

## **ЭКОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ КАВКАЗСКОГО ЗАПОВЕДНИКА**

Уже в течение достаточно длительного периода в Кавказском заповеднике проводится изучение флоры листостебельных мхов (Акатова, 1994, 1997, 2002, 2004; Ignatov et al., 2002 и др.). В результате этих исследований на территории заповедника и в прилегающих районах к настоящему времени выявлено 375 видов мхов. Сведения, полученные в процессе флористических сборов, позволяют обобщить и проанализировать данные по экотопическому распределению этой группы организмов в районе исследований, что и явилось целью представленной публикации.

### **Материал, методы и район исследований**

Основным материалом для данной работы послужили прежде всего личные сборы, проведенные при флористических обследованиях территории преимущественно в 1994–2004 годах, а также результаты совместных экспедиций с М.С. Игнатовым (ГБС РАН) и Е.А. Игнатовой (МГУ) на Лагонакское нагорье, в Западный отдел КППБЗ и в Хостинскую тисо-самшитовую рощу (1999, 2002 гг.). Всего было собрано и определено около 5 тыс. образцов мхов, которые хранятся в гербариях Кавказского заповедника (CSR) и, частично, ГБС (МНА). Использовались фондовые материалы КППБЗ (сборы Л.Н. Васильевой, В.Н. Альпер, В.В. Акатова и др.).

Исследования проводились маршрутным методом. Были обследованы территории Кавказского заповедника и ряда прилегающих районов (массивы Большой Тхач и Ачишко, Гуамское ущелье, долина р. Агва и др.) в бассейнах рек Большая и Малая Лаба, Белая, Шахе, Сочи, Хоста, Мзымта. Сбор и обработка материала осуществлялись по общепринятым методикам изучения споровых растений (Игнатов, Игнатова, 2003 и др.). Большую помощь в определении ряда сложных таксонов оказали М.С. Игнатов и В.И. Золотов (ГБС), Е.А. Игнатова (МГУ). Считаю необходимым выразить им свою искреннюю признательность и благодарность.

Названия таксонов даны по М.С. Игнатову, О.М. Афоной (Ignatov, Afonina, 1992). В основу выделения географических элементов и типов ареалов положена система широтных и долготных поясов (Юрцев, Камелин, 1987; Миркин и др., 2001), уже опробованная нами ранее (Акатова, 2004).

### **Результаты и обсуждение**

Одной из задач флористического изучения территорий является анализ распределения видов по экотопам и сообществам, выявление на основе этого анализа экотопической дифференциации флоры изучаемой территории и определение специфических видов для типов местообитаний (Юрцев, Камелин, 1987).

Однако при экотопическом анализе флоры мхов приходится сталкиваться с определенными трудностями, вызванными экологическими особенностями

бриофитов. Так, многие виды мхов обладают способностью заселять широкий спектр разнообразных типов местообитаний, находя оптимальные условия на уровне микроместообитаний (Лазаренко, 1956; Абрамов, 1969). Кроме того, в зависимости от изменения внешних условий мхи часто переходят с одних субстратов на другие. Например, виды – кальцефилы умеренной климатической зоны в Арктике занимают породы другого литологического состава; некоторые мхи-эпифиты становятся эпилитами в более северной климатической зоне, а в горах – в высокогорье; эпигейные виды могут переходить к эпиксильному и эпиризному образу жизни при восстановлении травяного яруса в лесах (Савич-Любицкая, Смирнова, 1958; Малышева, 1991 и др.). Некоторые виды мхов способны обитать при достаточно контрастных экологических условиях. К примеру, виды, произрастающие вблизи водных потоков, в зависимости от уровня воды могут проявлять свойства от гидро- до мезо- и ксерофитов. Таким образом, при анализе бриофлор одни и те же виды часто попадают в разные экологические группы (Дылевская, 1965). С другой стороны, объективное выделение типов местообитаний (с точки зрения самого объекта исследований) само по себе представляет определенную сложность.

Объективизировать процесс выделения как экологических (экологических) групп растений, так и типов местообитаний, характеризующихся определенным сочетанием этих групп, позволяет метод табличной обработки Ж. Браун-Бланке, широко используемый в фитоценологии. В данной работе мы предприняли попытку использовать этот подход для выделения экологических групп листостебельных мхов и классификации типов местообитаний в районе исследований.

В качестве исходного материала для анализа мы использовали весь набор элементарных местообитаний (экотопов), выделенных субъективно при флористическом обследовании территории и указанных при этикетировании образцов. Изначально их число равнялось 53. Для каждого местообитания был составлен список зарегистрированных на нем видов, эти данные были сведены в валовую таблицу. В результате сортировки были выделены 22 экологических группы видов мхов со сходным распределением по местообитаниям (табл. 1). Они включили около 240 видов, что составляет приблизительно 65% всей флоры мхов района исследований. Виды, обладающие широкой экологической амплитудой и встреченные в большом числе разнородных местообитаний, были объединены в отдельную группу эвриотных видов (№ 23). Некоторые виды не анализировались из-за недостаточности данных.

На основании определенного соотношения выделенных экологических (в данном случае диагностических) групп видов все элементарные местообитания (экотопы) были объединены в типы местообитаний (всего 14). Некоторые типы местообитаний затем были объединены в комплексы, сформированные по принципу присутствия в них одной и той же группы более эвриотных видов (табл. 1).

Схема экотопического распределения видов мхов

Комплексы местообитаний	Водно-болотные и переувлажненные местообитания				Высокогорн. луга и куст. заросли	Долгоснежные местообитания	Открытые местообитания		Скально-каменистые местообитания				Лесные местообитания	
	Русла и берега потоков	Стоячие водоемы	Болота	Увлажненные участки			Обнаж. грунты высок.	Обнаж. грунты лесные	Карб. породы высокогорн.	Карб. породы лесные	Сил. породы высокогорн.	Сил. породы лесные	Стволы деревьев	Гнилая древесина
№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	—————													
2	—————													
3		—————												
4		—————												
5			—————											
6				—————										
7			—————	—————										
8			—————	—————	—————									
9						—————								
10							—————	—————						
11							—————							
12								—————						
13									—————	—————	—————	—————	—————	—————
14									—————	—————	—————	—————	—————	—————
15									—————	—————	—————	—————	—————	—————
16										—————	—————	—————	—————	—————
17											—————	—————	—————	—————
18											—————	—————	—————	—————
19												—————	—————	—————
20													—————	—————
21													—————	—————
22														—————
23	Эвритопные виды													

В левом столбце таблицы 1 под номерами значатся экотопические группы видов, характеризующиеся различной экологической амплитудой, соответственно занимающие разное число типов местообитаний (отражено в поле таблицы) и не встречающиеся, либо крайне редкие в других типах. Анализ основан на личных

наблюдениях и данных, полученных в конкретном районе исследований, не всегда совпадающих с данными по другим регионам. Вследствие высокой экологической пластичности большинства видов мхов отнесение видов к той или иной группе нередко носит условный характер. Кроме того, учитывая неполноту наших знаний об экотопической приуроченности видов, представленная ниже информация будет уточняться по мере поступления новых сведений.

### Характеристика экотопических групп видов мхов

1. Объединяет виды, произрастающие в различных типах водно-болотных и переувлажненных местообитаний – *Brachythecium rivulare*, *Bryum pseudotriquetrum*, *B. schleicheri*, *Cratoneuron filicinum*, *Dicranella palustris*, *Palustriella commutata*, *P. decipiens*, *Philonotis fontana*, *Ph. f. var. seriata*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Hypnum lindbergii*, *Dichodontium pellucidum*, *Oncophorus virens*.

2. Водно-прибрежноводные виды – группа видов, встречающихся в руслах водных потоков и по их берегам в зоне брызг и периодического затопления – *Fontinalis antipyretica*, *Cinclidotus fontinalioides*, *C. riparius*, *Rhynchostegium riparioides*, *Hygroamblystegium tenax*, виды рода *Hygrohypnum*, *Schistidium rivulare*, *Racomitrium aquaticum*.

3. Водно-болотные виды – виды зарастающих озер, мочажин и осоко-моховых торфяных болот – *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *Drepanocladus aduncus*, *Warnstorfia fluitans*.

4. Виды стоячих водоемов – виды зарастающих озер, болотных мочажин, речных стариц – *Leptodictyum riparium*, *Sphagnum balticum*.

5. Болотные виды – *Sphagnum angustifolium*, *S. centrale*, *S. compactum*, *S. contortum*, *S. cuspidatum*, *S. flexuosum*, *S. inundatum*, *S. magellanicum*, *S. rubellum*, *S. russowii*, *S. teres*, *S. warnstorffii*, *Calliergon stramineum*, *Warnstorfia exannulata*, *Pseudocalliergon lycopodioides*, *P. trifarium*, *Amblyodon dealbatus*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Meesia triquetra*, *Fissidens adianthoides*, *Limprichtia cossonii*, *Tayloria lingulata*.

6. Виды увлажненных участков (места выходов грунтовых вод, заболоченные луга и т.д.) – *Blindia acuta*, *Pohlia wahlenbergii*, *Polytrichum strictum*.

7. Виды болот и увлажненных участков – *Drepanocladus sendtneri*, *Polytrichum longisetum*, *Meesia uliginosa*, *Sphagnum capillifolium*, *S. fallax*, *S. platyphyllum*, *S. squarrosum*, *S. subsecundum*, *S. tenellum*.

8. Виды болот, высокогорных лугов и кустарниковых зарослей – представлены как на болотах, так и в составе моховых группировок альпийских и субальпийских лугов и зарослей кавказского рододендрона – *Brachythecium mildeanum*, *Campyllum stellatum*, *C. s. var. protensum*, *Climacium dendroides*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum bonjeanii*, *D. muehlenbeckii*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgersohnii*, *Philonotis fontana var. pumila*.

9. Виды долгоснежных местообитаний – *Oligotrichum hercynicum*, *Polytrichum sexangulare*, *Grimmia incurva*, *Brachythecium glaciale*, *Kiaeria starkei*.

10. Виды открытых местообитаний по всему высотному профилю – *Diphyscium foliosum*, *Dicranella heteromalla*.

11. Виды открытых местообитаний высокогорья – *Plagiobryum demissum*, *Pohlia longicollis*.

12. Виды открытых местообитаний лесного пояса – *Atrichum angustatum*, *Pogonatum aloides*, *P. neesii*, *Funaria hygrometrica*, *Pottia truncata*, *Leptobryum pyriforme*, *Tortula subulata*, *Ditrichum pusillum*, *Dicranella varia*, *Bartramia pomiformis*.

13. Индифферентные петрофиты всего высотного профиля – *Barbula unguiculata*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Grimmia anomala*, *Orthotrichum anomalum*, *O. cupulatum*, *Trichostomum crispulum*.

14. Кальцефильные петрофиты всего высотного профиля – *Barbula convoluta*, *B. crocea*, *Ctenidium procerrimum*, *Didymodon fallax*, *D. rigidulus*, *D. spadiceus*, *Eucladium verticillatum*, *Gymnostomum aeruginosum*, *Homalothecium philippeanum*, *Hymenostylium recurvirostre*, *Hypnum vaucheri*, *Orthothecium intricatum*, *Pseudoleskea incurvata*, *Tortula ruralis*.

15. Кальцефильные петрофиты высокогорья – *Encalypta spathulata*, *E. rhabtocarpa*, *E. vulgaris*, *Anoetangium aestivum*, *Didymodon acutus*, *Molendoo sendtneriana*, *Stegonia latifolia*, *Weisia brachycarpa*, *Grimmia anodon*, *G. teretinervis*, *Seligeria trifaria*, *Dicranum brevifolium*, *Bryum amblyodon*, *B. turbinatum*, *Mnium thomsonii*, *Timmia norvegica*, *T. megapolitana* var. *bavarica*, *Lescuraea saxicola*, *Pseudoleskeella catenulata*, *Ptychodium plicatum*, *Campylium halleri*, *Rhynchostegium confertum*, *Hypnum recurvatum*, *Orthothecium rufescens*, *Platydictya jungermannioides*.

16. Кальцефильные петрофиты лесного пояса – *Grimmia pulvinata*, *Tortula muralis*, *Trichostomum brachydontium*, *Seligeria pusilla*, *Scorpiurium circinatum*.

17. Петрофиты силикатных пород всего высотного профиля – *Andreaea rupestris*, *Grimmia elatior*, *G. longirostris*, *Orthotrichum rupestre*, *Paraleucobryum longifolium*, *Pohlia elongata*, *Racomitrium sudeticum*.

18. Петрофиты силикатных пород высокогорья – *Grimmia alpestris*, *G. caespiticia*, *G. elatior*, *G. elongata*, *G. funalis*, *G. longirostris*, *G. reflexidens*, *Racomitrium macounii*, *Cynodontium strumiferum*, *Dicranoweisia crispula*, *Kiaeria falcata*, *Paraleucobryum longifolium*, *Bartramia ithyphylla*, *Mielichhoferia mielichhoferiana*.

19. Петрофиты силикатных пород лесного пояса – *Andreaea alpestris*, *Rhabdoweisia fugax*, *Tortula intermedia*, *Grimmia hartmannii*, *G. laevigata*, *Schistidium papillosum*, *Amphidium mougeotii*, *Dicranella schreberiana*, *Pohlia proligerica*, *Bartramia halleriana*, *Leskea polycarpa*, *Anomodon rugelii*, *Fabronia pusilla*, *Homomallium incurvatum*, *Hypnum callichroum*.

20. Эпифито-эпиксильные виды – встречаются на стволах живых деревьев и на гнилых валежинах – *Brachythecium reflexum*, *Hypnum imponens*, *Isothecium myosuroides*, *Lescuraea mutabilis*, *Leucodon immersus*, *Orthodicranum montanum*, *Orthodicranum strictum*, *Platydictya subtilis*, *Platygyrium repens*.

21. Эпиксильные виды – *Tetraphis pellucida*, *Dicranodontium denudatum*, *Buxbaumia viridis*, *Dicranum viride*, *Leucobryum juniperoideum*, *Rhynchostegium rotundifolium*, *Heterophyllum affine*, *Herzogiella seligeri*.

22. Эпифитные виды – *Orthotrichum affine*, *O. gymnostomum*, *O. lyellii*, *O. obtusifolium*, *O. pallens*, *O. patens*, *O. pumilm*, *O. sordidum*, *O. speciosum*, *O. stramineum*, *O. striatum*, *O. vladikavkanum*, *Ulota coarctata*, *U. crispa*, *U. hutchinsiae*, *Leptodon*

*smithii*, *Antitrichia curtispindula*, *Leucodon flagellaris*, *Neckera pennata*, *N. pumila*, *Hypnum pallescens*.

23. Эвритопные виды – виды с широкой экологической амплитудой (их доля составляет около 30% всей флоры). Наибольшее число разнообразных типов местообитаний занимают *Hypnum cupressiforme* (9 из 14), *Dicranum scoparium*, *Polytrichastrum alpinum*, *Eurhynchium angustirete* (по 7), *Brachythecium rutabulum*, *Bryum capillare*, *Isoetecium alopecuroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rhytidium rugosum* (по 6).

### Характеристика типов местообитаний

Для каждого типа местообитаний было определено общее число видов, их доля от всей флоры, число специфических видов (свойственных только данному типу местообитаний) и степень специфичности (доля специфических видов от видового богатства данного типа местообитаний) (табл. 2), а также географические особенности ценофлор.

Из таблицы 2 видно, что типы местообитаний существенно различаются по видовому богатству и степени специфичности флоры. Ниже представлена характеристика выделенных типов местообитаний и обзор свойственных им ценофлор.

Таблица 2

#### Характеристика видового богатства и специфичности основных типов местообитаний

Комплексы и типы местообитаний	Число видов	Доля от всей флоры, %	Число специфических видов	Специфичность местообитания, %
1	2	3	4	5
Комплекс водно-болотных и переувлажненных местообитаний	112	31	72	64
– русла и берега потоков	51	14	18	35
– стоячие водоемы	13	4	2	15
– болота	69	19	22	32
– увлажненные участки	39	10	3	8
Комплекс почвенных местообитаний высокогорных лугов и куст. зарослей	75	21	6	8
– заросли рододендрона	39	11	–	–
– субальпийские луга	29	8	–	–
– альпийские луга	55	15	–	–
Долгоснежные местообитания	15	4	5	33
Комплекс открытых местообитаний	76	21	18	24
– обнаженные грунты высокогорья	21	6	2	10
– обнаженные грунты лесные	63	17	13	21
Комплекс скально-каменистых местообитаний	178	49	91	51
– карбонатные породы высокогорья	103	28	29	28

1	2	3	4	5
– карбонатные породы лесные	79	22	10	13
– силикатные породы высокогорья	43	12	14	33
– силикатные породы лесные	71	20	15	21
Комплексе лесных местообитаний	–	–	–	–
– стволы деревьев	60	17	22	37
– гнилая древесина	65	18	8	12
– основания стволов	30	8	–	–
– почва под пологом леса	50	14	–	–
– камни под пологом леса	55	15	–	–
– лесные поляны	14	4	–	–

### Комплекс водно-болотных и переувлажненных местообитаний

Данный комплекс местообитаний был выделен на основании присутствия экотопической группы видов № 1. В его составе зафиксировано 112 видов листостебельных мхов (31% всей флоры). Комплекс характеризуется относительно небольшим числом эвритопных видов (18%) и наиболее высокой специфичностью флоры, которая составляет в целом 64%. Комплекс включает четыре типа местообитаний.

#### Русла и берега потоков

Большинство видов, произрастающих в данном типе местообитаний, способны существовать при разной степени увлажнения. Они встречаются как в руслах водных потоков, так и на прибрежных участках в зоне брызг или периодического затопления, на скалах возле водопадов, на стенках ущелий и т.д. Например, *Cinclidotus riparius* был обнаружен в р. Белой как в русле, так и в прибрежной зоне на поверхности крупных валунов, заливаемых только в период максимального подъема воды. *Cinclidotus fontinalioides* в Хостинской тисосамшитовой роще наряду с произрастанием в русле р. Хоста, образует обширные заросли на скальных поверхностях береговых откосов, нередко на расстоянии 1–1,5 м выше уреза воды в период минимального ее уровня. В том же районе *Rhynchostegium riparioides* – один из наиболее распространенных видов водных потоков в нашем регионе – встречается по днищам периодически пересыхающих известняковых каньонов, а также на стенках бетонных сооружений, возвышающихся над руслом реки. Наиболее типичным гидрофитом является, пожалуй, лишь *Fontinalis antipyretica*, практически не встречающийся вне водной среды. Обычно этот достаточно редкий для района исследований вид растет на камнях в руслах рек полностью погруженный в воду. Лишь один раз он был собран на мокром ограждении дороги в долине р. Псеуапсе (Сочинский национальный парк).

В субальпийском поясе, включая полосу верхнего предела леса, в руслах и по берегам рек и ручьев произрастают *Brachythecium rivulare*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Hypnum lindbergii*, *Cratoneuron filicinum*, *Dicranella palustris*, *Palustriella commutata*, *P. decipiens*, *Rhizomnium punctatum*, *R. pseudopunctatum*, *Rhodobryum roseum*, *Dichodontium pellucidum*, *Mnium stellare*, *Racomitrium macounii*, *Philonotis fontana* var. *seriata*, *Bryum schleicheri*, *Hygrohypnum duriusculum*, *Philonotis*

*fontana*, *Ph. f. var. caespitosa*, *Oncophorus virens*. При этом большинство из перечисленных видов также обычны в лесном поясе, за исключением пяти последних, ареал которых ограничен верхнегорной полосой. Только в лесном поясе в руслах и в прибрежных зонах водных потоков довольно часто встречаются *Rhynchostegium riparioides*, *Plagiommium undulatum*, *Eurhynchium striatum*, *Hygrohypnum luridum* и ряд других. Более редкими являются *Fontinalis antipyretica*, *Cinclidotus fontinalioides*, *C. riparius*, *Hygroamblystegium tenax*, *Fissidens rivularis*, *Schistidium agassizii*, *S. rivulare*. На берегах горных ручьев были обнаружены такие редкие, имеющие единичные местонахождения в заповеднике, виды как *Andreaea nivalis*, *Barbula crocea*, *Plagiobryum zieri*. Причем *Andreaea nivalis* является также очень редким видом для Кавказа, а *Barbula crocea* – для Кавказа и России в целом.

Флора данного типа местообитаний насчитывает 51 вид, специфичность местообитания – 35%, доля эвритопных видов составляет 24%. В составе флоры большое число видов (85%) характеризуется широким географическим распространением, включающим все или почти все сектора Голарктики. Представляет интерес наличие ряда неморальных западно-палеарктических видов: *Barbula crocea*, *Cinclidotus fontinalioides*, *C. riparius*, *Fissidens rivularis*.

Видовой состав моховых группировок галечниковых отмелей и песчаных наносов по берегам рек близок составу бриогруппировок нарушенных участков, поэтому эти местообитания будут рассмотрены ниже.

### Стоячие водоемы

Стоячие водоемы представлены преимущественно высокогорными озерами, болотными мочажинами, а также небольшими озерцами и старицами в лесном поясе. Погруженная растительность встречается в озерах, расположенных на нижнем пределе субальпийского пояса и в верхнегорном лесном поясе (1600–2000 м над ур. м.).

Характерными видами начальных стадий зарастания высокогорных водоемов являются *Warnstorfia fluitans* и *Calliergon cordifolium*, которые при отмирании образуют донные торфянистые отложения, заполняющие котловины озер. В озерных водоемах в полосе верхнего предела леса, находящихся на начальных стадиях деградации, был отмечен также *Leptodictyum riparium*. Помимо этого данный вид произрастает в речных старицах лесного пояса, где встречается, однако, довольно редко. *Sphagnum balticum* был обнаружен в воде мочажин осоко-мохового болотца на Армянском хребте (Васильева, CSR, № 115–35).

Всего в воде стоячих водоемов в районе исследований было зарегистрировано небольшое число видов мхов (13), большая часть которых являются обычными видами водно-болотных группировок. Специфичность данного типа местообитаний составляет 15%. Все виды имеют голарктическое распространение, значительная часть их – широтные виды (62%), вторую по значимости группу составляют бореальные виды (31%). Особенностью этого типа местообитаний является отсутствие эвритопных видов.

Только в высокогорной зоне были встречены *Calliergon giganteum*, *C. stramineum*, *Sphagnum balticum* и *Warnstorfia fluitans*. Остальные произрастают

как в высокогорье, так и в лесном поясе. Например, *Cratoneuron filicinum*, *Drepanocladus aduncus*, *Palustriella commutata*, *Rhizomnium pseudopunctatum*. Многие из видов мхов, участвующих в зарастании высокогорных водоемов, встречаются как в воде (в озерцах, мочажинах), так и на заболоченных участках прибрежных зон, а также на сплавинах. Это *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *Drepanocladus aduncus*, *Warnstorfia fluitans*.

### Болота

В результате зарастания озер в условиях Западного Кавказа формируются болота низинного типа. На наиболее крупных и древних из них – Луганском и Дзитацком – мощность торфяной залежи может достигать более 3 м; имеют место элементы грядово-мочажинного комплекса (Акатов, 1986; Акатов, Акатова, 2006 а, б).

Болотные комплексы расположены преимущественно в верхнелесном и субальпийском поясах от 1800 до 2500 м над ур.м. в области древнеледниковых форм рельефа и представлены осоково-моховыми болотами озерного происхождения, осоково-моховыми сплавинами ацидотрофных озер, ключевыми и ручьевыми болотами. Довольно обычны сфагновые болота, очень редкие в восточной части Большого Кавказа и на Малом Кавказе (Кимеридзе, 1966; Манакян, 1989). В составе болотной флоры района исследований было зафиксировано произрастание 20 видов сфагновых мхов, их встречаемость и обилие различны (см. Акатова, 1994).

Наиболее часто в болотных комплексах заповедника встречаются *Aulacomnium palustre*, *Campylium stellatum* var. *protensum*, *Calliergon stramineum*, *Climacium dendroides*, *Polytrichum commune*, *Palustriella commutata*, *Drepanocladus aduncus*, *Sphagnum teres*, *S. squarrosum*, *S. cuspidatum*, *S. girgensohnii* и другие. Из редких, имеющих единичные местонахождения болотных мхов, интересны группы видов, приуроченные к определенным болотам. Так, *Hamatocaulis vernicosus*, *Meesia triquetra*, *Sphagnum rubellum* были найдены только на болотном комплексе в долине р. Дзитаку (Акатов, Акатова, 2006 а); *Limprichtia cossonii*, *Pseudocalliergon trifarium*, *Fissidens adiantoides* были обнаружены на сфагновом болоте у подножия северного склона г. Оштен; *Sphagnum centrale* известен лишь с Азмычского болота.

Общее число отмеченных на болотах видов мхов равно 69, из них только для болот характерно 22 вида. Таким образом, специфичность этого типа местообитаний довольно высока – 32%. Доля эвритопных видов составляет всего 19%.

Виды болотной флоры мхов в основном имеют обширные ареалы, включающие все или почти все сектора Голарктики (93%). В составе ценофлоры преобладает бореальный географический элемент (55%), доля плюризональных видов относительно невысока (28%).

Некоторые гелофиты, указанные для флоры мхов Кавказа (Ignatov, Afonina, 1992), не встречены на территории Кавказского заповедника, их целенаправленные поиски пока не увенчались успехом. Это *Meesia longiseta*, *Calliergonella cuspidata*, *Paludella squarrosa*, *Helodium blandowii*, *Tomentypnum nitens*. Последний вид, однако, упоминается в работе А.Л. Абрамовой, И.И. Абрамова (1950) по сборам А.И. Лескова из приграничного к заповеднику района – «ключевое болото в истоках р. Рошкаа, 19.VII.1930» (LE).

По мнению И.И. Тумаджанова (1962), происхождение высокогорных болот северного склона Большого Кавказа тесно связано с древним оледенением. В настоящее время высокогорная болотная флора оказалась изолированной и находится в состоянии угасания. Таким образом, болотные виды Кавказа являются реликтами плейстоценового оледенения. Обитая в пределах ограниченных, редких и узкоспецифичных местообитаний, эти виды потенциально являются уязвимыми. Не случайно горные торфяники Кавказа указываются среди основных категорий болот, подлежащих охране (Боч, Ниценко, 1971).

### **Увлажненные участки**

Этот несколько условный тип местообитаний объединяет целый ряд неболотных экотопов, характеризующихся повышенным увлажнением — заболоченные луга, сырые глинистые или мелкоземные субстраты в местах выхода грунтовых вод, у родников, в расщелинах между скалами, в карстовых воронках, на склонах ущелий. Здесь обычны *Dichodontium pellucidum*, *Mnium stellare*, *Plagiomnium undulatum*, *Bryum schleicheri*, *Rhizomnium punctatum* и другие. На участках с повышенным увлажнением нередко встречаются виды, свойственные также болотным комплексам: *Sphagnum fallax*, *S. capillifolium*, *S. girgensohnii*, *S. platyphyllum*, *S. squarrosum*, *S. subsecundum*, *S. tenellum*, *Drepanocladus sendtneri*, *Polytrichum longisetum*, *Meesia uliginosa* и другие. Наблюдается большое число видов, свойственных в целом комплексу водно-болотных местообитаний.

Только в высокогорье, иногда включая полосу верхнего предела леса, были встречены *Aulacomnium palustre*, *Drepanocladus sendtneri*, *Meesia uliginosa*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Sphagnum capillifolium*, *S. platyphyllum* и ряд других. Однако для большинства видов данного типа местообитаний характерны значительные высотные интервалы.

Всего на переувлажненных участках было отмечено 39 видов мхов. Причем только в этом типе местообитаний было встречено всего 3 вида. Из них *Pohlia wahlenbergii* имеет наиболее широкое распространение, встречаясь от зоны широколиственных лесов до субальпийского пояса, *Blindia acuta* известна из зоны буковых высокогорных лесов южного макросклона, *Polytrichum strictum* был отмечен в субальпийском поясе. Специфичность данного типа местообитаний низка и составляет лишь 8%, доля эвритопных видов также невысока, всего 13%. Основную долю (92%) занимают виды, имеющие циркумполярный тип ареала, преобладают бореальные (46%) и шлюризональные (31%) виды.

### **Почвенные местообитания растительных сообществ высокогорных лугов и кустарниковых зарослей**

Данный комплекс местообитаний был выделен на основе присутствия видов экотопической группы № 8 и отсутствия видов из группы № 7. Включает почвенные экотопы мезофильных растительных сообществ высокогорий: заросли кавказского рододендрона, субальпийские среднетравные и альпийские низкотравные луга и лишайниковые пустоши.

Общее число видов мхов, зарегистрированных в составе этого комплекса местообитаний, равно 75, что составляет 21% моховой флоры. Особенностью данных типов местообитаний является отсутствие специфических видов мхов. Наблюдается наличие общих видов с болотными и переувлажненными местообитаниями с одной стороны (*Sphagnum girgensohnii*, *Campylium stellatum*, *Climacium dendroides*, *Aulacomnium palustre*, *Dicranum bonjeanii*, *D. muehlenbeckii*, *Polytrichum commune* и другие) и со щебнистыми участками высокогорья, долгоснежными местообитаниями, а также скалами и выходами горных пород – с другой (*Desmatodon latifolius*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Pohlia cruda*, *Bryum elegans*, *Myurella julacea*, *Hypnum revolutum*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *D. inclinatum*, *Cirriphyllum cirrosum*, *Dicranum spadicum* и другие) (см. табл. 1). В составе флоры данного типа местообитаний значительное число видов (78%) являются эвритопными.

Несмотря на отсутствие специфических видов мхов, сообщества высокогорных кустарников, альпийских лугов и пустошей и субальпийских среднетравных лугов характеризуются с бриологической точки зрения некоторыми особенностями. Поэтому мы рассмотрим их отдельно.

**Заросли кавказского рододендрона** (*Rhododendron caucasicum* Pall.), или «родореты», широко распространены на Западном Кавказе в верхнелесном и высокогорном поясах. В районе исследований они встречаются преимущественно на высотах от 1800 до 2500 м над ур.м., приурочены к склонам северной, западной и восточной экспозиций. Под этим типом сообществ формируются плохо аэрируемые, кислые торфянистые почвы. Выделяют три группы рододендронников: мохово-лишайниковые, кустарничково-разнотравные и чистые (Амирханов и др., 1988). Моховый покров развит в первых двух группах.

Общее число видов мхов, отмеченных в этом типе сообществ, равно 39. Только в этом типе местообитаний были обнаружены *Tetraplodon angustatus*, *Dicranella subulata*, *Ditrichum heteromallum*. Однако эти виды имеют единичные местонахождения, их экологические особенности будут уточнены в дальнейшем при появлении новых сборов. Ценофлора мхов этих сообществ неспецифична, в общей сложности в ее составе насчитывается 12 видов мхов, общих с болотами, переувлажненными и долгоснежными местами, 14 видов – с субальпийскими лугами, 19 видов – с альпийскими лугами и лишайниковыми пустошами. Высока доля широкораспространенных эвритопных видов (69%): *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichastrum alpinum*, *Eurhynchium angustirete*, *Brachythecium salebrosum*, *Tortella tortuosa* и многие другие. Основными фоновыми видами родоретов являются *Rhytidium rugosum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Pleurozium schreberi*. Часто также встречаются *Dicranum bonjeanii*, *Plagiothecium laetum*, *Polytrichum commune*, *P. formosum* и некоторые другие.

Большинство видов (90%) имеют циркумполярное распространение, 35% видов представлены во всех природных зонах (пльоризональные), 35% – бореальные виды.

**Субальпийские луга** в районе исследований распространены в пределах 1700–2400 м над ур. м., иногда достигая 2600 м; занимают склоны различной крутизны и экспозиции. Общее проективное покрытие сообществ субальпийских лугов

варьирует от 95 до 100%. Степень каменистости местообитаний в основном не превышает 1% (Акатов и др., 2003). В составе этих сообществ мхи встречаются достаточно часто, но, как правило, в виде отдельных дерновинок под сомкнутым травостоем и обычно находятся в угнетенном состоянии. Обнаруживается высокая видовая общность данной ценофлоры с моховым покровом зарослей кавказского рододендрона и альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей.

В составе этих сообществ зарегистрировано 32 вида мхов, из них 25 видов, или 78%, являются широкораспространенными эвритопными видами (*Hypnum cupressiforme*, *Rhytidium rugosum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum capillare*, *Ctenidium molluscum*, *Bryum argenteum* и другие). Из наиболее распространенных мхов субальпийских лугов можно назвать *Abietinella abietina*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Brachythecum albicans*, *Hylocomium splendens*, *Rhodobryum roseum*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidium rugosum*. Географическая структура ценофлоры практически идентична структуре бриофлоры родоретов: 91% голарктических видов; по 34% бореальных и пюризональных видов.

**Альпийские низкотравные плотнодернинные луга и лишайниковые пустоши** в районе исследований распространены в пределах высот 2200–2500 м над ур. м., занимают малоснежные выпуклые склоны различной крутизны (1–30°) и экспозиции, а также гребни хребтов и плагиобразные поверхности. Общее проективное покрытие данных фитоценозов варьирует от 70 до 100% и в значительной мере определяется степенью каменистости субстрата, которая изменяется от 0 до 30%.

В состав данного типа сообществ мхи входят совместно с лишайниками, образуя мохово-лишайниковые группировки, проективное покрытие которых составляет 10–70%. Наибольшее покрытие мхов наблюдается на склонах средней крутизны (10–20°), северной, северо-западной, северо-восточной и западной экспозиций (Акатова, Ескин, 2002). Максимальное проективное покрытие сосудистых растений, напротив, наблюдается на склонах восточной и южной ориентации, характеризующихся более благоприятным температурным режимом. Избегая конкуренции с сосудистыми растениями, мхи и лишайники занимают участки, освободившиеся вследствие уменьшения проективного покрытия надземных частей сосудистых растений (Онипченко, 1987).

В составе альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей насчитывается 55 видов мхов. Из видов, встреченных только в этих сообществах, можно указать *Dicranum congestum*, *Campyllum chrysophyllum*, *Campylopus schimperi*. Следует отметить, что *Campylopus schimperi* в районе Тебердинского заповедника также был указан для кобрезиевой пустоши, а *Campyllum chrysophyllum* найден в том же районе на выпасаемом пестроовсяницевоом лугу (Игнатова и др., 1990).

Наиболее распространенными видами являются *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum commune*, *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum spadicum*, *Pleurozium schreberi*, *Entodon concinnus*. Это виды, имеющие широкое географическое распространение, они являются обычными видами для флоры мхов района исследований. В целом доля широко распространенных эвритопных видов составляет 70%. Основную долю проективного покрытия моховых группировок составляют *Rhytidium rugosum*, *Di-*

*cranum spadiceum*, *Pleurozium schreberi*. Из редких для данного типа местообитаний, но достаточно часто представленных в других типах местообитаний, можно отметить следующие виды: *Rhyzomnium punctatum*, *Stenidium procerrimum*, *Pogonatum urnigerum*. Редкими для флоры мхов заповедника в целом являются *Trachycystis ussuriense*, *Dicranum muehlenbeckii*, *Heterocladium heteropterum*, *Campyllum chrysophyllum*, *Campylopus schimperi*, *Leucobryum glaucum*.

88% видов данного типа местообитаний встречаются во всех или почти во всех секторах Голарктики; в зональном распространении по сравнению с двумя предыдущими типами местообитаний наблюдается увеличение доли пльоризональных видов (46%) и соответственное снижение бореальных (27%). Интересен факт единичного обнаружения неморального вида с восточно-азиатским типом ареала – *Trachycystis ussuriense*. По мнению Л.И. Савича (по: Абрамова, Абрамов, 1956), этот вид является лесным третичным реликтом, связанным с третичными хвойно-широколиственными лесами. Однако в районе исследований он был собран в высокогорье, на почве лишайниковой пустоши, на высоте более 2000 м. По данным А.Л. Абрамовой и И.И. Абрамова (1956), в горах Монголии этот вид был найден также на высоте 2000 м над ур.м. Следует отметить, что на Северо-Западном Кавказе *Trachycystis ussuriense* был обнаружен и в нижнегорном поясе, в ущелье р. Руфабго (бассейн р. Белой) (М.С. Игнатов – МНА).

### Долгоснежные местообитания

Распространены в высокогорной зоне и представляют собой участки почвы, приуроченные к окраинам крупных снежников, сохраняющихся иногда до конца теплого периода года и начала нового снегопада, или местам, недавно освободившимся после их стаивания. Долгоснежные местообитания расположены на склонах преимущественно северной экспозиции, а также в местах с мощными снеговыми отложениями, образовавшимися после схода снежных лавин или на участках с отрицательными формами рельефа с длительным залеганием снега (например, в карстовых воронках). Характерная особенность – продолжительное нахождение под снегом, увлажнение талыми водами, укороченный для произрастающих там видов срок вегетации.

В пределах данного типа местообитаний выявлено всего 15 видов мхов, специфичность местообитания – 33%. Чуть более половины видов (53%) являются эвритопными, из них наибольшее число местообитаний занимают *Polytrichum piliferum*, *Sanionia uncinata*, *Brachythecium rutabulum*. Наиболее часто на долгоснежных местообитаниях отмечались *Polytrichum sexangulare*, *Brachythecium salebrosum*, *Tortula norvegica*, *Distichium inclinatum*. Специфические же для данного местообитания виды: *Oligotrichum hercynicum*, *Grimmia incurva*, *Brachythecium glaciale*, *Kiaeria starkei* – встречались крайне редко.

В этом типе местообитаний широко распространенные голарктические виды составляют 93%, из широтных элементов наибольшую долю занимают пльоризональные виды (53%), вторую по значимости группу представляют аркто-альпийские виды (20%).

## Комплекс открытых местообитаний

Нарушенные почвы и разреженные фитогруппировки встречаются во всех высотных поясах. Общее число видов мхов этого комплекса равно 76, что составляет 21% от всей моховой флоры. По всему высотному профилю в пределах этих местообитаний были отмечены такие широкораспространенные присущие и другим экотопам виды, как *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Schistidium apocarpum*, *Ceratodon purpureus*, *Tortella tortuosa* и другие. В целом, доля эвритопных видов составляет 39%. Только для обнаженных почв как высокогорного, так и лесного пояса характерны *Diphyscium foliosum* и *Dicranella heteromalla*. Комплекс включает два типа местообитаний.

### Обнаженные грунты высокогорья

В высокогорной зоне так называемые «открытые местообитания» распространены достаточно широко и представляют собой щебнистые или нарушенные участки, расположенные на вершинах и гребнях хребтов, на крутых склонах, в местах обвалов, оползней, ветровой эрозии, а также повышенной концентрации копытных животных. На этих местообитаниях нами выявлен 21 вид мхов. Эвритопные виды составляют 55%, например, *Tortella tortuosa*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*, *Pohlia cruda* и другие.

Для многих видов, отмеченных в пределах открытых местообитаний высокогорья, характерно произрастание с одной стороны в составе моховых группировок альпийских пустошей, с другой – на скалах и выходах горной породы: *Hypnum revolutum*, *Paraleucobryum enerve*, *Ditrichum flexicaule*, *Myurella julacea*, *Racomitrium canescens* и другие.

Редкими для конкретного местообитания и для флоры мхов в целом являются *Plagiopus oederiana*, *Diphyscium foliosum*, *Myurella julacea*, *Encalypta alpina*.

Все виды имеют широкое географическое распространение в пределах Голарктики. Большинство из них – плюризональные виды (57%), значительную долю составляют также аркто-альпийские виды (24%), примечательно нахождение неморального вида – *Diphyscium foliosum*.

### Обнаженные грунты лесного пояса

Незадернованные обнаженные почвы лесного пояса распространены в местах различных нарушений как естественного, так и антропогенного происхождения. Это обрывы, оползни, вывороты корней упавших деревьев, обочины троп и дорог, кострища и т.д. Общее число видов мхов, отмеченных для этих местообитаний, равно 63, половина из которых имеет в целом широкое распространение в различных типах местообитаний.

Примером наиболее обычных, часто встречающихся в лесном поясе видов являются *Tortula subulata*, *Funaria hygrometrica*, *Pogonatum urnigerum*, *Bryum argenteum*, *Atrichum undulatum*, *Eurhynchium hians*, *Dicranella heteromalla*. Некоторые виды (*Tortula subulata*, *Dicranella varia*, *Bartramia pomiformis*) изредка отмечались также на каменистых субстратах. Из редких видов, встреченных в данном типе местообитаний, можно отметить *Rhynchostegiella tenella*, *Pogonatum neesii*, *Pottia truncata*, *Rhynchostegium murale*, *Atrichum flavisetum*.

Для галечниковых отмелей и песчаных наносов по речным берегам в лесном поясе характерны *Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Hedwigia ciliata*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia cruda*, *Polytrichum piliferum*, *Fumaria hygrometrica*.

В отличие от открытых местообитаний высокогорий, доля видов с циркумполярным типом ареала ниже (75%), из узкоареальных видов кроме западно-палеарктических (20%) присутствуют виды восточно-азиатского (*Pogonatum neesii*) и восточно-средиземноморского (*Taxiphyllum densifolium*) распространения; высока доля неморальных видов (43%), плюризональные виды составляют 36%.

### Комплекс скально-каменистых местообитаний

Комплекс представлен карбонатными и силикатными породами высокогорья и лесного пояса. Видовое богатство ценофлоры составляет 178 видов, или 49% от общего видового богатства. Из мхов-эпилитов, произрастающих на различных горных породах, укажем следующие: *Trichostomum crispulum*, *Orthotrichum anomalum*, *Barbula unguiculata*, *Pseudoleskeella tectorum*, *Ctenidium procerrimum*. Доля эвритопных видов составляет 14%, например, *Hypnum cupressiforme*, *Isothecium alopecuroides*, *Polytrichum piliferum*, *Rhytidium rugosum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Schistidium apocarpum* и некоторые другие.

#### Карбонатные породы высокогорья

Разнообразные скально-каменистые субстраты высокогорья, сложенные карбонатными породами, распространены на известняковых массивах, расположенных в зоне Бокового и Передового хребтов на северном макросклоне.

Общее число видов мхов, зарегистрированных в данном типе местообитаний, равно 103, из них 36% составляют эвритопные виды. Видов, встречаемых только в этом типе местообитаний – 29 (экопическая группа 15), специфичность составляет 28%.

Из видов, часто встречающихся в данном типе местообитаний, можно назвать *Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Tortella tortuosa*, *Encalypta streptocarpa*, *Homalothecium sericeum* и некоторые другие. Редкими видами не только для данного типа местообитаний, но и для всей моховой флоры являются *Anoetangium aestivum*, *Encalypta raptocarpa*, *Molendoa sendtneriana*, *Stegonia latifolia*, *Timmia norvegica*.

Общее географическое распространение видов, произрастающих в пределах данного типа местообитаний, характеризуется высокой долей широко распространенных голарктических видов (90%), преобладанием плюризональных (57%) и аркто-альпийских (20%) видов.

#### Карбонатные породы лесного пояса

Выходы карбонатных пород в лесном поясе района исследований встречаются преимущественно на южном макросклоне Главного Кавказского хребта в бассейнах рек Шахе, Сочи и в Хостинской тисосамшитовой роще. На северном макросклоне они приурочены к верхнегорному лесному поясу известняковых массивов. Общее число видов мхов, зафиксированных в пределах данного типа местообитаний, составляет 79. На известняковых обнажениях лесного пояса были отмечены *Eucladium verticillatum*, *Tortula muralis*, *Trichostomum brachydonium*, *Grimmia pulvinata* (часто

встречается также на различных цементных и бетонных субстратах), *Schistidium elegantulum*, *Seligeria pusilla*, *Bryum bimum*, *Scorpiurium circinatum* и другие. Специфичность этого типа местообитаний невысока – 13%.

Из эвритопных видов, составляющих 40%, на карбонатных породах лесного пояса часто встречаются *Ctenidium molluscum*, *Eurhynchium angustirete*, *E. striatum*, *Homalothecium sericeum*, *Schistidium apocarpum*, *Oxystegus tenuirostris*, *Encalypta streptocarpa*, *Racomitrium canescens*. Редкими для флоры мхов в целом являются такие кальцефильные петрофиты нижнегогорья, как *Schistidium elegantulum*, *Scorpiurium circinatum*, *Trichostomum brachydontium*.

В составе кальцефитных группировок лесного пояса доля циркумполярных видов несколько ниже (76%), при этом увеличивается число видов западно-палеарктического распространения (27%), из широтных географических элементов преобладают неморальные (45%) и плюризональные (37%).

### **Силикатные породы высокогорья**

Силикатные породы в высокогорной зоне заповедника широко представлены в районах Главного и Бокового хребтов и их отрогов в виде скал, выходов горной породы на вершинах и гребнях хребтов, крупноглыбистых россыпей и отдельных каменных глыб среди луговых фитоценозов. В составе моховых группировок этих местообитаний насчитывается 43 вида мхов, специфичность данного типа местообитаний составляет 33%.

Наиболее часто на силикатных породах высокогорного пояса отмечались *Polytrichum alpinum*, *Schistidium apocarpum*, *Polytrichum juniperinum*, *Hedwigia ciliata*, *Paraleucobryum enerve*, *Dicranoweisia crispula* и другие, а также широко представленные во многих типах местообитаний *Rhytidium rugosum*, *Dicranum scoparium*, *Pterigynandrum filiforme* и многие другие, составляющие в целом 49%. Из редких видов отметим следующие: *Heterocladium dimorphum*, *Myurella julacea*, *Plagiopus oederiana*, *Cynodontium strumiferum*, *Kiaeria falcata*, *Paraleucobryum longifolium*, *Grimmia alpestris*, *G. funalis*, *G. reflexidens* и другие.

Доля видов, широко распространенных в пределах Голарктики составляет 83%, среди зональных элементов значительную долю составляют аркто-альпийские виды (43%), вторую по численности группу образуют плюризональные виды (21%).

### **Силикатные породы лесного пояса**

Выходы силикатных горных пород в пределах лесного пояса распространены не так широко, как в высокогорной зоне. Данные местообитания встречаются преимущественно на гребнях отрогов, на крутых склонах и обрывистых берегах рек и балок, а также в виде отдельных крупных глыб под пологом леса. Общее число видов мхов, отмеченных для этих экотопов, равно 71. Только на силикатных породах лесного пояса были отмечены 15 видов (экотопическая группа № 19). Специфичность типа местообитаний составляет 21%.

Из наиболее часто встречающихся в данном типе местообитаний видов можно указать следующие: *Hedwigia ciliata*, *Anomodon viticulosus*, *Neckera complanata*, *Neckera crispa*, *Pterigynandrum filiforme*, *Isothecium alopecuroides* и другие. Кроме того, в пределах этих местообитаний были отмечены такие виды, как *Plagiothecium*

*cavifolium*, *Homalothecium sericeum*, *Brachythecium populeum*, *Eurhynchium hians*, *Palamocladium euchloron*, *Homalia trichomanoides*, *Thuidium delicatulum* и другие. Достаточно обычны многие эвритопные виды: *Hypnum cupressiforme*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Schistidium apocarpum*, *Ceratodon purpureus* и другие, их доля составляет 40%. Редкими видами являются *Orthotrichum rupestre*, *Andreaea rupestris*, *A. alpestris*, *Anomodon rugelii*, *A. longifolius*, *Fabronia pusilla*, *Homomallium incurvatum*, *Hypnum callichroum* и ряд других.

Особенностью ценофлоры является преобладание в ее составе неморальных видов (43%); доля плюризональных видов равна 27%.

### Комплекс лесных местообитаний

Лесные экосистемы горных районов характеризуются большим разнообразием местообитаний. Однако наиболее специфичными из них с точки зрения бриофитов являются стволы живых деревьев и гнилая древесина.

#### Стволы деревьев

Характер обрастания стволов зависит от степени влажности конкретного участка леса. В более засушливых условиях моховый покров на стволах приурочен к поверхностям, задерживающим максимальное количество осадков – наклонным участкам стволов, развилкам крупных ветвей в кронах деревьев. В районах с высокой влажностью воздуха моховые обрастания покрывают все стволы, а часто и ветви в кронах деревьев. Особенно обильны эпифитные мхи во влажных причерноморских широколиственных лесах.

Общее число видов мхов в данном типе местообитаний равно 60, при этом облигатных эпифитов насчитывается 22 вида, специфичность составляет 37%. На стволах живых деревьев наиболее представительным является семейство *Orthotrichaceae*.

Состав эпифитных группировок на стволах пихт очень беден, что, по-видимому, обусловлено грубой, трещиноватой структурой коры этой древесной породы. Чаще всего на пихтах встречаются *Pterigynandrum filiforme*, *Isothecium alopecuroides* и *Orthodicranum strictum*. Изредка на стволах и ветвях пихт встречаются *Orthotrichum speciosum*, *O. stramineum*, *O. striatum*.

На стволах лиственных пород моховые группировки характеризуются большим видовым богатством. Наиболее обычными видами этих экотопов являются *Hypnum cupressiforme*, *Leucodon sciuroides*, *L. immersus*, *Anomodon viticulosus*, *A. attenuatus*, *Pterigynandrum filiforme*, *Isothecium alopecuroides*, *Neckera complanata*, *N. crispa*, *Ulota crispa*, *Orthotrichum stramineum*, *O. striatum*. Из редких видов отметим *Orthotrichum gymnostomum*, *O. lyellii*, *O. sordidum*, *O. vladikavkanum*, *Ulota coarctata*, *Antitrichia curtispindula*, *Leucodon flagellaris* (единственный сбор Л.Н. Васильевой 1935 г., в настоящее время пока не подтвержденный). *Leptodon smithii* и *Isothecium myosuroides* встречаются только в лесах нижнегорного пояса южного макросклона.

Флора эпифитных группировок на 66% состоит из неморальных видов, 24% составляют бореальные виды. В составе этой ценофлоры присутствует наибольшая доля видов более узкой западно-палеарктической приуроченности (32%).

### *Гнилая древесина*

Гнилая древесина как местообитание мохообразных в лесном поясе заповедника представлена достаточно широко, чаще всего в виде валежных стволов, находящихся на разной стадии деструкции, а также пней и других древесных остатков.

Зависимость видового состава моховых группировок валежин от породы дерева нами не выявлена. Исключение составляет *Buxbaumia viridis*, произрастающая в районе исследований исключительно на лишенных коры пихтовых валежинах. Общее число видов мхов, отмеченных на данных местообитаниях, равно 65, облигатных эпиксиллов – 8 (экопическая группа № 21). Специфичность составляет 12%.

В состав эпиксилловых группировок мхов входят такие широко распространенные эвритопные виды, как *Hypnum cupressiforme*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum scoparium* и другие, их доля составляет 46%. Высокой частотой встречаемости и значительным обилием характеризуются также *Eurhynchium angustirete*, *Plagiomnium rostratum*, *Isothecium alopecuroides*, *Sanionia uncinata*, *Brachythecium rutabulum*, *Anomodon viticulosus*, *Neckera complanata*, *N. crispa*, *Thuidium delicatulum*, *Ptilium crista-castrensis* и многие другие. Нередки также *Orthodicranum montanum*, *O. strictum*, *Lescurea mutabilis*. Из облигатных эпиксилловых видов частыми являются *Tetraphis pellucida*, *Dicranodontium denudatum*, *Herzogiella seligeri*, редкими и очень редкими – *Buxbaumia viridis*, *Dicranum viride*, *Leucobryum juniperoideum*, *Rhynchostegium rotundifolium*, *Heterophyllum affine*, *Callicladium haldanianum*.

В составе ценофлоры преобладают неморальный (44%) и бореальный (33%) элементы; доля голарктических видов достаточно высока (79%).

### *Прочие лесные местообитания*

Среди многообразия местообитаний лесных сообществ, помимо рассмотренных выше, можно выделить ряд экотопов, не имеющих специфических видов мхов, однако представляющих определенный интерес.

Основания стволов деревьев. В составе моховых группировок этого типа местообитаний насчитывается 30 видов. Основную часть составляют широко распространенные в лесном поясе, а зачастую и по всему высотному профилю заповедника эвритопные виды, например, *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum scoparium*, *Isothecium alopecuroides*, *Homalothecium sericeum*, *Anomodon viticulosus*, *Thamnobryum alopecurum*, *Pterigynandrum filiforme*, *Homalia besseri*, *H. trichomanoides* и другие. Из обычных для этого типа местообитаний можно отметить также *Eurhynchium crassinervium*, *Plagiothecium denticulatum*, *P. nemorale*, *Leskeella nervosa*, *Mnium spinulosum*, *Thuidium recognitum*, *Thuidium tamariscinum* и другие.

Выявляется ряд видов, общих с видами моховых группировок камней и почвы под пологом леса, например, *Atrichum undulatum*, *Bryum caespiticium*, *B. capillare*, *Ctenidium molluscum*, *Fissidens dubius*, *Oxystegus tenuirostris*, *Taxiphyllum wissgrillii*. Основание ствола является единственным местонахождением в районе исследований *Synodontium fallax*.

Для этих группировок характерна наибольшая доля неморальных видов – 76%; доля циркумполярных видов составляет всего 62%.

Почва под пологом леса. В пределах этого типа местообитаний было зарегистрировано 50 видов мхов. Часто в составе лесного напочвенного покрова встречаются *Plagiomnium undulatum*, *Brachythecium velutinum*, *Eurhynchium angustirete*, *E. crassinervium*, *Plagiothecium denticulatum*, *Thuidium delicatulum*, *Polytrichum formosum* и другие. Нередки также *Cirriphyllum piliferum*, *Plagiomnium medium*, *P. cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Plagiothecium cavifolium*, *Ptilium crista-castrensis*, *Mnium spinosum*, *Fissidens dubius* и многие другие. Из эвритопных видов нередко *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum scoparium*, *Rhytidium rugosum*, *Brachythecium rutabulum*, *Isothecium alopecuroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Bryum capillare*, *Abietinella abietina* и другие.

Доля неморальных видов достаточно высока и составляет 54%, вторую по численности группу образуют бореальные виды (30%); доля западно-палеарктических видов – 30%.

Камни с мелкоземным слоем под пологом леса. На этих местообитаниях было отмечено 55 видов мхов, все они встречаются в довольно большом числе разнообразных экотопов. Видовой состав моховых группировок достаточно разнообразен, но представлен преимущественно обычными широко распространенными видами: *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum scoparium*, *Rhytidium rugosum*, *Eurhynchium angustirete*, *E. hians*, *Brachythecium rutabulum*, *B. populeum*, *Isothecium alopecuroides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Polytrichastrum alpinum*, *Bryum capillare*, *Hylocomium splendens*, *Homalothecium sericeum*, *Polytrichum juniperinum*, *Ctenidium molluscum*, *Anomodon viticulosus*, *A. attenuatus*, *Neckera complanata*, *N. crispa*, *Thamnobryum alopecurum*, *Pterigynandrum filiforme*, *Plagiomnium rostratum*, *Schistidium apocarpum*, *Fissidens taxifolius*, *Homalia besseri* и другие. Многие виды, отмеченные в этом типе местообитаний, характерны также для лесного почвенного яруса, встречаются на основаниях сволов деревьев, корневых выходах, валежинах.

Лесные поляны. Мхи лесных полян произрастают на почве под травяным покровом. Они характеризуются невысоким обилием и представлены небольшим числом видов. Всего в этих сообществах было обнаружено 14 видов мхов. В целом ценофлора этих группировок напоминает очень обедненные моховые группировки субальпийских лугов: *Hypnum cupressiforme*, *Bryum capillare*, *Hylocomium splendens*, *Brachythecium albicans*, *Plagiomnium affine*, *Sanionia uncinata*, *Rhodobryum roseum*. Некоторые виды характерны только для лесного пояса: *Brachythecium velutinum*, *Plagiothecium nemorale*. Часть видов приурочена к нарушенным почвам: *Bryum capillare*, *Ceratodon purpureus*, *Fissidens bryoides* и другие.

### Заключение

Итак, наибольшее число видов мхов было зафиксировано в целом на скально-каменистых субстратах – 178. Среди отдельных типов местообитаний наибольшим видовым разнообразием отличаются карбонатные породы высокогорья (103 вида), карбонатные (79 видов) и силикатные (71) породы лесного пояса, болота (69 видов). Меньше всего видов отмечено в стоячих водоемах (13), на лесных полянах (14), на долгоснежных местообитаниях (15).

Наиболее специфичными являются эпифитные моховые группировки (37%). Высокая доля специфичных видов отмечена для долгоснежных местообитаний (33%), силикатных (33%) и карбонатных (28%) пород высокогорий, открытых местообитаний лесного пояса (21%). Очень высокую специфичность имеют в целом водно-болотные и переувлажненные местообитания (64%), из них наиболее оригинальной флорой обладают водные и прибрежные местообитания и болота (35% и 32% соответственно). При этом в целом ряде местообитаний специфических видов выявлено не было. Это почвенные местообитания лугов и кустарниковых зарослей высокогорья, большинство лесных экотопов.

Как показали наши исследования, географическая структура ценофлор различных типов местообитаний имеет свои особенности. Так, наибольшая доля видов, имеющих обширные ареалы, характерна для большинства высокогорных типов местообитаний. К примеру, группировки стоячих водоемов и открытых местообитаний высокогорий на 100% сформированы циркумполярными видами, при этом они содержат и наибольшую долю пльоризональных видов (62% и 57% соответственно). Виды западно-палеарктического распространения сосредоточены преимущественно в лесном поясе, наибольшая их доля (30–32%) отмечена для моховых группировок стволов и оснований стволов деревьев, почвы и камней с мелкоземным слоем под пологом леса. В целом во флоре мхов района исследований виды с циркумполярным типом ареала составляют 82%, западно-палеарктические – 16%.

Бореальные виды принимают наибольшее участие в сложении моховых группировок болот (55%). Наибольшая доля аркто-альпийских видов (43%) характерна для видового состава группировок на силикатных породах высокогорья. Неморальные виды играют наиболее существенную роль в составе моховых обрастаний стволов (66%) и их оснований (76%).

## ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов, И.И. Географические закономерности распространения мхов / И.И. Абрамов // Бот. ж. 1969. – Т. 54. – № 1. – С. 33–46.
- Абрамова, А.Л. Новые мхи для флоры Кавказа / А.Л. Абрамова, И.И. Абрамов // Бот. ж. – 1950. – Т. 35. – № 5. – С. 514–516.
- Абрамова, А.Л. *Mnium immarginatum* (Lindb.) Broth. из Монголии / А.Л. Абрамова, И.И. Абрамов // Бот. ж. – 1956. – Т. 41. – С. 89–91.
- Акатов, В.В. Основные тенденции в зарастании высокогорных озер Северо-Западного Кавказа / В.В. Акатов // Бот. ж. – 1986. – Т. 71. – № 6. – С. 798–804.
- Акатов, В.В. Состав и видовое богатство растительных сообществ высокогорных лугов и пустошей Кавказского заповедника и сопредельных территорий / В.В. Акатов, Т.В. Акатова, Н.Б. Ескин // 80 лет Кавказскому заповеднику – путь от Великокняжеской охоты до Всемирного природного наследия / Труды КГПБЗ. – Сочи. – 2003. – С. 216–239.
- Акатов, В.В. Высокогорный озерно-болотный комплекс р. Дзитаку / В.В. Акатов, Т.В. Акатова // Водно-болотные угодья России. Т. 6. Водно-болотные угодья Северного Кавказа / Ред. А.Л. Мищенко. – М., 2006. – С. 126–129.
- Акатов, В.В. Луганское высокогорное болото / В.В. Акатов, Т.В. Акатова // Водно-болотные угодья России. Т. 6. Водно-болотные угодья Северного Кавказа / Ред. А.Л. Мищенко. – М., 2006. – С. 129–132.
- Акатова, Т.В. Сфагновые мхи Кавказского биосферного заповедника. / Т.В. Акатова // Тр. КГБЗ, 1994. – Вып. XV. – С. 104–108.

- Акатова, Т.В. К флоре мхов высокогорных лугов Западного Кавказа / Т.В. Акатова // Мат. региональной научно-практ. конф. «Биосфера и человек». – Майкоп, 1997. – С. 5–7.
- Акатова, Т.В. Листостебельные мхи Кавказского заповедника (Западный Кавказ, Россия) / Т.В. Акатова // *Arctoa*. 2002. – Т. 11. – С. 179–204.
- Акатова, Т.В. Листостебельные мхи Кавказского заповедника / Т.В. Акатова // Автореф. дис. ... канд. – М., 2004. – 20 с.
- Акатова, Т.В. Видовое богатство мохово-лишайниковых группировок альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей Западного Кавказа / Т.В. Акатова, Н.Б. Ескин // Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике // Сб. трудов КГПБЗ. Новочеркасск. – 2002. – С. 29–39.
- Амирханов, А.М. Северо-Осетинский заповедник / А.М. Амирханов, И.Т. Кушев, П.И. Вейнберг, Ю.В. Комаров. – Изд-во «Агропром», 1988. – С. 29–84.
- Боч, М.С. Об охране болот в СССР / М.С. Боч, А.А. Ниценко // Вопросы охраны ботанических объектов. – Л.: Наука, 1971. – С. 36–42.
- Дылевская, И.В. Листостебельные мхи Колхидской низменности / И.В. Дылевская // Материалы Закавказской конф. по спорным растениям. – Баку: изд-во АН Азерб. ССР. – 1965. – С. 176–181.
- Игнатов, М.С. Флора мхов средней части Европейской России / М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова. – М., 2003. – Т. 1. – 608 с.
- Игнатова, Е.А. Бриофлора Тебердинского заповедника / Е.А. Игнатова, Й. Ваня, Ф.М. Воробьева // Тр. Тебердинского заповедника. – Ставрополь, 1990. – Вып. 12. – 39 с.
- Кимеридзе, К.Р. К вопросу закономерности распространения болотной растительности на Кавказе / К.Р. Кимеридзе // Сообщ. АН Груз. ССР. – 1966. – 43. – № 2. – С. 439–446.
- Лазаренко, А.С. Основи засади класифікації арсалів листяних мохів Радянського Далеского Сходу / А.С. Лазаренко // Укр. ботан. журн. – 1956. – Т. 13. – № 1. – С. 31–40.
- Малышева, Т.В. Некоторые вопросы лесной лишено-бриологии / Т.В. Малышева // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы: конф., посв. 90-летию со дня рождения А.С. Лазаренко. – Львов, 1991. – С. 132–136.
- Манакян, В.А. Листостебельные мхи Юго-восточной Армении / В.А. Манакян. – Ереван: изд-во АН Армянской ССР. – 1989. – 313 с.
- Миркин, Б.М. Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломещ. – М.: Логос. – 2001. – 263 с.
- Онипченко, В.Г. Состав, структура и продуктивность фитоценозов: Лишайники и высшие растения // Биогеоценозы альпийских пустошей (на примере Северо-Западного Кавказа) / В.Г. Онипченко. – М. – 1987. – С. 19–31.
- Савич-Любичкая, Л.И. Понятие о виде в бриологии / Л.И. Савич-Любичкая, З.Н. Смирнова // Проблема вида в ботанике. – Т. 1. – М.; Л.: изд-во АН СССР. – 1958. – С. 102–129.
- Тумаджанов, И.И. Архызский торфяник в верховьях Большого Зеленчука как реликт ледниковой эпохи / И.И. Тумаджанов // Проблемы ботаники. – М.; Л.: изд-во АН СССР. – 1962. – С. 66–73.
- Юрцев, Б.А. Программы флористических исследований разной степени детальности / Б.А. Юрцев, Р.В. Камелин // Мат. II рабочего совещания по сравнительной флористике. Отв. ред. Б.А. Юрцев. – Неринга, 1983. – Л.: Наука. – 1987. – С. 219–241.
- Ignatov, M.S. Check list of mosses of the former USSR / M.S. Ignatov, O.M. Afonina // *Arctoa*. – 1992. – Vol. 1. – 85 p.
- Ignatov, M.S. Bryophytes of the Khosta' Taxus and Buxus forest (Western Caucasus, Russia) / M.S. Ignatov, E.A. Ignatova, T.V. Akatova, N.A. Konstantinova // *Arctoa*, 2002. – V. 11. – P. 205–214.