л.Г. 2000. Заповедник «Калужские засеки» // Оценка и сохранения биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир. С. 104-124.
- Булохов А.Д., Соломец А.И. 2003. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск: БГУ. 359 с.
- Василевич В.И. 1995. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботан. журн. Т. 80. № 6. С. 28-39.
- Гафферберг И.Г. 1960. Мордовский государственный заповедник // Тр. Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. Вып. 1. С. 5-24.
- Дегтева С.В., Дубровский Ю.А. 2014. Лесная растительность бассейна р. Илыч в границах Печоро-Илычского заповедника. СПб.: Наука. 291 с.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2003. Флора мхов средней части европейской

- России. Т. 1: *Sphagnaceae–Hedwigiaceae*. М.: КМК. С. 1-608. (Arctoa: Бриологический журнал. Т. 11, прилож. 1.) – 2004. Т. 2: *Fontinalaceae–Amblystegiaceae*. М.: КМК. С. 609-944. (Arctoa: Бриологический журнал. Т. 11, прилож. 2.)
- Колесников Б.П.* 1985. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л.: Наука. 216 с.
- Коротков К.О.* 1991. Леса Валдая. М.: Наука. 160 с.
- Кучеров И.Б.* 2003. Географическая изменчивость ценотической приуроченности растений и ее причины (на примере лесов Европейского Севера) // Журн. общей биологии. Т. 64. № 6. С. 479-500.
- Кучеров И.Б.* 2016. О подразделении типов ареалов полизональных и плурирегиональных видов для целей сопряженного анализа флор сосудистых растений, мохообразных и лишайников // Комаровские чтения (Владивосток). Т. 64. С. 138-197.
- Кучеров И.Б.* 2019. Ценотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб.: Марафон. 568 с.
- Кучеров И.Б., Кутенков С.А.* 2019. Мезотрофные кустарничковые сфагновые и сфагново-зеленомошные ельники Европейской России и Урала // Ботан. журн. Т. 104. № 6. С. 859-887.
- Кучеров И.Б., Кутенков С.А.* 2020. Мезотрофные ельники хвощовые, крупнопапоротниково- и хмеленично-хвощовые сфагновые средней и южной тайги Европейской России и Урала // Ботан. журн. Т. 105. № 5. С. 438-457.
- Лазаренко А.С.* 1944. Неморальный элемент бриофлоры советского Дальнего Востока // Сов. ботаника. Т. 6. С. 43-55.
- Мартыненко В.Б., Широких П.С., Мулдашев А.А.* 2008. Синтаксономия лесной растительности // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. Уфа: Гилем. С. 124-240.
- Нешатаева В.Ю.* 2009. Растительность полуострова Камчатка. М.: КМК. 537 с.
- Нотов А.А.* 2012. Сопряженный анализ компонентов флоры Тверской области: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ГБС РАН. 42 с.
- Нотов А.А., Спирина У.Н., Колосова Л.В.* 2004. О некоторых результатах сопряженного анализа флор мхов и сосудистых растений в южнотаежных и подтаежных районах Русской равнины // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева. Сыктывкар: ИБ КомиНЦ УрО РАН. С. 131-141.
- Потемкин А.Д., Софронова Е.В.* 2009. Печеночники и антоцеротовые России. СПб.; Якутск: Бостон-Спектр. Т. 1. 368 с.
- Список лишенофлоры России.* 2010. /Урбанавичюс Г.П., сост.; Андреев М.П., отв. ред./ СПб.: Наука. 194 с.
- Телеганова В.В.* 2014. Эколого-фитоценотические связи мхов базифильного эпифитного комплекса Юго-Западного Нечерноземья России (в пределах Калужской области) // Растительность Восточной Европы и Северной Азии. Брянск: БПО. С. 136.
- Терешкин И.С., Терешкина Л.В.* 2006. Растительность Мордовского заповедника. Последовательные ряды сукцессий // Тр. Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича. Вып. 7. С. 186-287.
- Черепанов С.К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья–95. 991 с.

- Andersson L., Алексеева Н.М., Кольцов Д.Б., Кукушина Н.В., Кутепов Д.Ж., Мариев А.Н., Нештаев В.Ю.* 2009. Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 1. Методика выявления и картографирования. СПб.: Типография «Победа». 238 с.
- Barkman J.J.* 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: Van Gorcum. 628 p.
- Barkman J.J.* 1989. Fidelity and character-species, a critical evaluation // *Vegetatio*. V. 85. P. 105-116.
- Barnsley M.F.* 1993. Fractals everywhere. 2nd ed. Cambridge, MA: Acad. Press Professional. 532 p.
- Bültmann H., Roux C., Egea J.M., Julve P., Bricaud O., Giaccone G., Täuscher L., Creveld M., Di Martino V., Golubič S., Takeuchi N.* 2015. Validations and descriptions of European syntaxa of vegetation dominated by lichens, bryophytes and algae // *Lazaroa*. V. 36. P. 107–129.
- Chytrý M., Zelený D., Návrtilová J., Sádlo J.* 2013. Boreokontinentální jehličnaté lesy // *Vegetace České republiky*. T. 4: Lesní a křovinná vegetace. Praha: Academia. S. 380-432.
- Diekmann M., Lawesson J.E.* 1999. Shifts in ecological behavior of herbaceous forest species along a transect from Northern Central to Northern Europe // *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. V. 34. P. 127-141.
- Dierßen K.* 1996. *Vegetation Nordeuropas*. Stuttgart: Ulmer. 839 s.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D.* 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // *Scripta Geobotanica*. T. 18. S. 1-258.
- Fremstad E.* 1998. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. // *NINA Temahefte*. V. 12. S. 1-279.
- Geiger R.* 1957. *The climate near the ground*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press. 494 p.
- Heinken T., Zippel E.* 1999. Die Sand-Kieferwälder (Dicrano-Pinion) in norddeutschen Tiefland: syntaxonomische, standörtliche und geographische Gliederung // *Tuexenia*. Bd 19. S. 55-106.
- Hultén E., Fries M.* 1986. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ. 1172 p.
- Ignatov M.S.* 1993. Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // *Arctoa: Бриологический журнал*. Т. 2. С. 13-47.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al.* 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa: Бриологический журнал*. Т. 15. С. 1-130.
- Lippmaa T.* 1939. The unistratal concept of plant communities (the unions) // *American Midland Naturalist*. V. 21. № 1. P. 111-145.
- Marstaller R.* 2006. Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesellschaften Europas und angrenzender Gebiete // *Hausknechtia*. Bd 13. S. 1-192.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L.* 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // *Applied Vegetation Science*. V. 19. Suppl. 1. P. 3-264.

- Notov A.A.* 2010. Concerning the problem of integrated biogeographical analysis of different components of biotas // *Wulfenia*. V. 17. P. 1-23.
- Oberdorfer E.* 1992. *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Teil 4: Wälder und Gebüsche. 2 Aufl. Jena: Springer. A. Textband. 282 s. – B. Tabellenband. 580 s.
- Piippo S.* 1982. Epiphytic bryophytes as climatic indicators in Eastern Fennoscandia // *Acta Botanici Fennici*. V. 119. P. 1-39.
- Stoutjesdijk P., Barkman J.J.* 1992. *Microclimate, vegetation and fauna*. Uppsala: Opulus Press. 205 p.
- Szafer W.* 1952. *Zarys ogólnej geografii roślin*. Wyd. 2. przerob. Warszawa: Państwowe Wydawn. Naukowe. 428 s.

ON THE DIAGNOSTIC POTENTIAL OF EPIPHYTIC BRYOPHYTES IN FOREST VEGETATION CLASSIFICATION

I.B. Kucherov¹, G.A. Grishutkina², V.V. Teleganova³, A.D. Potemkin¹

¹Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg

²"Wildland Mordovia" Federal State Institution, Saransk

³ Ugra National Park, Kaluga

Epiphytic and epixylic species of bryophytes and lichens may serve as determinants in differentiation of not only their synusiae but also at the level of forest plant communities where they grow, forming integrated differential groups together with vascular plant and epigeic bryophyte species. This is proved by the results of the broadleaved forest classification, performed following the complex dominant-determinant approach in the Kaluzhskie Zaseki (see Table 1) and Mordovian (see Table 2) nature reserves, Russia. All the recognized broadleaved-forest syntaxa are subject to distinct floristic differentiation with the help of both vascular and epiphytic bryophyte species under ecologically contrasting habitat conditions. Moreover, if necessary, these syntaxa can be distinguished using the epiphytic species only. The ecological and phytocoenotical association of vascular and epiphytic bryophyte species presumably originates due to microclimatic factors such as air humidity and temperature ranges near the ground. Edaphic factors do not influence the association of vasculars and epiphytic bryophytes within the integrated determinant groups directly, but their indirect influence may be also essential.

Keywords: *bryophytes, epiphytes, vegetation classification, broadleaved forests, European Russia.*

Об авторах:

КУЧЕРОВ Илья Борисович – доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2; e-mail: atragene@mail.ru.

ГРИШУТКИНА Галина Александровна – старший научный сотрудник научного отдела, ФГБУ «Заповедная Мордовия», 430005, Республика Мордовия, г. Саранск, ул. Красная, д. 30; e-mail: iluxinaga@rambler.ru.

ТЕЛЕГАНОВА Виктория Владимировна – кандидат биологических наук, заместитель директора по научной работе, национальный парк «Угра», 248007, Калуга, пос. Пригородное лесничество, д. 3а; e-mail: teleganovavika05@rambler.ru.

ПОТЕМКИН Алексей Дмитриевич – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории лишенологии и бриологии, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2; e-mail: potemkin_alexey@mail.ru.

Кучеров И.Б. О диагностической роли эпифитных мохообразных при классификации лесной растительности / И.Б. Кучеров, Г.А. Гришуткина, В.В. Телеганова, А.Д. Потемкин // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 1(61). С. 102-123.