

УДК 582.33 (470.21)

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПЕЧЕНОЧНИКОВ В ЛЕСАХ ЛАПЛАНДСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (Мурманская область)*

© 2013 г. Е. А. Боровичев^{1,2}, Н. Е. Королева¹

¹Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина Кольского НЦ РАН

²Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН

184209 Мурманская область, Апатиты, ул. Ферсмана, 18а

E-mail: borovichyok@mai.ru; flora012011@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.06.2012 г.

Выполнена инвентаризация и эколого-ценотический анализ флоры печеночников лесных экосистем Лапландского заповедника. В результате выявлено 98 видов, что составляет около 60% от совокупной гепатикофлоры заповедника. При помощи кластерного анализа выделено 6 объединенных парциальных флор печеночников, рассмотрен их состав. Меньше всего печеночников насчитывается в основных лесах на бедных, сильно дренированных почвах (15 видов), наиболее богаты печеночниками пойменные еловые и березово-еловые леса (88 видов).

Печеночники, местообитание, Лапландский заповедник, парциальные флоры, ценофлоры лесов.

Печеночники (Marchantiophyta) – самостоятельный отдел царства растений, который долгое время вместе со мхами и антоцеротовыми на основании преобладания в жизненном цикле полового поколения рассматривали в рамках единого отдела мохообразные (Bryophyta). Но, согласно последним представлениям, эти три группы эволюционно обособлены друг от друга [20], а преобладание гаметофита в течение жизни – всего лишь пример конвергентной эволюции. Все мохообразные, и печеночники в частности, являются постоянным компонентом лесных фитоценозов, хотя в основном имеют рассеянное распространение в сообществах. Несмотря на то, что разнообразие печеночников, особенно в северотаежных экосистемах, довольно высоко, их роль и ценотическая значимость часто недооцениваются. Между тем, для оценки биоразнообразия лесов, поиска и выделения участков высокой биологической ценности, планирования природоохранных мер учет состава печеночников, как и других мохообразных, наряду с сосудистыми растениями и грибами необходим [6, 10, 12]. К тому же,

экологический анализ бриофлор и выделение эколого-ценотических групп может помочь при выявлении разнообразия различных типов леса. В настоящее время не существует единого подхода к проведению эколого-ценотического анализа мохообразных. Цель статьи – предложить подход к подобному анализу через изучение распределения печеночников по лесным биотопам.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Лапландский заповедник – один из крупнейших в Европе, его площадь составляет 278435 га [18]. Территория заповедника в ландшафтном отношении входит в состав Кольского северного района Карельской провинции Северо-Запада России [7]. Рельеф характеризуется чередованием озерных котловин, речных долин, всхолмленных равнин с обилием низких (до 120 м относительной высоты) скальных гряд и небольших по площади горных поднятий с высотами 600–1114 м над ур. моря, где выражена вертикальная поясность: к нижним частям склонов приурочен горно-лесной пояс, затем идет пояс березовых криволесий, к вершинам – горно-тундровый пояс. Леса составляют более половины площади заповедника, большая часть его равнинной территории покрыта основными лесами и болотами [5, 25].

* Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (12-04-01476, 12-04-31506) и подпрограммы “Биоразнообразие” программы Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов”.

Материалом для статьи послужили сборы печеночников, выполненные в вегетационные сезоны 2004–2011 гг. маршрутным методом на территории горных массивов Лапландского заповедника: Сальные тундры, Чуна-тундра, Монче-тундра, Нявка-тундра (рисунок). Географические координаты мест сборов определялись с помощью спутникового навигатора GPS, в точках сборов оценивали обилие, субстратную и высотную-поясную приуроченность, генеративное состояние, учитывали виды-спутники, проводили описания местообитаний видов. При типизации лесных сообществ использовали признаки растительности и экотопа, наиболее важные для печеночников.

Анализ эколого-ценотической структуры печеночников проводился на основе сравнительно-флористического метода, в частности, в процессе выделения парциальных флор. Под парциальной флорой понимается совокупность видов экотопа (естественного контура); для ее обозначения используют название либо экотопа, либо сообщества [22]. Совокупность видов печеночников всех местообитаний и микроместообитаний [2] фитоценоза/экотопа рассматривается как гепатикофлора лесного фитоценоза. При этом **биотоп** печеночников имеет ценотическую размерность и совпадает с фитоценозом [10, 11], а местообитание представляет собой участок фитоценоза со специфическими экотопическими условиями. Совокупность видов печеночников в однотипных лесных фитоценозах является парциальной гепатикофлорой (ПГФ), которая включает различные субстратные группы, например, эпигеиды, эпибиофиты, эпиксилы, эпилиты, и т.д.

Совокупности печеночников в группах фитоценозов/экотопов, полученные в результате кластеризации, мы рассматриваем как объединенную парциальную гепатикофлору (ОПФ). Для объединения парциальных гепатикофлор в ОПФ использован программный модуль "GRAPHS" [15], разработанный для ускорения обработки геоботанических описаний при классификации растительности и визуального представления результатов в виде графов. Был применен качественный коэффициент Серенсена – Чекановского, метод среднего расстояния [19]. Названия видов печеночников приводятся в соответствии с последним списком печеночников России [24], листостебельные мхи, лишайники и сосудистые растения даны согласно наиболее свежим сводкам [16, 23, 27]. Все собранные образцы хранятся в Гербарии Полярно-альпийского ботанического сада-института (КРАБГ).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика типов лесных сообществ

Лесные сообщества (биотопы) Лапландского заповедника на основании состава и структуры растительности и признаков местообитания отнесены нами к 37 типам, часть из которых совпадает с уже описанными на Кольском полуострове синтаксонами [1, 3, 13, 14, 17, 21, 26], некоторые представляют собой их экологические варианты, переходы между двумя типами сообществ либо динамические стадии. Ниже приведена краткая характеристика ОПФ лесных типов биотопов заповедника (название типа выделено подчеркиванием), объединенных в **группы** (название ОПФ группы лесных типов выделено полужирным шрифтом) на основании свойств эдафотопы и характера увлажнения. В случае, если существуют валидно опубликованные названия типа, то наиболее раннее приводится в качестве синонима типа растительного сообщества (типа леса) в авторском написании.

I. ОПФ лишайниковых сосняков объединяет печеночники в **сосновых лесах на сильно дренированных почвах**. Здесь выделено 4 типа биотопов, из них сосняки кладониевые (*Pinetum cladinosum* [3]) – один из наиболее распространенных типов леса в заповеднике, занимают пологие участки склонов и плоские вершины невысоких холмов; для них характерно абсолютное преобладание в напочвенном покрове лишайников рода *Cladonia*, а также *Cetraria islandica*. Сосняки кладониевые зеленомошные (*Pinetum hylocomioso-cladinosum* [13]) и сосняки лишайниковые кустарничковые (*Pinetum cladinosum* [3]) различаются по покрытию видов кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, иногда *Calluna vulgaris*) и мохового яруса. Участки сосняков кустарничково-лишайниковых приручьевых расположены у водотоков и наиболее богаты подходящими для печеночников местообитаниями. Сосняки лишайниковые скальные (*Pinetum petraeum* [1]) распространены на выходах коренных пород, слабо перекрытых элювием. ОПФ группы лишайниковых сосняков включает пять самых маловидовых ПГФ (таблица; в среднем в группе 9 видов, всего 15 видов). Здесь нет многих видов печеночников, присутствующих в остальных группах. В частности, в сухих сосняках не встречаются *Barbilophozia hatcheri*, *Lophozia ventricosa* и *Schljakovia kunzeana*, которые обычны и могут преобладать в напочвенном покрове в других типах лесов. Чаще всего в напочвенном покрове встречаются *Barbilophozia lycopodioides*, *Ptilidium ciliare*, *Isopaches bicrenatus*.

Таблица. Виды лесных объединенных парциальных флор (ОПФ) печеночников Лапландского заповедника

Показатель	ОПФ						общее число видов
	I	II	III	IV	V	VI	
общее число видов	15	34	35	50	88	54	
среднее число видов в ПФ	9	13	19	28	44	37	
В основном виды эпиксильного комплекса¹							
<i>Cephalozia lunulifolia</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>Cephaloziella rubella</i> **		+			+	+	+
<i>Crossocalyx hellerianus</i> **	–	–	–	–	+	+	+
<i>Lophozia ascendens</i> **	–	–	–	–	+	–	+
<i>Metzgeria furcata</i> **	–	–	–	–	+	–	+
<i>Calypogeia suecica</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Lophozia guttulata</i>	+	–	+	+	+	+	+
<i>Lophoziopsis longidens</i>	–	–	+	+	+	+	+
<i>Nowellia curvifolia</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Radula complanata</i> **	–	–	–	+	+	–	+
<i>Riccardia palmata</i> **	–	–	–	–	+	+	+
<i>Scapania umbrosa</i> **	–	–	–	–	+	–	+
<i>S. apiculata</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Schistochilopsis incisa</i>	–	–	+	+	+	+	+
<i>Tritomaria exsectiformis</i> **	–	–	–	–	+	–	+
В основном виды эпигейдного комплекса							
а. Виды лесной подстилки и оснований субстратов							
<i>Barbilophozia barbata</i>	–	+	–	+	+	–	+
<i>Lophozia ventricosa</i> var. <i>longiflora</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>Neoorthocaulis attenuatus</i>	–	–	–	–	+	+	+
<i>N. floerkei</i>	–	+	–	+	+	+	+
<i>Obtusifolium obtusum</i>	–	–	+	+	+	+	+
<i>Plagiochila porelloides</i>	–	–	–	–	+	–	+
б. Виды троп, влажных почвенных обнажений и опада							
<i>Blasia pusilla</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Calypogeia integristipula</i>	+	+	+	+	+	–	+
<i>C. neesiana</i>	–	–	+	+	+	+	+
<i>Cephalozia pleniceps</i>	–	–	–	+	+	–	+
<i>Cephaloziella divaricata</i>	+	–	+	+	+	–	+
<i>Diplophyllum obtusifolium</i>	–	–	–	+	–	–	+
<i>Liochlaena lanceolata</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Lophocolea minor</i>	–	–	–	+	+	–	+
<i>Lophoziopsis excisa</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Marchantia polymorpha</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>Nardia breidlerii</i> *	–	–	–	+	+	–	+
<i>N. geoscyphus</i>	+	–	+	+	+	+	+
<i>N. japonica</i> **	–	–	–	+	–	–	+
<i>N. scalaris</i>	+	–	+	+	+	–	+
<i>Pellia neesiana</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>Riccardia chamaedryfolia</i>	–	–	–	+	+	–	+
<i>R. multifida</i> **	–	–	–	–	+	–	+
<i>Scapania curta</i>	–	+	+	+	+	–	+
<i>S. mucronata</i>	–	–	+	+	+	+	+
<i>S. parvifolia</i>	+	–	–	+	–	+	+

Таблица (продолжение)

Показатель	ОПФ						общее число видов
	I	II	III	IV	V	VI	
общее число видов	15	34	35	50	88	54	
среднее число видов в ПФ	9	13	19	28	44	37	
<i>S. scandica</i>	–	+	–	+	+	–	+
<i>Solenostoma caespiticium</i>	–	–	+	–	–	–	+
<i>S. confertissimum</i>	–	–	+	+	–	+	+
<i>S. sphaerocarpum</i>	+	–	+	+	+	–	+
В основном виды камней и мелкозема							
<i>Diplophyllum taxifolium</i>	–	+	+	+	+	–	+
<i>Gymnomitrium concinnatum</i>	+	–	+	+	+	–	+
<i>Pleurocladula albescens</i>	–	–	+	+	+	–	+
<i>Porella cordaeana**</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Protolophozia elongata*</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Pseudolophozia sudetica</i>	–	–	–	+	+	+	+
<i>Scapania lingulata</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>S. praetervisa</i>	–	–	–	+	–	+	+
<i>Tetralophozia setiformis</i>	+	+	+	+	+	–	+
Виды обводненных участков (мочажин)							
<i>Cladopodiella fluitans</i>	–	+	–	–	+	+	+
<i>Gymnocolea inflata</i>	–	+	–	–	+	+	+
<i>Leiocolea heterocolpos</i>	–	–	–	–	–	+	+
<i>Moerckia flotoviana</i>	–	–	–	–	–	–	+
<i>Saccobasis polita</i>	–	–	–	–	+	+	+
Виды прибрежно-водных местообитаний							
<i>Chiloscyphus pallescens</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>C. polyanthos</i>	–	–	–	+	+	–	+
<i>Geocalyx graveolens</i>	–	–	–	–	+	+	+
<i>Harpanthus flotovianus</i>	–	–	–	–	+	+	+
<i>Jungermannia eucordifolia</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>J. pumila</i>	–	–	–	–	–	+	+
<i>Pellia epiphylla</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Plectocolea obovata</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Preissia quadrata</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Scapania irrigua</i>	–	+	–	–	+	+	+
<i>S. paludicola</i>	–	–	–	–	–	+	+
<i>S. paludosa</i>	–	–	–	–	+	+	+
<i>S. subalpina</i>	–	+	–	–	+	+	+
<i>S. uliginosa</i>	–	+	–	–	+	+	+
Виды микроповышений							
<i>Calypogeia muelleriana</i>	–	–	–	+	+	+	+
<i>C. sphagnicola</i>	–	+	–	–	+	+	+
<i>Cephalozia loitlesbergeri</i>	–	+	–	–	+	+	+
<i>Cephaloziella spinigera</i>	–	+	–	–	–	+	+
<i>Lepidozia reptans</i>	–	–	–	–	+	–	+
<i>Mylia anomala</i>	–	+	–	–	+	+	+
<i>Odontoschisma elongatum</i>	–	+	–	–	+	+	+
<i>Schistochilopsis grandiretis</i>	–	+	–	–	–	–	+
<i>Schljakovianthus quadrilobus</i>	–	–	–	–	+	+	+

Таблица (окончание)

Показатель	ОПФ						общее число видов
	I	II	III	IV	V	VI	
общее число видов	15	34	35	50	88	54	
среднее число видов в ПФ	9	13	19	28	44	37	
Виды широкой субстратной амплитуды							
<i>Aneura pinguis</i>	–	–	–	–	+	+	+
<i>Anthelia juratzkana</i>	–	+	+	+	+	–	+
<i>Barbilophozia hatcheri</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>B. lycopodioides</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. leucantha</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>Isopaches bicrenatus</i>							
<i>Lophocola heterophylla</i>	–	–	–	+	+	+	+
<i>Lophozia wenzelii</i> var. <i>groenlandica</i>	–	–	+	+	+	+	+
<i>Ptilidium ciliare</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Riccardia latifrons</i>	–	+	+	–	+	+	+
<i>Schljakovia kunzeana</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>Sphenobolus minutus</i>	–	+	+	–	+	+	+
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	–	–	–	–	+	–	+

* – объект Красной книги Российской Федерации [11].

** – объект Красной книги Мурманской области [10].

II. ОПФ сосняков лишайниково-зеленомошных кустарничковых описана в **сосновых и елово-сосновых лесах на нормально дренированных почвах**, где выделены 4 типа биотопов. Сосняки брусничные и сосняки брусничные лишайниково-моховые (*Pinetum empetroso-vaccinosum* [21]) объединяют наиболее широко распространенные сосновые леса заповедника и различаются развитием напочвенного покрова: в первых меньше покрытие напочвенных криптогамных синузид, степень задернения почвы и больше каменистость. В обоих типах в травяно-кустарничковом ярусе преобладают кустарнички *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, иногда *Calluna vulgaris* и др. Сосняки лишайниково-зеленомошные отличает более высокий уровень увлажнения и появление в напочвенном покрове отдельных мезофитов и гигрофитов (*Calamagrostis langsdorfii*, *Ledum palustre*). Сосняки кустарничково-лишайниковые скальные располагаются на элюво-делювии коренных пород разной мощности; от сосняков лишайниковых скальных их отличает довольно гетерогенный напочвенный покров, в котором наряду с кладониями встречаются мезофитные травы (*Gymnocarpium dryopteris*, *Geranium sylvaticum* и др.). В ОПФ сосняков лишайниково-зеленомошных кустарничковых в среднем 19 видов, всего

35 видов (таблица), по структуре и составу она близка к ОПФ сосняков лишайниковых. В напочвенном покрове наиболее часты *Barbilophozia lycopodioides*, *Sphenobolus minutus*, *Schljakovia kunzeana*, *Obtusifolium obtusum*, *Ptilidium ciliare*. Здесь встречен один вид (*Cephalozia rubella*), включенный в Красную книгу Мурманской области [10].

III. ОПФ заболоченных сосновых лесов и облесенных окраек олиготрофных сфагновых болот выделена в сообществах с несомкнутым древесным ярусом небольшой высоты и сравнительно небольшими средообразующими свойствами; некоторые из них рассматривают как болота с древесным ярусом. Здесь выделяется 5 типов биотопов. Наиболее распространены сосняки сфагновые багульниковые и сосняки сфагновые морошковые, незначительно различающиеся по составу травяно-кустарничкового яруса. Сосняки каменистые заболоченные занимают небольшие площади на уступах и в перегибах горных склонов, и для их напочвенного покрова характерно сочетание криптогамных видов эпилитов и болотных гелофитов. В сосняках сфагновых зеленомошных (*Pinetum molinosum* [1]) больше участие лесных видов мхов (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) и кустарничков (*Vaccinium myrtillus*). Окрайки заболоченных сфагновых

сосняков с лесными мхами, кустарничками, а также мезофильными травами представляют переходный тип к незаболоченным зеленомошно-кустарничковым соснякам. ОПФ заболоченных сосняков включает мало видовые флоры (в среднем 13 видов, всего 34 вида, таблица) и отличается отсутствием специфических видов и некоторых печеночников, обычных в других типах леса, таких как *Isopaches bicrenatus*, *Nardia geoscyphus*, *Obtusifolium obtusum*, *Lophozia longidens*. Первые два вида предпочитают нарушенные местообитания, нечастые в сырых лесах со сплошным сфагновым покровом, *Obtusifolium obtusum* обычен на более богатых многогумусных почвах, а *Lophozia longidens* – на гниющей древесине.

IV. ОПФ заболоченных ельников выделена в еловых лесах со сплошным покровом сфагновых мхов (7 типов биотопов). Ельники сфагновые (ассоциация *Piceetum chamaemosum* [21]) похожи по составу на заболоченные морошковые и багульниковые сосняки, и в древесном ярусе здесь может быть высока доля сосны. Ельники сфагновые крупнопапоротниковые отличаются преобладанием крупных папоротников *Dryopteris filix-mas* и *Athyrium filix-femina*, образующих кочки, между которыми иногда застаивается вода. В ельниках крупнотравных с папоротниками доминирует высокое мезофильное разнотравье и велико участие сфагновых мхов. Ельники травяные приурочены к наиболее богатым местообитаниям с проточным увлажнением, выходом грунтовых вод и характеризуются преобладанием высокого мезо- и гигрофитного разнотравья, осок, а также значительной долей в моховом ярусе мезо- и эвтрофных видов (*Warnstorfia exannulata*, *Tomentypnum nitens*). Тип ельники сфагновые с обилием валежа и бурелома, как предполагалось, должен был отличаться именно обилием криптогамных видов-эпиксиллов. В сообществах заболоченных окраек кустарничково-сфагновых и травяно-сфагновых ельников формируется комплексный покров с участием болотных и лесных видов. ОПФ заболоченных ельников включает в среднем 37 видов, всего 54 вида (таблица). Во многих этих сообществах печеночники (например, *Harpanthus flotovianus*, *Saccobasis polita*, *Scapania irrigua*, *S. paludicola*, *S. uliginosa*, *S. subalpina*, *S. undulata*) играют заметную роль в напочвенном покрове, иногда преобладая наряду со сфагновыми мхами. На валеже и гниющей древесине в сообществах этой группы отмечены *Riccardia palmata* и *Crossocalyx hellerianus* – объекты Красной книги Мурманской области.

V. ОПФ кустарничково-зеленомошных ельников объединяет печеночники наиболее раз-

нообразных еловых и елово-березовых лесов в условиях умеренного увлажнения и среднего и сильного дренажа (9 типов сообществ). В ельниках кустарничковых преобладает грубая лесная подстилка, слабо развит напочвенный покров. Состав напочвенного покрова в нечасто встречающихся ельниках лишайниковых скальных похож на таковой в скальных сосняках. Более обычные в заповеднике ельники кустарничковые зеленомошные и ельники кустарничковые мелкопапоротниковые относятся к одной ассоциации *Picetum myrtillosum empetrosum* [26], но второй тип отличается большей долей лесного мезофитного папоротника *Gymnocarpium dryopteris* в травяно-кустарничковом ярусе, который сложен в основном *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*, *Chamaepericlymenum suecicum* и сплошным моховым покровом из широко распространенных видов *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum* spp. В более сырых ельниках зеленомошных развит мощный моховой покров из тех же видов зеленых мхов и в меньшей степени кустарничков. Леса елово-березовые кустарничковые (*Betuleto-Picetum myrtilloso-empetrosum* [26]) отличаются преобладанием в древесном ярусе березы (*Betula pubescens*), а ельники можжевеловые кустарничковые – развитием кустарничкового яруса из высоких можжевельников (*Juniperus sibirica*). Ельники долгомошные и ельники кустарничковые долгомошные скальные (*Piceetum polytrichosum* [21]) формируются при начинающемся заболачивании и характеризуются преобладанием в кустарничковом ярусе морошки, в моховом ярусе – политриховых и сфагновых мхов. Но в скальных ельниках, при близком расположении водоупорного горизонта, заболачивание может происходить локально, “пятнами”, что определяет значительную неоднородность напочвенного покрова (в том числе, и группировок печеночников). Наиболее высокое постоянство в этой ОПФ имеют *Barbilophozia barbata*, *B. lycopodioides*, *Lophocolea heterophylla* и *Lophozia silvicola* (таблица). Три ПГФ лесов на скальных и каменистых местообитаниях образуют внутри этой ОПФ одну “скальную” подгруппу, которую индицирует совместная встречаемость *Gymnomitrium concinatum*, *Pleurocladula albescens* и *Tetralophozia setiformis*.

VI. ОПФ кустарничково-разнотравных приручьевых ельников объединяет печеночники богатых видами еловых и елово-березовых лесов в долинах ручьев и рек, на горных склонах с проточным грунтовым увлажнением, где выделены 7 типов биотопов, многие из которых являются

биологически ценными и подлежат особой охране. Наиболее широко распространены приручьевые разнотравные березово-еловые леса (ассоциация *Betuleto-Picetum myrtilloso-herbosum* [26]). Довольно обычны, хотя и не очень часты типы ельники приручьевые папоротниковые и крупнотравные и ельники приручьевые моховые травяные. Их общая особенность – высокий травяной ярус из высоких папоротников и видов мезо- и гигрофильного разнотравья (*Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Comarum palustre*), но в последнем типе развит мощный моховый покров из *Hylocomium splendens*, *Climacium dendroides*, *Ptilium crista-castrensis*, менее характерный для сообществ первого типа. Типы ельники с осинной склоновые приручьевые и ельники с осинной и рябиной приручьевые и у выходов Са-содержащих грунтовых вод объединяют еловые леса со значительной долей осины и рябины в древесном ярусе и, в целом, сложной мозаичной структурой многовидового напочвенного покрова. Также гетерогенный напочвенный покров характерен для ельников приручьевых скальных, встречающихся небольшими участками на скалистых уступах в нижней части склонов и по крутым речным берегам. Здесь наряду с разнообразным лесным и луговым разнотравьем присутствуют горно-тундровые виды. В ОПФ кустарничково-разнотравных приручьевых ельников в среднем 44 вида, всего 88 видов (таблица), сложная структура сообществ и множество доступных для печеночников местообитаний (поваленные деревья, сырой валеж, заполненные водой ветровальные ямы, прирусловые каменистые участки) объясняют исключительное богатство этой гепатикофлоры. В своей основе состав печеночников схож с флорой печеночников кустарничково-зеленомошных лесов (в основном за счет напочвенных печеночников, видов нарушенных участков, троп и дорог), но значительно обогащается за счет эпиксильных видов, нечастых в Мурманской области, как, например, *Calypogeia suecica*, *Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia ascendens*, *Nowellia curvifolia*, *Riccardia palmata*, *Scapania apiculata*, *S. umbrosa*, *Tritomaria exsectiformis*. В гепатикофлорах этих лесов выявлено 11 видов Красной книги Мурманской области [10]: *Cephalozia rubella*, *C. uncinata*, *Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia ascendens*, *Metzgeria furcata*, *Prasanthus suecicus*, *Protolophozia elongata*, *Radula complanata*, *Riccardia multifida*, *R. palmata*, *Scapania umbrosa*. *Nardia breidlerii* и *Protolophozia elongata* внесены в Красную книгу РФ [11], *Lophozia ascendens* и *Protolophozia elongata* – в Красную книгу моховых образных Европы [3].

Таким образом, леса Лапландского заповедника отличаются богатством флоры печеночников. Здесь выявлено 103 вида, что составляет 60,6% от совокупной гепатикофлоры заповедника. Гепатикофлора даже наиболее бедных сухих лишайниковых сосняков включает 15 видов (в среднем 9 видов на ОПФ), а в наиболее богатых приручьевых ельниках – 88 видов (в среднем 44 вида).

Проективное покрытие и обилие печеночников в лесных фитоценозах, как правило, невелико, что объясняется низкой конкурентной способностью по сравнению с сосудистыми растениями, они встречаются чаще всего единичными стеблями или небольшими куртинками. Но их роль возрастает в тех биотопах, которые содержат разнообразные, хоть и небольшие по размеру местообитания для печеночников, как, например, углубления между камнями и на скалах, ямы, наполненные водой, поваленные стволы, валеж, тропы и т.д. Специфическими видами печеночников, встречающимися только в лесных фитоценозах, являются эпиксильные, редкие, находящиеся на краю своего распространения, виды *Calypogeia suecica*, *Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia ascendens*, *Nowellia curvifolia*, *Riccardia multifida*, *R. palmata*, *Scapania apiculata*, *S. umbrosa*, *Tritomaria exsectiformis*.

Очень немногие виды встречаются во всех шести ОПФ: это *Ptilidium ciliare*, который обычен в напочвенном покрове, и *P. pulcherrimum*, обитающий на валеже, выступающих из почвы частях комлей и корнях деревьев. Мелкие печеночники *Blepharostoma trichophyllum* и *Cephalozia bicuspidata* постоянно встречаются во всех типах леса, во влажных местообитаниях (например, в толще дерновинок мхов и лишайников) и на древесных остатках.

Большинство печеночников являются общими для нескольких ОПФ, что осложняет их использование в качестве диагностических видов. Например, в ОПФ приручьевых и заболоченных еловых и сосновых лесов встречаются виды-гигрофиты *Calypogeia sphagnicola*, *Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*, *Mylia anomala*, *Odontoschisma elongatum*, *Scapania irrigua*, *S. uliginosa*. Многие из них являются диагностическими видами (ДВ) для ряда “болотных” синтаксонов: *Mylia anomala* и *Calypogeia sphagnicola*, например, входят в состав ДВ класса олиготрофных верховых болот *Oxycocco-Sphagnetum* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946; *Cladopodiella fluitans* входит в состав ДВ класса олиго-мезотрофных и мезотрофных торфяных болот *Scheuchzerio-Caricetum fuscae* Tx. 1937; *Scapania irrigua* – в ДВ союза *Caricion nigrae* W. Koch 1926, который включает



Рис. 1. Положение районов исследования.

А. Территория Лапландского заповедника. Б. Горные массивы Лапландского заповедника: I – Сальные тундры; II – Навка-тундра; III – Чуна-тундра; IV – Монче-тундра.

травяно-гипновые мезотрофные болота. Приводимые как характерные виды для ассоциации *Eu-Piceetum myrtilletosum* K.-Lund 1962 *Barbilophozia lycopodioides* и *Obtusifolium obtusum* на самом деле имеют более широкую экологическую амплитуду: первый вид обычен в еловых и сосновых лесах, за исключением самых сухих, второй – во всех еловых и елово-березовых лесах.

В самой богатой объединенной ОПФ елово-березовых и еловых лесов в долинах рек и ручьев наибольшее число специфических видов. В этой группе обособленное положение занимает ОПФ приручьевых ельников с участием в древесном ярусе осины и рябины – в ней наибольшее число редких видов печеночников – облигатных эпиксиллов *Nowellia curvifolia*, *Tritomaria exsectiformis*, *Scapania umbrosa*, *Calypogeia suecica*, *Lophozia ascendens*. В таких сообществах ранее уже была выявлена сопряженная встречаемость редких видов сосудистых растений, мохообразных, лишайников и цианопрокариот [4], поэтому они могут рассматриваться как особо ценные типы биотопов. Участки таких старовозрастных лесов с высоким видовым разнообразием и сложной вертикальной структурой, разновозрастным древостоем, поваленными деревьями разных пород на разных стадиях разложения подлежат выявлению и дальнейшей охране. Игнорирование печеночников при исследовании лесов ведет к неполноте выявления их разнообразия. В геоботанических описаниях, к примеру, кустарничково-зеленомошных лесов в средних условиях почвенного богатства и увлажнения должно присутствовать не менее двадцати, а в описаниях приручьевых кустарничково-травяных лесов – не менее сорока видов печеночников. Очевидно, что полное выявление видового состава печеночников в сообществе возможно лишь при участии специалиста-гепатиколога.

Лесные сообщества заповедника играют большую роль в сохранении редких и охраняемых видов печеночников. Пять видов печеночников внесены в Красную книгу мохообразных Европы [27]: три вида (*Cephaloziella uncinata*, *Lophozia ascendens*, *Nardia japonica*) отнесены к категории R – редкий (rare) в Европе, причем два первых вида известны в Мурманской области из ограниченного числа местонахождений; два вида отнесены к категории K – недостаток данных (insufficiently known) – *Barbilophozia rubescens*, *Protolophozia elongata*. Два вида включены в Красную книгу Российской Федерации [11]: *Protolophozia elongata* (*Lophozia elongata* Steph.) относится к категории 2a – вид с сокращающейся численностью в результате изменений условий существования или разрушения местообитаний; вид *Nardia breidleri* имеет неоп-

ределенный статус (категория – 4) (l.c.). И, наконец, 13 видов занесены в Красную книгу Мурманской области [10]. Наряду с действительно редкими видами, в категорию охраняемых попадают и спорадически встречающиеся в Мурманской области печеночники (*Cephaloziella rubella*, *Crossocalyx hellerianus*, *Radula complanata*), находящиеся на северной границе своего распространения, неоднократно отмеченные на территории заповедника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения флоры печеночников лесов Лапландского заповедника выявлено 98 видов. Совокупности видов печеночников лесных биотопов (парциальные гепатикофлоры), как и совокупности сосудистых растений, могут быть использованы для выделения групп лесных сообществ. В результате их кластеризации с использованием коэффициента Серенсена – Чекановского получено шесть ОПФ, соответствующих в основном группам ассоциаций доминантной классификации лесов Лапландского заповедника. Большинство печеночников входят в состав нескольких ОПФ и встречаются в нескольких типах лесных сообществ, что затрудняет их использование в качестве характерных видов сообществ.

Специфическими видами печеночников, характерными только для лесных фитоценозов, являются *Calypogeia suecica*, *Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia ascendens*, *Nowellia curvifolia*, *Riccardia multifida*, *R. palmata*, *Scapania apiculata*, *S. umbrosa*, *Tritomaria exsectiformis*. Большинство из них – облигатные эпиксиллы и редкие виды, индикаторы особо ценных лесных сообществ, подлежащих охране.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аврорин Н.А., Качурин М.Х., Коровкин А.А. Материалы по растительности Хибинских гор // Тр. Совета по изучению производительных сил АН СССР. Сер. Кольская. 1936. Вып. 2. С. 3–95.
2. Бардунов Л. В. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск: Наука. 1974. 168 с.
3. Боброва Л.И., Качурин М.Х. Очерк растительности Монче-тундры // Тр. Совета по изучению производительных сил АН СССР. Сер. Кольская. 1936. Вып. 2. С. 95–121.
4. Боровичев Е.А., Костина В.А., Шалыгин С.С. Некоторые ключевые ботанические территории Лапландского заповедника (Мурманская область) // Труды Карельского НЦ РАН. 2011. № 2. Сер. Биогеография. Вып. 12. С. 48–55.

5. Государственный кадастр Лапландского заповедника. <http://www.lapland-nature.info/text3.html>. 2007.
6. *Исаева Л.Г., Химич Ю.П.* Изученность аффилооридных грибов Мурманской области // Вестник Кольского научного центра РАН, 2010. № 3. С. 47–50.
7. *Казакова О.Н.* Ландшафтное районирование Северо-Запада СССР // Доклады научной сессии Ленинградского гос. ун-та. Л.: Изд-во Ленинградского гос. ун-та 1959. С. 3–24.
8. *Королева Н.Е.* Основные биотопы северо-таежных лесов и березовых криволесий Мурманской области: ландшафтное и ботаническое разнообразие, необходимость охраны // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2011. Т. 11, № 4. С. 819–832.
9. *Королева Н.Е., Боровичев Е.А.* Подходы к выделению биотопов редких видов печеночников и сосудистых растений // Матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием “Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы”. Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г. СПб., 2011. С. 388–391.
10. Красная книга Мурманской области. Мурманск: Мурманское книжное изд-во, 2003. 400 с.
11. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
12. *Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.Г., Костина В.А.* Классификация бореальных лесов Севера Европейской части России. I. Олиготрофные хвойные леса // Растительность России, 2008. № 13. С. 61–82.
13. *Некрасова Т.П.* Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Труды Лапландского государственного заповедника. 1938. Вып. 1. С. 1–176.
14. *Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю.* Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 99–106.
15. *Новаковский А.Б.* Возможности и принципы работы программного модуля “GRAPS”. Сыктывкар, 2004. 28 с.
16. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.
17. *Нешатаев В.Ю.* Березовые криволесья юго-восточной части Чуна-тундры // Флора Севера и растительные ресурсы европейской части СССР. Тез. докл. Науч. Сессии Архангельск, 1989. 96 с.
18. Особо охраняемые природные территории Мурманской области: Справочное пособие. Мурманск – Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2003. 72 с.
19. *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
20. *Потёмкин А.Д., Софронова Е.В.* Печеночники и антоцеротовые России. СПб: Якутск: Бостон-Спектр. 2009. Т. 1. 368 с.
21. *Цинзерлинг Ю.Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 378 с.
22. *Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* Основные понятия и термины флористики: Учебное пособие. Пермь: Изд-во Пермского гос. ун-та, 1991. 80 с.
23. *Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al.* Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. V. 15. P. 1–130.
24. *Konstantinova N.A., Bakalin V.A., Andreeva E.N., Bezgodov A.G., Borovichev E.A., Dulin M.V., Mamontov Yu.S.* 2009. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // Arctoa. V. 18. P. 1–63.
25. *Neshatayev V.Yu., Neshatayeva V.Yu.* Birch forests of the Lapland State Reserve // Aerial pollution in Kola Peninsula: Proceedings of the Int. Workshop, St.-Petersburg, April, 14–16, 1992. Apatity, 1993. P. 328–338.
26. *Regel K.* Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola // Memories de la faculte des sciences de l’universite de Lithuanie. Teil 2. Lapponia Ponoensis, 1922–1923. P. 164–293.
27. Red Data Book of European Bryophytes. Trondheim, 1995. 290 p.
28. *Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O.* Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

Ecological-Cenotic Analysis of Liverworts in Forests of the Lapland Biosphere Reserve (Murmansk Region)

E. A. Borovichev, N. E. Koroleva

The inventory and ecological-cenotic analysis of the liverwort flora were performed in forest ecosystems of the Lapland Biosphere Reserve (Murmansk Region). Ninety-eight species – 66% of the Hepaticae flora of the reserve – were revealed. Using the cluster analysis, six combined partial liverwort floras were distinguished, their composition was considered. The smallest number of liverwort species (15) was found in pine forests on poor strongly drained soils; the richest in liverwort species (88) were the flood-plain spruce and birch-spruce forests.

Liverworts, habitat, Lapland reserve, partial floras, cenofloras of forests.