

БОТАНИКА, МИКОЛОГИЯ, ЗООЛОГИЯ, МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 582.33

*М. В. Дулин***МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ ФЛОРЫ ПЕЧЁНОЧНИКОВ
ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ЗАКАЗНИКА «СКАЛЫ КАМЕНКИ»
И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ (РЕСПУБЛИКА КОМИ)***

Впервые исследована флора печёночников геологического заказника «Скалы Каменки» и его окрестностей (Республика Коми). Список представителей отдела Marchantiophyta насчитывает 61 вид печёночников, один из которых представлен двумя подвидами. Проведен таксономический, географический, экологический (по отношению к факторам влажности и кислотности субстрата) и эколого-ценотический анализ флоры печёночников. Выявлены нуждающиеся в охране и редкие в Республике Коми печёночники. Библиогр. 30 назв. Ил. 6. Табл. 1.

Ключевые слова: флора, печёночники, редкие виды, геологический заказник, река Ыджыд-Каменка, Республика Коми.

*M. V. Dulin***NEW DATA ON THE LIVERWORT FLORA OF THE «SKALY KAMENKY» GEOLOGICAL
RESERVE AND ITS SURROUNDINGS (THE KOMI REPUBLIC)**

Institute of Biology Komi Science Centre Ural branch of RAS, 28, ul. Kommunisticheskaja, Syktyvkar, 167982, Komi Republic, Russian Federation; dulin@ib.komisc.ru

For the first time the liverwort flora of the «Skaly Kamenky» geological reserve and its surroundings (the Komi Republic) was investigated. The annotated list of Marchantiophyta division includes 61 species; one of them is represented by two subspecies. A taxonomic, phytogeographic, ecological (in relation to humidity and acidity of substrate) and eco-coenotic analysis of liverwort flora was carried out. Some of the taxa found were endangered or rare in the Komi Republic.

Keywords: flora, liverworts, rare species, geological reserve, the Ydzhyd-Kamenka River, the Komi Republic.

Введение

Геологический заказник «Скалы Каменки» расположен в нижнем течении р. Ыджыд-Каменка (правый приток р. Кожва, бассейн р. Печора). Он находится на территории Печорского административного района в 40 км к юго-западу от г. Печора. В границы заказника входит 10-километровый участок р. Ыджыд-Каменка от устья до автомобильного моста (дорога Изъяю—Березовка). Ширина заказника — по 200 м от уреза воды по правому и левому берегам. В пределах заказника река

Дулин М. В. (dulin@ib.komisc.ru): Институт биологии Коми НЦ, Уральское отделение РАН; Российская Федерация, Республика Коми, 167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28.

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 15-04-03479-а).

образует каньонообразную долину со скалистыми берегами высотой до 30–40 м. Орографически район принадлежит к Печорской гряде, которая по ландшафтному районированию относится к Кожвинскому району Печорской северотаежной провинции Русской равнины. Характерными для этого района являются плоскоувалистые моренные (сложены супесями и валунными суглинками) равнины (50–100 м над уровнем моря) с отдельными возвышенностями высотой до 250 м. В региональном геологическом плане территория исследования расположена в южной части Печоро-Кожвинского мегавала. На этом участке палеозойские отложения образуют Каменскую антиклинальную структуру. Ядро складки сложено известняками фаменского яруса верхнего девона, а крылья — породами нижнего карбона и перми [1]. По геоботаническому районированию Нечерноземья европейской части России район исследования находится в Ижмо-Кожвинско-Печорском округе Вычегодско-Печорской подпровинции Североевропейской таежной провинции. В растительном покрове участка на водораздельных пространствах распространены сосновые леса (лишайниковые и зеленомошные). В долинах рек часто встречаются ельники (зеленомошные и крупнотравные). Характерна примесь лиственницы, которая входит в состав кустарничково- и травяно-зеленомошных с примесью ели, сосны и березы сообществ, формирующихся на осыпных склонах. Березовые и осиновые леса (травяные и крупнотравные) приурочены к склонам и пойме рек. Значительные площади занимают луга (злаково-разнотравные и крупнотравные). Встречаются болотные массивы (верховые болота со *Sphagnum fuscum*), по краям облесенные сосновыми редколесьями или березняками [2].

Заказник «Скалы Каменки» — единственный геологический заказник в республике. Он создан для сохранения уникальных ландшафтов бассейна р. Кожва, выходов пород верхнедевонского и каменноугольного возраста, богатых органическими остатками (с признаками битуминосности и нефтеносности), а также сероводородных источников [3].

Бриофлористические исследования этого участка, а также сопредельных территорий, включая скальные выходы в нижнем течении р. Кожва, никогда ранее не проводились. Перед нами была поставлена цель — всесторонне изучить флору печёночников геологического заказника «Скалы Каменки» и его окрестностей, а именно провести инвентаризацию видового состава печёночников, составить список представителей отдела *Marchantiophyta* исследованной территории, провести таксономический, географический, экологический (по отношению к факторам влажности и кислотности субстрата) и эколого-ценотический анализ флоры, выявить таксоны, нуждающиеся в охране и редкие в Республике Коми. Настоящая статья продолжает серию публикаций по флоре печёночников заказника [4–8].

Материал и методика

Полевые работы проводились нами в июле 2012 г. Сбор материала осуществлялся детально-маршрутным методом, с акцентом на обследование наиболее экотипически разнообразных участков. Было выполнено 38 бриофлористических описаний в 9 основных пунктах на территории заказника и в ближайших окрестностях (рис. 1). Сборы проводили в растительных сообществах основных типов, а также в естественно и антропогенно нарушенных местообитаниях. Для

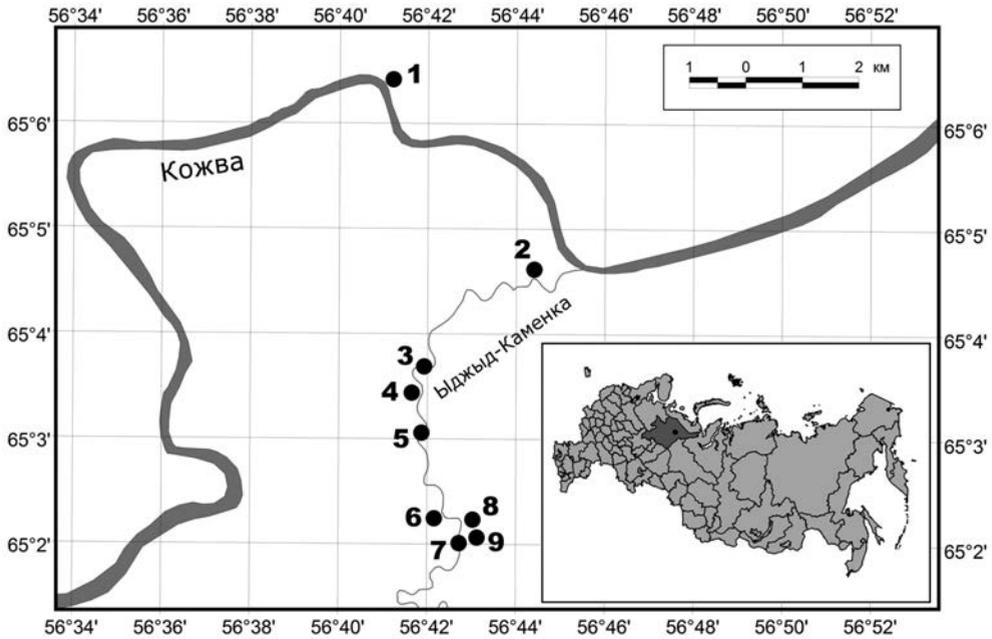


Рис. 1. Пункты сбора печёночников на территории исследования

этого закладывались пробные площади размером 10×10 м (в лесных сообществах 20×20 м), на которых выполняли сбор бриофитов. Всего нами изучено 310 образцов печёночников, которые хранятся в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO). Обработка коллекций и определение материалов проводились в лабораторных условиях с использованием общепринятых в бриологии (сравнительно-морфологического, анатомо-морфологического и др.) методов. При определении печёночников использовали отечественный определитель «Печеночные мхи Севера СССР» [9–13] и зарубежный “Illustrated Flora of Nordic Liverworts and Hornworts” [14]. Номенклатура таксонов в работе соответствует «Списку печёночников России» [15], с некоторыми изменениями [16, 17] Н. А. Константиновой. Географический анализ выполняли на основании классификации, предложенной в статье «Анализ ареалов печёночников севера Голарктики» [18]. Отнесение вида к той или иной экологической группе, выделенной по отношению к условиям увлажнения и характеру кислотности субстрата, осуществляли на основании данных, приводимых в работах Р. Н. Шлякова [9–13]. Анализ эколого-ценотической структуры флоры проводился на основе сравнительно-флористического метода, в частности путем выделения парциальных флор [19].

Для выявления сходства и различий ценофлор использован универсальный коэффициент Сьеренсена—Чекановского (K_{sc}). Вычисление коэффициента сходства и визуальное представление полученных результатов проводилось с помощью программного модуля «GRAPHS» [20].

Результаты и обсуждение

На территории геологического заказника «Скалы Каменки» и в его окрестностях выявлен 61 вид печёночников, один из которых представлен двумя подвидами. Они относятся к 2 классам, 7 порядкам, 22 семействам и 37 родам. Учитывая специфику природных условий и небольшие размеры территории, таксономическое разнообразие изученной флоры можно охарактеризовать как умеренное.

Почти все виды печёночников в исследованной флоре обычны и широко распространены на севере Голарктики. Находки нескольких таксонов представляют определенный интерес. Так, *Arnellia fennica*, *Heterogemma laxa*, *Lophoziopsis pellucida*, *Oleolophozia perssonii* и *Schistochilopsis hyperarctica* редки в регионе и включены в Красную книгу Республики Коми [21] с категорией «3» (редкий — таксоны с естественной малой численностью, встречающиеся на ограниченной территории или спорадически распространенные на значительных территориях, для выживания которых необходимы специальные меры охраны). *Oleolophozia perssonii* включена также в Красную книгу России с категорией «3в» (редкий вид, имеющий значительный ареал, в пределах которого встречается спорадически и имеет узкую экологическую нишу, а именно тяготеет в своем распространении к выходам известняков) [22]. Печёночники *Arnellia fennica*, *Cephaloziella elegans*, *Heterogemma laxa*, *Lophoziopsis pellucida* внесены в списки охраняемых мохообразных Европы с категориями «R» (редкий), «K» (недостаточно изученный), «RT» (находящийся под угрозой исчезновения в регионах) и «R» (редкий) соответственно [23]. *Jungermannia polaris*, *Moerckia flotoviana* и *Cephaloziella elegans*, *Cephaloziella arctogena* — недавно выявленные во флоре республики таксоны. Первые два найдены в окрестностях г. Воркута, а последние — в бассейне р. Илыч [24, 25]. Их распространение и экология требуют дальнейшего изучения. *Orthocaulis atlanticus* — сравнительно редко встречающийся амфиокеанический вид, ранее отмеченный лишь в Большеземельской тундре, в окрестностях стационара Юнь-Яга [26].

Таксономический анализ показал, что основу исследованной флоры формируют семь ведущих семейств (с числом видов выше среднего — 2,8): Scapaniaceae (26,2%), Anastrophyllaceae (9,8%), Cephaloziaceae (8,2%), Jungermanniaceae, Calypogeiaceae, Cephaloziellaceae (по 6,6%), Lophocoleaceae (4,9%). Они объединяют 20 родов и 42 вида, что составляет 68,9% всего видового состава. Следует отметить, что лидерование семейства Scapaniaceae характерно для флор печёночников севера Голарктики [27, 28]. В исследованной флоре насчитывается 11 одновидовых семейств (Aneuraceae, Arnelliaceae, Aytoniaceae, Blasiaceae, Calypogeiaceae, Cleveaceae, Conocephalaceae, Lepidoziaceae, Moerckiaceae, Myliaceae, Odontoschismataceae, Plagiochilaceae), на их долю приходится 18,0% всех видов. Монотипных семейств нет.

В родовом спектре лидируют (с числом видов выше среднего — 1,6): *Cephalozia* (8,2%), *Scapania*, *Calypogeia*, *Cephaloziella* (по 6,6%), *Leicolea*, *Lophozia*, *Lophoziopsis* (по 4,9%), *Barbilophozia*, *Lophocolea*, *Pellia*, *Ptilidium*, *Tritomaria* (по 3,3%). 12 ведущих родов включают 36 видов, что составляет 59,0% видового состава всей исследованной флоры. Монотипных родов три: *Arnellia*, *Oleolophozia*, *Schljakovia*. Одновидовых родов 25 (41,0% всей флоры). Большое число одновидовых родов указывает на молодость и миграционный характер исследованной флоры.

Географический анализ показал, что в исследованной флоре преобладают арктобореально-монтанные (45,9%) и бореальные (26,2%) виды, совокупная доля которых составляет 72,1%. Сравнительно много арктомонтанных печёночников (16,4%). Это в большинстве своем виды, произрастающие на скальных местообитаниях (*Arnellia fennica*, *Athalamia hyalina*, *Oleolophozia perssonii*, *Mannia pilosa*, *Scapania gymnostomophila*, *Tritomaria scitula*). Доля участия других географических элементов незначительна и составляет в общем 11,5% всех видов. Отмечено четыре космополитных вида (*Aneura pinguis*, *Blasia pusilla*, *Cephalozia bicuspidata*, *Marchantia polymorpha*), два арктических (*Lophoziaopsis pellucida*, *Schistochilopsis hyperarctica*) и один монтанный (*Leiocolea badensis*). Преобладание арктобореально-монтанных и бореальных видов хорошо согласуется с равнинным таежным характером исследованной территории. Альпийские черты флоры проявляются в высокой доле арктомонтанных и присутствии монтанных и арктических видов.

Большинство печёночников (86,9%) имеют обширные ареалы (циркумполярные и почти циркумполярные), что характерно для многих флор печёночников севера Голарктики [28]. Кроме того, выявлены виды с атлантическим (*Cephalozia loitlesbergeri*, *Heterogemma laxa*), европейско-сибирским (*Oleolophozia perssonii*), евразийско-североамериканским (*Moerckia flotoviana*), евразийско-гренландско-западноамериканским (*Cephalozia arctogena*), амфиокеаническим (*Orthocaulis atlanticus*), дизъюнктивным (*Cephalozia elegans*) типами ареала, а также один вид с неясным распространением (*Schistochilopsis hyperarctica*).

При анализе исследованной флоры по отношению к влажности субстрата установлено, что выявленные печёночники в большинстве своем предпочитают поселяться в местообитаниях с умеренным увлажнением. Среди них преобладают мезофиты (42,6%), гигромезофиты (21,3%) и мезогигрофиты (8,2%), в совокупности составляющие 72,1%. Сравнительно много гигрофитов (23,0%). Гигро-гидрофитов только два вида, а мезоксерофит один. В относительных величинах полученные данные соотносятся с общерегиональной тенденцией: количество видов печёночников постепенно возрастает с уменьшением обводненности среды, достигая пика в мезофитных условиях, далее снижается вплоть до почти полного их отсутствия — в ксерофитных.

По отношению к характеру кислотности субстрата большая часть видов (65,6%) выбирает для жизни места разной степени ацидофильности — это в основном гниющая древесина, торф, суглинистый и супесчаный грунт и т. п., что в целом характерно для флоры печёночников республики. В связи с присутствием в районе исследования кальцийсодержащих выходов горных пород значительна доля кальцефильных видов (24,6%). Также найдено два нейтрофильных и четыре индифферентных вида печёночников.

Большинство видов (83,6%) формируют репродуктивные структуры. Генеративные органы (андроцей, гинецей, спорогонии) обнаружены у 37 видов (60,7%), а органы вегетативного характера (выводковые почки) — у 29 видов (47,5%). Эти факты свидетельствуют о достаточно высокой степени биологической активности печёночников в исследуемом районе и, соответственно, позволяют охарактеризовать условия произрастания выявленных видов как благоприятные для процесса воспроизводства.

При анализе эколого-ценотической структуры флоры печёночников путем

группировки сходных по природным условиям обследованных участков нами выделено семь типов местообитаний (таблица): леса, скалы, осыпи, берега водоемов (реки, лесные ручьи, озера), болота, луга (пойменные), антропогенные местообитания (лесные дороги и нарушенные участки в поселениях).

Распределение видов печёночников геологического заказника «Скалы Каменки» и его окрестностей по основным типам местообитаний, лесным формациям и субстратам

Виды печёночников	Типы местообитаний							Лесные формации					Субстраты				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Aneura pinguis</i>	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Arnellia fennica</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Athalamia hyalina</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Barbilophozia barbata</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	+	—	+	+	—	—	—
<i>Barbilophozia hatcheri</i>	—	+	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	+	—	+	+	—
<i>Blasia pusilla</i>	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Calypogeia integristipula</i>	—	+	+	—	—	—	+	—	+	—	—	—	+	—	+	+	—
<i>Calypogeia muelleriana</i>	—	—	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>Calypogeia neesiana</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Calypogeia sphagnicola</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	—	+	+	—	—	+	+	—	+	—	+	—	+	—	—	+	—
<i>Cephalozia leucantha</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Cephalozia loitlesbergeri</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Cephalozia lunulifolia</i>	—	—	+	+	—	—	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—
<i>Cephalozia pleniceps</i>	—	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	—	+	—	+	+	+
<i>Cephaloziella arctogena</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>Cephaloziella elegans</i>	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Cephaloziella rubella</i>	—	+	—	+	—	+	+	+	+	—	—	—	+	+	+	+	+
<i>Cephaloziella spinigera</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Chiloscyphus pallescens</i>	—	+	+	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Cladopodiella fluitans</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Conocephalum conicum</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Crossocalyx hellerianus</i>	—	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Gymnocolea inflata</i>	—	—	—	+	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Heterogemma laxa</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Isopaches bicrenatus</i>	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Jungermannia polaris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Leiocolea badensis</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Leiocolea gillmanii</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Leiocolea heterocolpos</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Lepidozia reptans</i>	—	+	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>Lophocolea heterophylla</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—
<i>Lophocolea minor</i>	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	+	—	+	—	—
<i>Lophozia silvicola</i>	—	—	—	+	—	—	+	+	+	—	+	—	+	+	—	+	+
<i>Lophozia ventricosa</i>	—	—	+	+	—	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	+	+
<i>Lophozia wenzelii</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Lophoziopsis excisa</i>	+	+	—	—	—	+	+	+	—	—	+	—	+	—	+	+	+
<i>Lophoziopsis longidens</i>	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	+	+	—	—	—
<i>Lophoziopsis pellucida</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Mannia pilosa</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—

Виды печёночников	Типы местообитаний							Лесные формации					Субстраты				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Marchantia polymorpha</i> subsp. <i>ruderalis</i>	+	+	+	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—
<i>Moerckia flotoviana</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Mylia anomala</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Nardia geoscyphus</i>	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Oleolophozia perssonii</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Orthocaulis atlanticus</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Pellia endiviifolia</i>	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—
<i>Pellia neesiana</i>	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
<i>Plagiochila porelloides</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Plectocolea hyalina</i>	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
<i>Preissia quadrata</i>	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Ptilidium ciliare</i>	—	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	—	+	+	—	—	—	+	+	+	+	+	—	+	+	—	—	—
<i>Scapania curta</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Scapania</i> <i>gymnostomophila</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Scapania irrigua</i>	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—
<i>Scapania paludicola</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Schistochilopsis</i> <i>hyperarctica</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Schljakovia kunzeana</i>	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—	+	—	+	—	—	+	—
<i>Tritomaria exsectiformis</i>	—	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Tritomaria scitula</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—

Примечание. Типы местообитаний: 1 — скалы; 2 — осыпи; 3 — берега водоемов; 4 — болота; 5 — луга; 6 — антропогенные местообитания; 7 — леса. Лесные формации: 8 — смешанные леса; 9 — ельники; 10 — осинники; 11 — березняки; 12 — ивняки. Типы субстратов: 13 — гниющая древесина; 14 — комли деревьев; 15 — скально-каменистые; 16 — почвы; 17 — живые и отмершие мхи.

Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются лесные местообитания (рис. 2), в остальных видовое разнообразие почти в два раза ниже. Всего один вид найден на пойменном лугу.

Привязаны только к одному типу местообитаний 28 видов печёночников. Наиболее богаты специфическими таксонами болотные сообщества, здесь выявлено 10 видов: *Calypogeia neesiana*, *C. sphagnicola*, *Cephalozia loitlesbergeri*, *Cephaloziella spinigera*, *Cladopodiella fluitans*, *Heterogemma laxa*, *Lophozia wenzelii*, *Mylia anomala*, *Orthocaulis atlanticus*, *Scapania paludicola*. Это в основном типичные болотные печёночники. Восемь специфических видов выявлено в скальных местообитаниях: *Arnellia fennica*, *Athalamia hyalina*, *Leiocolea gillmanii*, *Lophoziopsis pellucida*, *Mannia pilosa*, *Oleolophozia perssonii*, *Schistochilopsis hyperarctica*, *Tritomaria scitula*. Это кальцефильные виды, тяготеющие к выходам известняков. В лесах отмечено 7 специфических видов: *Barbilophozia barbata*, *Cephaloziella arctogena*, *Cephaloziella elegans*, *Conocephalum conicum*, *Lophocolea heterophylla*, *Lophoziopsis longidens*, *Plagiochila porelloides*. Это в основном эпиксильные лесные печёночники. По одному специ-

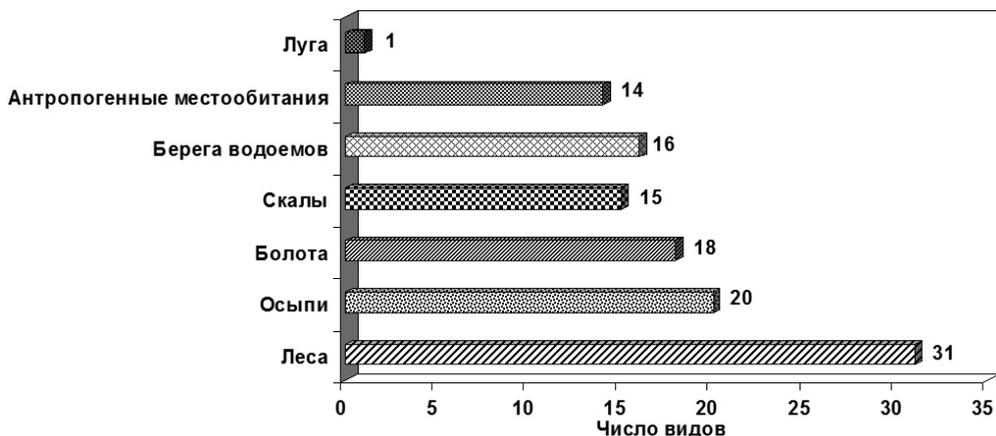


Рис. 2. Распределение видов печёночников по основным типам местообитаний

фическому виду выявлено на каменистых осыпях (*Moerckia flotoviana*), на берегах водоемов (*Cephalozia leucantha*) и на антропогенно нарушенных участках (*Scapania curta*).

В лесных сообществах печёночники встречаются в основном на гниющей древесине и комлевых участках деревьев. Это обычные лесные виды: *Barbilophozia barbata*, *Calypogeia integristipula*, *Cephalozia lunulifolia*, *Lepidozia reptans*, *Lophocolea heterophylla*, *Lophozia silvicola*, *Lophozia longidens*, *Schljakovia kunzeana*, *Ptilidium pulcherrimum* и др. На влажной почве поселяются *Chiloscyphus pallescens*, *Gymnocolea inflata*, *Marchantia polymorpha*, *Pellia neesiana*, *Plagiochila porelloides*, *Scapania irrigua*.

В болотных местообитаниях печёночники концентрируются на кочках. Здесь найдены характерные болотные виды: *Calypogeia sphagnicola*, *Cephalozia loitlesbergeri*, *Mylia anomala*, *Scapania paludicola*. В мочажинах среди сфагновых мхов отмечены также *Cephalozia spinigera*, *Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*, *Lophozia ventricosa* и др.

На осыпных склонах на камнях и в затенении между ними обычны: *Barbilophozia hatcheri*, *Leiocolea badensis*, *L. heterocolpos*, *Lophocolea minor*, *Lophozia excisa*, *Preissia quadrata*, *Ptilidium ciliare*, *Scapania gymnostomophila* и др. В основаниях осыпей в более влажных условиях встречаются: *Aneura pinguis*, *Cephalozia bicuspidata*, *Chiloscyphus pallescens*, *Marchantia polymorpha*, *Scapania gymnostomophila* и др. На поваленных гниющих деревьях, лежащих на склонах, обнаруживаются характерные для лесных сообществ эпиксилы: *Crossocalyx hellerianus*, *Lepidozia reptans*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Tritomaria exsectiformis*.

На скалах, в зависимости от экспозиции склона, видовой состав также варьирует соответственно градиенту влажности. На выходах известняков юго-западной и юго-восточной экспозиции отмечено 5 таксонов: *Leiocolea badensis*, *L. heterocolpos*, *Mannia pilosa*, *Preissia quadrata*, *Scapania gymnostomophila*; восточной — 3: *Athalamia hyalina*, *Leiocolea badensis*, *Scapania gymnostomophila*; северо-западной и северо-восточной — 12: *Arnellia fennica*, *Jungermannia polaris*, *Leiocolea badensis*, *L. gillmanii*, *Lophocolea minor*, *Lophozia pellucida*, *Marchantia polymorpha*, *Oleolophozia perssonii*, *Preissia quadrata*, *Scapania gymnostomophila*, *Schistochilopsis hyperarctica*, *Tritomaria scitula*. Как можно заметить, общими для скал разных экспозиций являются печё-

ночники *Leiocolea badensis* и *Scapania gymnostomophila*. Скалы северных экспозиций в силу особенностей микроклиматического режима отличаются наиболее высоким видовым разнообразием печёночников и специфичностью их состава.

По берегам рек обычны *Marchantia polymorpha* и *Pellia endiviifolia*. На слабо-задернованной почве откосов берегов рек и ручьев поселяются пионерные виды: *Aneura pinguis*, *Blasia pusilla*, *Cephalozia bicuspidata*, *Isopachtes bicrenatus*, *Nardia geoscyphus*, *Plectocolea hyalina* и др.

По обочинам лесных дорог и придорожным склонам произрастают: *Barbilophozia hatcheri*, *Blasia pusilla*, *Cephalozia bicuspidata*, *Cephaloziella rubella*, *Lophozia ventricosa*, *Lophoziopsis excisa*, *Nardia geoscyphus*, *Scapania curta*, *S. irrigua* и др. На территории поселка на нарушенных почвенных участках найдены *Aneura pinguis* и *Marchantia polymorpha*.

На пойменном лугу на почве обнаружен только один вид печёночников — *Pellia neesiana*.

Оценка общности видового состава выделенных парциальных флор при использовании коэффициента общности видового состава Сьеренсена—Чекановского (K_{sc}) показала, что наибольшим сходством характеризуются осыпи и леса ($K_{sc} = 54$) (рис. 3).

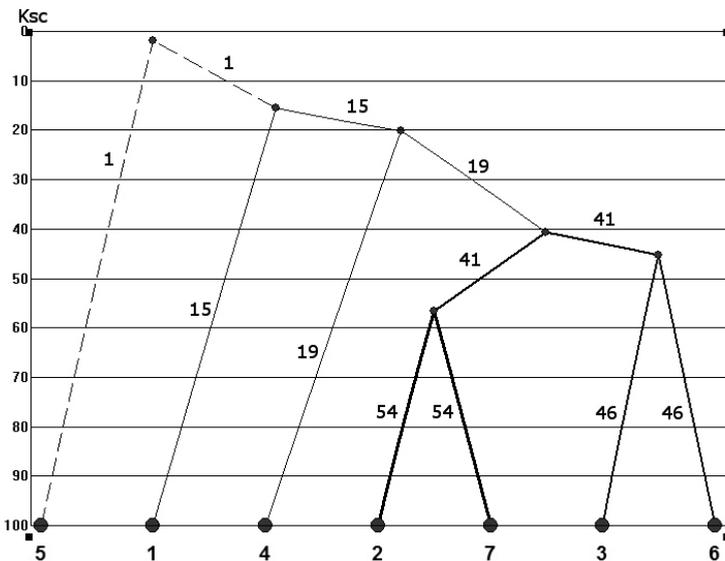


Рис. 3. Дендрограмма, отражающая степень сходства видового состава групп печёночников основных типов местообитаний:

1 — скалы; 2 — осыпи; 3 — берега водоемов; 4 — болота; 5 — луга; 6 — антропогенные местообитания; 7 — леса.

Это обусловлено тем, что осыпные склоны на территории исследования преимущественно облесены хвойно-мелколиственными сообществами и, следовательно, здесь находят подходящие для себя местообитания как обычные лесные виды, поселяющиеся на гниющей древесине, так и печёночники, тяготеющие к каменистым известьсодержащим субстратам. Подверженные эрозионным процессам сла-

бо задернованные берега водоемов и нарушенные в ходе хозяйственной деятельности человека участки также оказались близки по видовому составу ($K_{sc} = 46$). Для этих местообитаний характерно сходное сочетание микроклиматических условий (значительная подвижность субстратов, невысокий уровень конкуренции со стороны сосудистых растений), что во многом способствует формированию определенного набора видов. Парциальные флоры лугов, скал и болот в силу высокой специфичности их видового состава характеризуются значительной обособленностью (соответственно $K_{sc} = 1$, $K_{sc} = 15$, $K_{sc} = 19$).

Среди лесных местообитаний на первое место по уровню видового разнообразия выходят еловые леса, где выявлено 20 видов печёночников (рис. 4, таблица).

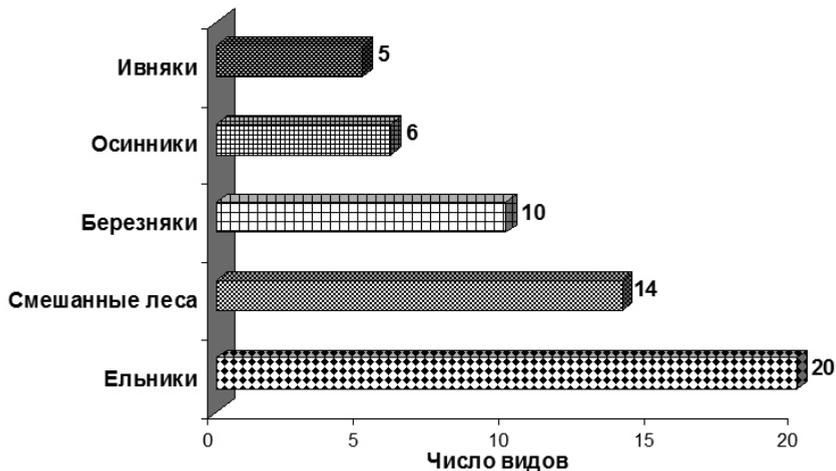


Рис. 4. Распределение видов печёночников по основным лесным формациям

В смешанных хвойно-мелколиственных и березовых лесах печёночников почти в два раза меньше (14 и 10 видов соответственно). Совсем бедно печёночники представлены в осинниках и ивняках (6 и 5 видов соответственно).

Наиболее близки по видовому составу парциальные флоры еловых и смешанных лесов, образующие четко выделяющуюся группу на уровне связи $K_{sc} = 52$ (рис. 5). Высокое сходство во многом обусловлено тем, что в смешанных лесах значительна примесь хвойных пород, в частности ели и сосны, а в ельниках почти всегда можно найти деревья лиственных пород (береза, осина). Таким образом, смешанный лес, представляющий собой ту или иную стадию в сукцессии хвойного леса, закономерно близок последнему по набору видов. Березняки и осинники в силу характерного для них невысокого разнообразия печёночников примыкают к группе смешанных и еловых лесов соответственно на уровнях связей $K_{sc} = 32$ и $K_{sc} = 39$. Ивняки характеризуются значительной обособленностью ($K_{sc} = 5$).

Все разнообразные субстраты, на которых были отмечены печёночники на территории заказника и в его окрестностях, были разделены нами на следующие основные группы: комли деревьев, гниющая древесина, сформированные и нарушенные почвы, скально-каменистые субстраты, живые и отмершие мхи (таблица). Как видно из диаграммы (рис. 6), больше всего видов предпочитает поселяться на почве,

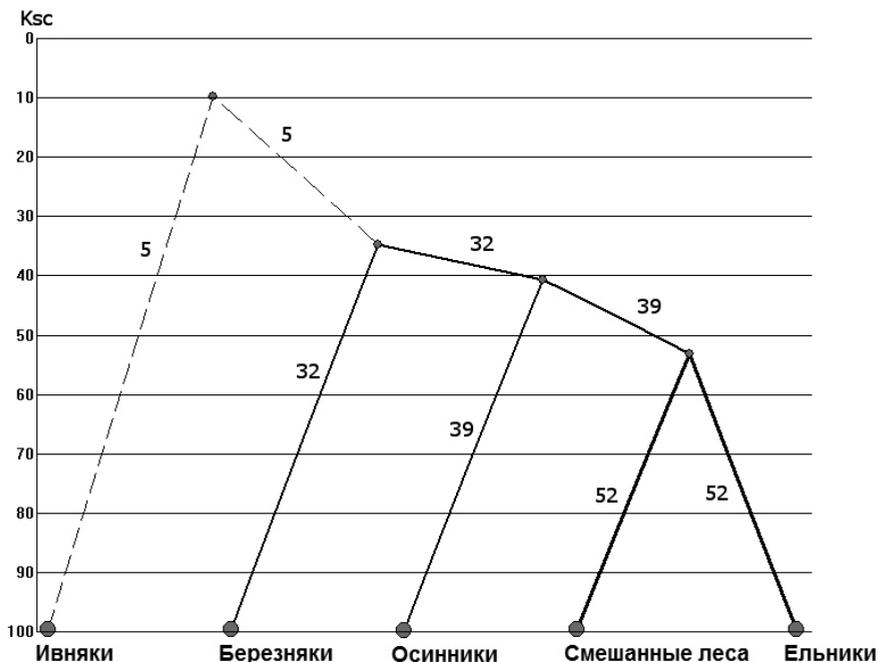


Рис. 5. Дендрограмма, отражающая степень сходства видового состава групп печёночников основных лесных формаций

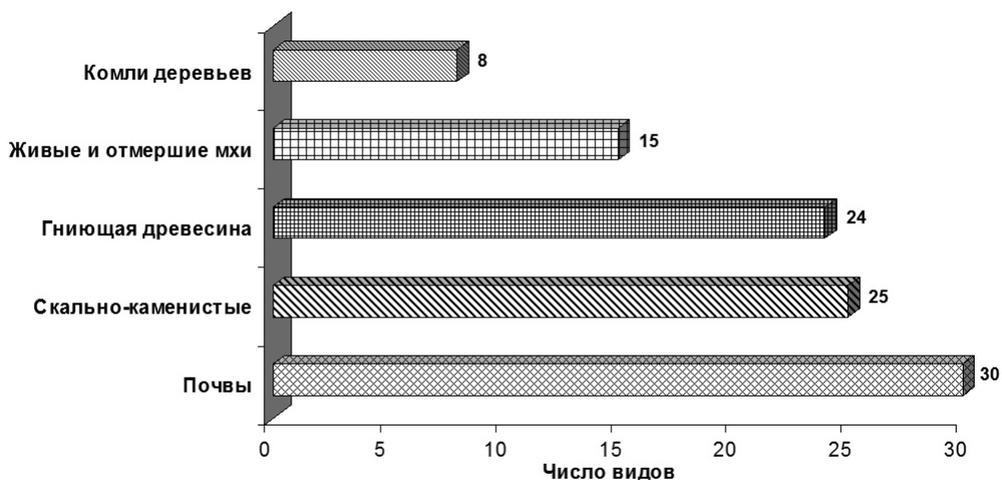


Рис. 6. Распределение видов печёночников по основным типам субстратов

чуть меньше на скально-каменистых субстратах и гниющей древесине. Меньше всего видов произрастает в основании стволов живых деревьев.

Привязаны только к одному типу субстрата 36 видов печёночников. Наиболее богаты специфическими таксонами скально-каменистые субстраты, здесь выявлено 12 видов. Это в основном кальцефильные виды, характерные для выходов кальцийсодержащих пород (скалы и осыпи): *Arnellia fennica*, *Athalamia hyalina*,

Jungermannia polaris, *Leiocolea badensis*, *L. gillmanii*, *Lophoziaopsis pellucida*, *Mannia pilosa*, *Moerckia flotoviana*, *Oleolophozia perssonii*, *Preissia quadrata*, *Schistochilopsis hyperarctica*, *Tritomaria scitula*. На почве встречено 11 специфических видов. Это в большинстве своем печёночники, предпочитающие поселяться на слабо задернованных нарушенных почвах: *Blasia pusilla*, *Cephalozia leucantha*, *Conocepalum conicum*, *Isoetes bicrenatus*, *Nardia geoscyphus*, *Pellia neesiana*, *Plagiochila porelloides*, *Plectocolea hyalina*, *Scapania curta*, *S. irrigua*, *S. paludicola*. На живых и отмерших мхах выявлено 8 специфических видов: *Calypogeia sphagnicola*, *Cephalozia loitlesbergeri*, *Cephaloziella spinigera*, *Cladopodiella fluitans*, *Heterogemma laxa*, *Lophozia wenzelii*, *Mylia anomala*, *Orthocaulis atlanticus*. Это в основном виды, встречающиеся среди сфагновых мхов на болотах. На гниющей древесине найдено 4 специфических вида: *Calypogeia neesiana*, *Cephaloziella arctogena*, *Crossocalyx hellerianus*, *Tritomaria exsectiformis*. Только на комлях деревьев отмечен *Cephaloziella elegans*.

Заключение

Подводя итог, можно отметить то, что флора печёночников геологического заказника «Скалы Каменки» и его окрестностей, несмотря на умеренное видовое разнообразие, содержит своеобразный комплекс скальных видов, включающий редких представителей, охраняемых как в Республике Коми, так и в России в целом и в Европе [29].

Структуру исследованной флоры можно охарактеризовать как бореальную, с альпийскими чертами, что вполне соответствует расположению территории исследования в бореальной зоне в пределах Печорской гряды. Кроме того, она обладает чертами, сближающими ее с другими флорами печёночников как Европейского севера, так и севера Голарктики в целом [27, 28, 30].

Особенности изученной флоры ярко проявляются в присутствии большого числа кальцефильных видов, что, несомненно, обусловлено широким распространением на территории исследования скальных выходов и осыпей кальцийсодержащих пород, характеризующихся различными экспозициями и гранулометрическим составом. Как и следовало ожидать, высоким уровнем специфичности видового состава печёночников характеризуются болотные, скальные и лесные местообитания, что определяется концентрацией специфических для этих биотопов таксонов.

Как и в других флорах таежной зоны республики [30], наибольшее таксономическое разнообразие печёночников представлено в лесных местообитаниях. По видовому составу им наиболее близки облесенные осыпные склоны. Также значительной общностью видового состава характеризуются эродирующие берега водоемов и антропогенно нарушенные участки. Среди лесных формаций по видовому разнообразию печёночников лидируют еловые леса. Наиболее близки им смешанные лесные сообщества.

* * *

Автор благодарен Ю. А. Дубровскому и Е. С. Кузьминой за помощь в переводе аннотации к статье на английский язык.

Литература

1. Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.
2. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: Наука, 1989. 64 с.
3. Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 1993. Ч. 1. 190 с.
4. Дулин М. В. Новые находки печёночников в Республике Коми. 5 // Новые бриологические находки. 2. Arctoa. 2013. № 22. С. 242–244.
5. Dulin M. V., Philippov D. A. *Oleophozia perssonii* (H. Buch & S. W. Arnell) L. Söderstr. // New national and regional bryophyte records, 35. J. Bryology. 2013. Vol. 35, N 2. P. 134–135.
6. Dulin M. V. *Schistochilopsis hyperarctica* (R. M. Schust.) Konstant. // New national and regional bryophyte records, 35. J. Bryology. 2013. Vol. 35, N 2. P. 135–136.
7. Dulin M. V. *Lophoziaopsis pellucida* (R. M. Schust.) Konstant. & Vilnet // New national and regional bryophyte records, 37. J. Bryology. 2013. Vol. 35, N 4. P. 298.
8. Dulin M. V. Liverworts of the geological reserve «Skaly Kamenky» (the Komi Republic) // Arctoa. 2014. N 23. P. 61–71.
9. Шляков Р. Н. Печеночные мхи севера СССР. Вып. 1. Антоцеротовые; печёночники: гапломитриевые-мещгериевые. Л., 1976. 91 с.
10. Шляков Р. Н. Печеночные мхи севера СССР. Вып. 2. Печёночники: гербертовые-геокаликсовые. Л., 1979. 191 с.
11. Шляков Р. Н. Печеночные мхи севера СССР. Вып. 3. Печёночники: лофозиевые, мезоптихиевые. Л., 1980. 188 с.
12. Шляков Р. Н. Печеночные мхи севера СССР. Вып. 4. Печёночники: юнгерманниевые-скапаниевые. Л., 1981. 220 с.
13. Шляков Р. Н. Печеночные мхи севера СССР. Вып. 5. Печёночники: Лофоколеевые-риччиевые. Л., 1982. 195 с.
14. Damsholt K. Illustrated Flora of Nordic Liverworts and Hornworts. Lund, 2002. 840 p.
15. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia / Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andrejeva E. N., Bezgodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Yu. S. // Arctoa. 2009. N 18. P. 1–64.
16. Söderström L., De Roo R., Hedderon T. Taxonomic novelties resulting from recent reclassification of the Lophoziaaceae/Scapaniaceae clade // Phytotaxa. 2010. Vol. 3. P. 47–53.
17. Vilnet A. A., Konstantinova N. A., Troitsky A. V. Molecular insight on phylogeny and systematics of the Lophoziaaceae, Scapaniaceae, Gymnomitriaceae and Jungermanniaceae // Arctoa. 2010. N 19. P. 31–50.
18. Константинова Н. А. Анализ ареалов печёночников севера Голарктики // Arctoa. 2000. № 9. С. 29–94.
19. Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные термины и понятия флористики. Пермь, 1991. 80 с.
20. Новаковский А. Б. Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPHS». Сыктывкар, 2004. 28 с.
21. Красная книга Республики Коми / под ред. А. И. Таскаева. Сыктывкар, 2009. 791 с.
22. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / под ред. Ю. П. Трутнева и др. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 855 с.
23. Schumacker R., Matriny P. H. Threatened bryophytes in Europe in Macaronesia // Red Data book of European bryophytes. Part. 2 / European Committee for the Conservation of Bryophytes. Trondheim, 1995. P. 29–193.
24. Дулин М. В. Печёночники окрестностей г. Воркута (Республика Коми) // Биоразнообразии экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: Докл. II Всерос. науч. конф. (Сыктывкар, Россия, 3–7 июня 2013 г.). Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2013. С. 177–184.
25. Dulin M. V. Liverworts of the Ilych river valley (the Komi Republic) // Arctoa. 2013. N 22. P. 35–40.
26. Железнова Г. В. Бриофлора юго-восточной части Большеземельской тундры // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Тр. Коми филиала АН СССР № 49. Сыктывкар, 1982. С. 95–108.
27. Константинова Н. А. Особенности таксономической структуры и сравнительная характеристика некоторых флор печёночников Севера // Проблемы бриологии в СССР. Л.: Наука, 1989. С. 126–142.
28. Константинова Н. А. Основные черты флор печёночников севера Голарктики (на примере сравнительного анализа флоры печёночников Мурманской области): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1998. 35 с.
29. Dulin M. V. Rare liverworts in the Komi Republic (Russia) // Folia Cryptog. Estonica. 2008. Fasc. 44. P. 23–33.

30. Дулин М. В. Печёночники среднетаежной зоны Европейского Северо-Востока России. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 195 с.

References

1. *Atlas Komi ASSR*. Moscow, 1964. 112 p. (In Russian)
2. *Geobotanicheskoe raionirovanie Nechernozem'ia evropeiskoi chasti RSFSR* [Geobotanical zoning of the non-humus European part of the RSFSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1989. 64 p. (In Russian)
3. *Kadastr okhraniaemykh prirodnykh territorii Respubliki Komi* [The cadaster of protected natural territories of the Republic of Komi]. Syktyvkar, 1993. Ch. 1. 190 p. (In Russian)
4. Dulin M. V. Novye nakhodki pechenochnikov v Respublike Komi. 5 [New findings of liverworts in Komi Republic. 5]. *Novye briologi-cheskie nakhodki. 2. Arctoa* [New Bryological Records], 2013, no. 22, pp. 242–244. (In Russian)
5. Dulin M. V., Philippov D. A. *Oleolophozia perssonii* (H. Buch & S. W. Arnell) L. Söderstr. *New national and regional bryophyte records*, 35. *J. Bryology*, 2013, vol. 35, no. 2, pp. 134–135.
6. Dulin M. V. *Schistochilopsis hyperarctica* (R. M. Schust.) Konstant. *New national and regional bryophyte records*, 35. *J. Bryology*, 2013, vol. 35, no. 2, pp. 135–136.
7. Dulin M. V. *Lophoziaopsis pellucida* (R. M. Schust.) Konstant. & Vilnet. *New national and regional bryophyte records*, 37. *J. Bryology*, 2013, vol. 35, no. 4, pp. 298.
8. Dulin M. V. Liverworts of the geological reserve «Skaly Kamenky» (the Komi Republic). *Arctoa*, 2014, no. 23, pp. 61–71.
9. Shliakov R. N. *Pechenochnye mkhi Severa SSSR. Vyp. 1. Antotserotovy; pechenochniki: gaplomitrievye-metsgerievye* [Hepaticae of the North of the USSR. 1. Antocerotae; Hepaticae: Haplomitriaceae-Metzgeriaceae]. Leningrad, Nauka Publ., 1976. 91 p. (In Russian)
10. Shliakov R. N. *Pechenochnye mkhi Severa SSSR. Vyp. 2. Pechenochniki: gerbertovyie-geokaliksovyie* [Hepaticae of the North of the USSR. 2. Herbertaceae-Geocalycaceae]. Leningrad, Nauka Publ., 1979. 191 p. (In Russian)
11. Shliakov R. N. *Pechenochnye mkhi Severa SSSR. Vyp. 3. Pechenochniki: lofoziievye, mezoptikhievye* [Hepaticae of the North of the USSR. 3. Lophoziaaceae, Mesoptychiaceae]. Leningrad, Nauka Publ., 1980. 188 p. (In Russian)
12. Shliakov R. N. *Pechenochnye mkhi severa SSSR. Vyp. 4. Pechenochniki: iungermannievye-skapanievye* [Hepaticae of the North of the USSR. 4. Jungermanniaceae-Scapaniaceae]. Leningrad, Nauka Publ., 1981. 220 p. (In Russian)
13. Shliakov R. N. *Pechenochnye mkhi severa SSSR. Vyp. 5. Pechenochniki: Lofokoleievye-richchievyie* [Liverworts of the North of the USSR. 5. Lophocoleaceae-Ricciaceae]. Leningrad, Nauka Publ., 1982. 195 p. (In Russian)
14. Damsholt K. *Illustrated Flora of Nordic Liverworts and Hornworts*. Lund, 2002. 840 p.
15. Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andrejeva E. N., Bezgodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Yu. S. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia. *Arctoa*, 2009, no. 18, pp. 1–64.
16. Söderström L., De Roo R., Hedderson T. Taxonomic novelties resulting from recent reclassification of the Lophoziaaceae/Scapaniaceae clade. *Phytotaxa*, 2010, vol. 3, pp. 47–53.
17. Vilnet A. A., Konstantinova N. A., Troitsky A. V. Molecular insight on phylogeny and systematics of the Lophoziaaceae, Scapaniaceae, Gymnomitriaceae and Jungermanniaceae. *Arctoa*, 2010, no. 19, pp. 31–50.
18. Konstantinova N. A. Analiz arealov pechenochnikov severa Golarktiki [Analysis of the areas of liverworts in North Holarctic]. *Arctoa*, 2000, no. 9, pp. 29–94. (In Russian)
19. Iurtsev B. A., Kamelin R. V. *Osnovnye terminy i poniatia floristiki* [Basic terms and concepts of floristics]. Perm, 1991. 80 p. (In Russian)
20. Novakovskii A. B. *Vozmozhnosti i printsipy raboty programmogo modulia «GRAPHS»* [Features and principles of operation of software module “GRAPHS”]. Syktyvkar, 2004. 28 p. (In Russian)
21. *Krasnaia kniga Respubliki Komi* [The Red Book of the Republic of Komi]. Ed. by A. I. Taskaev. Syktyvkar, 2009. 791 p. (In Russian)
22. *Krasnaia kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniia i griby)* [The Red Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. Eds Iu. P. Trutneva et al. Moscow, Association of Scientific Publications, 2009. 855 p. (In Russian)
23. Schumacker R., Matriny P. H. Threatened bryophytes in Europe in Macaronesia. *Red Data book of European bryophytes. Part. 2* European Committee for the Conservation of Bryophytes. Trondheim, 1995, pp. 29–193.

24. Dulin M. V. Pechenochniki okrestnostei g. Vorkuta (Respublika Komi) [Liverworts from neighborhoods of Vorkuta (Komi Republic)]. *Bioraznoobrazie ekosistem Krainego Severa: inventarizatsiia, monitoring, ohrana: Dokl. II Vseros. nauch. konf. (Syktyvkar, Rossiia, 3–7 iunia 2013 g.)* [Biodiversity of ecosystems of the Far North: inventory, monitoring, protection. Reports of the II All-Russian scientific. Conf. (Syktyvkar, Russia, June 3-7, 2013)]. Syktyvkar, Institute of Biology Komi Science Centre Ural branch of RAS Publ., 2013, pp. 177–184. (In Russian)
25. Dulin M. V. *Liverworts of the Ilych river valley (the Komi Republic)*. Arctoa, 2013, no. 22, pp. 35–40.
26. Zheleznova G. V. Bryoflora iugo-vostochnoi chasti Bol'shezemel'skoi tundry [Bryoflora of the southeastern part of Bolshezemelskaya tundra]. *Sporovye rastiinii tundrovykh biogeotsenozov. Tr. Komi filiala AN SSSR № 49 [Spore-producing plants of the tundra biogeocenosis. Proceedings of Komi Branch of the USSR Academy of Science No 49]*. Syktyvkar, 1982, pp. 95–108. (In Russian)
27. Konstantinova N. A. Osobennosti taksonomicheskoi struktury i sravnitel'naia kharakteristika nekotorykh flor pechenochnikov Severa [Features of taxonomic structure and comparative characteristic of some Northern liverwort floras]. *Problemy briologii v SSSR [Problems of bryology in the USSR]*. Leningrad, Nauka Publ., 1989, pp. 126–142. (In Russian)
28. Konstantinova N. A. *Osnovnye cherty flor pechenochnikov severa Golarktiki (na primere sravnitel'nogo analiza flory pechenochnikov Murmanskoi oblasti): authoref. dis. dokt. biol. nauk [The main features of the liverwort floras in northern Holarctic (exemplified by comparative analysis of liverwort flora of the Murmansk region). Thesis of Dr. biol. sci. diss.]*. Moscow, 1998. 35 p. (In Russian)
29. Dulin M. V. Rare liverworts in the Komi Republic (Russia). *Folia Cryptog. Estonica*, 2008, fasc. 44, pp. 23–33.
30. Dulin M. V. *Pechenochniki srednetaezhnoi zony Evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii [Liverworts of medium taiga zone of the European North-East of Russia]*. Ekaterinburg, Ural Branch of RAS Publ., 2007. 195 p. (In Russian)

Статья поступила в редакцию 28 апреля, принята 18 июня 2015 г.

Сведения об авторе:

Дулин Михаил Владимирович — кандидат биологических наук

Dulin M. V. — Ph.D.