Гольдберг Ирина Леонидовна

На правах рукописи

УДК 58:581.52:581.9:582.34 (470.53/54)

РОЛЬ МОХОВОГО ПОКРОВА В СЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СКАЛИСТЫХ ОБНАЖЕНИЙ

(на примере Среднего Урала)

03.00.05 – ботаника

Гольдберг

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург
2000

Работа выполнена в лаборатории фитомониторинга и охраны растительного мира Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель: академик РАН, заслуженный деятель науки РФ, доктор биологических наук, профессор ГОРЧАКОВСКИЙ П.Л.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук ИГНАТОВ М.С.
кандидат биологических наук ДЬЯЧЕНКО А.П.

Ведущая организация: Ботанический институт РАН им. В.Л.Комарова

Защита диссертации состоится "..6..." апреля 2000 года в ..13.. часов на заседании диссертационного совета Д.002.05.01 в Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202. С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан "..1..." марта 2000 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук Нифонтова М.Г.

Актуальность темы. Флора и растительность скалистых обнажений представляет наибольший интерес с точки зрения бриолога. Их четко выраженная экологическая обособленность, вызванная резкими колебаниями температуры и влажности, повышенной инсоляцией, определяет уникальность скальной бриофлоры и, равно как и в случае с сосудистыми растениями, дает право надеяться на сохранение здесь редких видов мхов, имеющих своеобразное географическое распространение.

Мохообразные играют важную роль в первичных сукцессиях на скальных обнажениях, являясь пионерами зарастания каменистого субстрата (Keever, 1957; Longton, 1987), участвуя в накоплении и удержании гумуса и оказывая существенное влияние на почвообразовательный процесс посредством изменения водного, воздушного и температурного режима приповерхностного слоя воздуха (Арискина, 1962). Благодаря их жизнедеятельности на скалистом субстрате постепенно создается среда, благоприятная для поселения сосудистых растений и формирования сомкнутых растительных сообществ (Горчаковский, 1966, 1975). Однако изучению состава и структуры мохового покрова скальных обнажений до сих пор не уделялось особого внимания. Лишь немногие зарубежные авторы (Gimingham, Birse, 1957; Yarranton, 1967a,b,c; Jonsgard, Birks, 1993) рассматривали его изменение в зависимости от основных природных факторов.

Цель и задачи исследования.

Цель настоящего исследования - изучение роли мохового покрова в составе скалистых обнажений Среднего Урала и его изменения под влиянием природных факторов. Для ее достижения поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав и соотношение экобиоморф бриофитов в зависимости от характера субстрата.

2. Выявить особенности структуры мохового покрова в зависимости от ориентации и крутизны скалистых обнажений, а также степени накопления мелкоземно-гумусного материала.

3. Охарактеризовать стадии эпилитных микросукцессий и роль мхов в процессах зарастания скалистых обнажений.

Научная новизна и теоретическая значимость.

1. Впервые проведена инвентаризация флоры листостебельных мхов скалистых обнажений Среднего Урала и составлен конспект флоры, включающий 190 видов, из которых 2 ранее не указывались для Урала, 3 - для Среднего Урала, 15 - для Свердловской области.

2. Выделены редкие виды мхов, составлены точечные карты их распространения в пределах Уральской горной страны.

3. Выявлены различия в составе и структуре мохового покрова в зависимости от ориентации и крутизны скалистых обнажений.

4. Описана последовательность зарастания мхами обнажений горных пород в связи со степенью накопления мелкоземно-гумусного материала в процессе выветривания и почвообразования.

Практическая ценность работы. Выделенные редкие литофильные виды могут быть рекомендованы для включения в «Красную книгу Среднего Урала», а полученные данные об их встречаемости и распространении служат основой для организации системы регионального мониторинга за состоянием этих видов.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Данные о флоре листостебельных мхов скалистых обнажений Среднего Урала, ее систематической и географической структуре, о влиянии характера подстилающих горных пород на видовой состав мхов, а также о распространении редких скальных видов на Урале.

2. Результаты изучения зависимости состава и структуры мохового покрова скалистых обнажений от ориентации и крутизны склонов и отдельных каменистых поверхностей, а также степени развития мелкоземно-гумусного материала.

3. Описание хода эпилитных микросукцессий и анализ роли мохового покрова в процессах зарастания скалистых обнажений.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены на научных семинарах лаборатории фитомониторинга и охраны растительного мира Института экологии растений и животных УрО РАН и кафедры ботаники Уральского госуниверситета (1995-1998 гг.); ежегодных кон-

ференциях молодых ученых-экологов Уральского региона (1997-1998 гг.); заседании Екатеринбургского отделения РБО (1998 г.); II(X) съезде РБО и Всероссийской конференции "Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков" (1998 г.); Всероссийской конференции "Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии" (1999 г.); Международной конференции "Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии" (1999 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ.

Структура и объем работы. Диссертационная работа изложена на 166 страницах машинописного текста, включает 47 рисунков и 12 таблиц, состоит из введения, пяти глав, выводов и приложений. Список использованной литературы включает 169 работ, в том числе 47 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования были проведены в Свердловской области, на Среднем Урале – в самой низкой части Уральских гор, лишенной гольцовых вершин. В пределах изучаемой территории широко рапространены выходы горных пород, разнообразных по минералогическому составу. Изучение флоры листостебельных мхов проводилось на обнажениях пород разных типов: кислых магматических (граниты и гранодиориты близ г. Екатеринбурга), основных магматических (диабазы и габбро в Ревдинском и Полевском районах) и метаморфических (тальк-карбонатные сланцы в Сысертском районе), ультраосновных магматических (пироксениты, дуниты, там же) и метаморфических (серпентиниты, там же), а также осадочных карбонатных (известняки по рекам Уфе, Серге, Чусовой и Режу). Дополнительный материал для изучения распространения видов в горно-лесном поясе был собран на береговых известняковых скалах по рекам Сосьве (Северный Урал) и Сим (Южный Урал).

Район исследований представляет собой таежную страну. На обнажениях горных пород, как правило, формируются азональные растительные сообщества с участием скальных и степных, часто эндемичных и реликтовых растений.

ГЛАВА 2. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Бриофлористические исследования

С целью наиболее полного выявления видового состава листостебельных мхов на каждом из скалистых обнажений обследовались все доступные участки, расположенные от подножия склона до вершины. Гербаризацию мхов производили в соответствии со стандартной методикой (Абрамова, Савич-Любицкая, Смирнова, 1961). В результате определения видов составлен систематический список, в котором семейства, роды и виды трактуются в соответствии с системой, принятой в «Списке мхов территории бывшего СССР» (Игнатов, Афонина, 1992).

2.2. Изучение структуры и динамики мохового покрова

Описание мохового покрова производили на береговых выходах тальк-карбонатных сланцев в долине реки Сысерть, в ее нижнем течении. Было выбрано одно обнажение пород южной экспозиции и два ориентированных на северо-запад.

Для выявления состава и структуры мохового покрова, а также их взаимосвязи с основными факторами среды было заложено 250 учетных площадок в виде квадрат-сетки 15x15 см, разделенной на 100 ячеек. Площадки располагали случайным образом. В пределах каждой из них учитывали все виды мхов, а также лишайники и сосудистые растения. Измеряли общее проективное покрытие указанных компонентов, проективное покрытие и локальную встречаемость каждого вида мха. Устанавливали их принадлежность к формам роста по системе, предложенной Гимингамом с соавторами (Gimingham, Robertson, 1950; Gimingham, Birse, 1957), и к экологическим группам, характеризующим отношение видов к влажности местообитания.

В бланке описания отмечали угол наклона, ориентацию поверхности и степень развития мелкоземно-гумусного материала. В дальнейшем для выяснения влияния перечисленных факторов на состав и структуру мохового покрова использовали однофакторный дисперсионный анализ (программа STATISTICA).

Для изучения взаимоотношений между мхами, лишайниками и сосудистыми растениями на основе данных об их совместной встречаемости на учетных площадках высчитывали коэффициенты сопряженности (Василевич, 1969).

ГЛАВА 3. АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ СКАЛИСТЫХ ОБНАЖЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА

3.1. История изучения флоры листостебельных мхов скалистых обнажений Среднего Урала

До начала наших исследований в 1996 г. изучению бриофлоры скалистых обнажений на Среднем Урале не уделялось достаточного внимания. Первым, кто отметил в качестве самых интересных мест для исследования известняковые скалы, был С.Г.Навашин, который в 1887 г. специально с бриологической целью провел экспедицию по рекам Бисерти и Уфе.

П.Л.Горчаковский и Н.П.Архипова (1964) посвятили отдельную статью изучению растительности обнажений гранита, дунита и других горных пород на восточном склоне Среднего Урала, в том числе видовому составу мохового покрова. Существенное значение для познания флоры мхов скалистых обнажений восточного склона и осевой части Среднего Урала имеют публикации А.П.Дьяченко (1987, 1990, 1997а), в которых представлены результаты его многолетних исследований бриофлоры береговых утесов по рр. Чусовая и Реж, пещер в Нижне-Сергинском районе, а также выходов пород на вершине массива Сутук, расположенного на территории Висимского заповедника (Дьяченко, Игнатова, Марина, 1996а,б).

Для западного склона были опубликованы данные по бриофлоре окрестностей Кунгура с находками интересных редких видов на обнажениях известняков по реке Сылве (Игнатов, Масловский, 1991) и аннотированный список листостебельных мхов заповедника «Басеги» (Игнатова, Игнатов, Безгодов, 1995), включающий обширные сведения о видах, произрастающих на выходах пород в долинах рек Вильвы и Усьвы, а также на скалистых вершинах хребта Басег.

3.2. Систематический анализ скальной бриофлоры

В результате проведенных исследований нами выявлено 116 видов листостебельных мхов. 2 вида (*Campylium calcareum* и *Funaria pulchella*) указываются впервые для Урала, 3 (*Brachythecium glaciale, Dicranum viride* и *Fabronia ciliaris*) - впервые для Среднего Урала, 15 (*Bryum subelegans, Dichodontium pellucidum, Didymodon fallax* var. *reflexus, Ditrichum flexicaule, Drepanocladus sendtneri, Gymnostomum aeruginosum, Homalia besseri, Hygrohypnum luridum, Oxystegus tenuirostris, Plagiopus oederiana, Racomitrium canescens, Schistidium strictum, S.rivulare, Seligeria donniana, Taxiphyllum*

wissgrillii) – впервые для Свердловской обл. Полный список листостебельных мхов скалистых обнажений Среднего Урала, составленный на основе определений наших собственных сборов, а также обработки литературных и гербарных (гербарии ИЭРиЖ УрО РАН и БИН РАН) данных, включает 190 видов, относящихся к 94 родам, 37 семействам и 2 подклассам.

Ведущие по числу видов семейства скальной бриофлоры (табл. 1) объединяют 71,8% всех видов. 14 семейств представлены 1 видом.

Главенствующее положение семейств *Dicranaceae* и *Bryaceae* не случайно: они являются характерными для районов Севера Голарктики (Чернядьева, 1988). Своеобразие флоры мхов скалистых обнажений находит отражение в том, что в число ведущих семейств входят *Pottiaceae, Grimmiaceae* и *Orthotrichaceae* - индикаторы экологических условий, связанных с горным рельефом местности, которые представлены в основном облигатными литофилами.

Из десяти ведущих родов лишь род *Tortula* представлен исключительно облигатными литофитами. Относящиеся к этой же группе представители родов *Bryoerythrophyllum, Didymodon, Gymnostomum, Tortella, Tortula, Anomodon, Encalypta, Racomitrium, Timmia, Schistidium, Grimmia* и некоторых других немногочисленны.

3.3. Географический анализ скальной бриофлоры

В сложении бриофлоры скальных обнажений Среднего Урала принимают участие виды, относящиеся к 7 географическим элементам (рис. 1), среди которых численно преобладают бореальный, горный и арктогорный.

Практически все горные, арктогорные и гипоарктогорные виды - это облигатные литофилы. Бореальные мхи, напротив, являясь типичными обитателями лесных растительных сообществ, в которых они заселяют подстилку, гниющую древесину, кору живых деревьев или участки обнаженного грунта, лишь факультативно произрастают на скальных обнажениях, в местах скопления гумусно-мелкоземного материала. Столь высокое участие этих видов в сложении скальной бриофлоры не удивительно: район исследований расположен в бореальной зоне.

Неморальные виды мхов на Среднем Урале в основном представлены эпифитами, произрастающими на лиственных деревьях, частично (*Pylaisiella polyantha, Neckera pennata, Orthotrichum speciosum*) или полностью (*Leucodon sciuroides, Fabronia ciliaris*) переходящими к обитанию на каменистые субстраты.

Таблица 1. Состав ведущих семейств и родов бриофлоры скалистых обнажений Среднего Урала

Семейства	Число видов	% от общего числа видов	Роды	Число видов	% от общего числа видов
Dicranaceae	19	10,0	Bryum	11	5,8
Bryaceae	19	10,0	Brachythecium	10	5,3
Pottiaceae	14	7,4	Dicranum	8	4,2
Hypnaceae	14	7,4	Polytrichum	7	3,7
Polytrichaceae	13	6,9	Pohlia	6	3,2
Mniaceae	13	6,9	Hypnum	6	3,2
Amblystegiaceae	12	6,3	Tortula	5	2,6
Brachytheciaceae	11	5,8	Cynodontium	5	2,6
Grimmiaceae	9	4,7	Mnium	5	2,6
Orthotrichaceae	6	3,2	Plagiomnium	5	2,6
Leskeaceae	6	3,2			
Всего	136	71,8	Всего	68	35,8

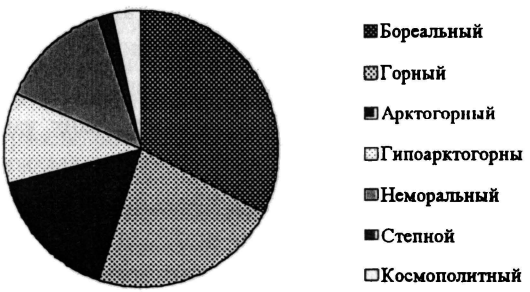

Рис.1. Географические элементы скальной бриофлоры.

Наличие немногих степных видов (*Barbula unguiculata, Tortula obtusifolia, T. ruralis*) в бриофлоре скалистых обнажений Среднего Урала связано с ксерическим режимом, складывающимся здесь вследствие их сильной освещенности, недостатком влаги, широкой амплитудой колебания ночных и дневных температур (Рыковский, 1989).

3.4. Распределение мхов по обнажениям пород разного минералогического состава

Видовой состав мхов, обитающих на обнажениях пород разного минералогического состава, неодинаков. Наиболее разнообразна и самобытна флора известняков, в состав которой входит 53 облигатных литофильных вида, из которых 27 (*Anomodon attenuatus, A. longifolius, Ditrichum flexicaule, Homalia besseri, Plagiomnium confertidens, Timmia austriaca, Tortella tortuosa* и др.), не встречаются на других породах. Наименьшее видовое богатство (15 видов облигатных литофилов) характерно для гранитов, причем более половины из них (*Bryum subelegans, Schistidium apocarpum, Paraleucobryum longifolium* и др.) обитает также на выходах остальных пород.

Анализ сходства видового состава облигатных литофильных мхов, произрастающих на обнажениях разных пород, по коэффициенту Жаккара (рис. 2) показывает, что наибольшим сходством обладают бриофлоры выходов основных и ультраосновных некарбонатных пород. От них отличаются флоры обнажений как кислых пород, так и известняков.

Ведущим фактором, определяющим видовой состав мхов, является кислотность подстилающей породы, в свою очередь зависящая от ее химического состава. Основные магматические породы, тальк-карбонатные сланцы, а особенно серпентиниты и известняки отличаются от гранитов высоким pH и, следовательно, основной реакцией поверхностных вод, влияющей на растворимость важных элементов питания, таких, как калий, натрий, магний. Основная реакция известняков связана с высоким содержанием в них растворимого кальция, который может оказывать на мохообразные также прямое влияние, воздействуя на метаболизм.

Важными в определении видового состава мхов могут быть и физические свойства горной породы - в первую очередь, ее твердость и пористость, с которыми связана способность поглощать и удерживать влагу.

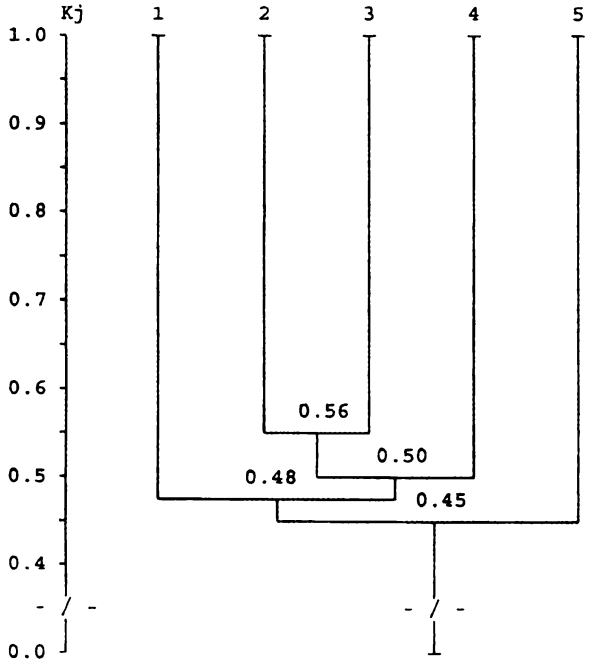

Рис. 2. Сходство видового состава облигатных литофильных мхов (коэффициент Жаккара) на разных породах: 1 – граниты; 2 – основные магматические; 3 – серпентиниты; 4 – тальк-карбонатные сланцы; 5 – известняки.

В многочисленных порах рыхлых известняков вода остается дольше, влажность приповерхностного слоя воздуха здесь выше (Armstrong, 1974; Westman, 1975). Кроме того, мхи на такой поверхности закрепляются легче. Ультраосновные породы и граниты имеют более плотную текстуру и, следовательно, обладают меньшей водопроницаемостью. В связи с этим на их поверхности после выпадения осадков образуется более мощная и дольше сохраняющаяся водная пленка, препятствующая заселению мхов (Garty, Galun, 1974), которые приурочены здесь главным образом к щелям и трещинам, заполненным мелкоземом.

3.5. Редкие виды скальной бриофлоры и их охрана

Поскольку площадь скалистых обнажений на Среднем Урале невелика по сравнению с территорией, занимаемой зональной лесной растительностью, все облигатные литофилы можно отнести к редким. Однако среди них наряду с видами, встречающимися на каждом скалистом обнажении, есть такие, для которых известны единичные или немногочисленные местонахождения. К ним относятся виды, обитающие в специфических физико-химических условиях - главным образом кальцефилы, а также немногие мхи, найденные на выходах основных или кислых пород. Их редкая встречаемость может быть обусловлена несколькими причинами:

1) некоторые виды (*Fabronia ciliaris, Tortula obtusifolia, Anomodon attenuatus, Plagiomnium confertidens, Mnium hornum*) находятся на Среднем Урале близ границ своих ареалов (рис. 3, 4);

2) ряд редких на Среднем Урале видов имеет частую встречаемость на Северном, Приполярном и Полярном Урале, а также на вершинах Южного Урала (*Andreaea rupestris, Ditrichum flexicaule, Polytrichastrum alpinum, Racomitrium canescens*) - это "сниженные альпийцы", распространение которых связано с высокогорными и отчасти арктическими районами Евразии;

3) возможно, многие местообитания видов (*Seligeria donniana, S. diversifolia, Funaria pulchella*) остаются не выявленными из-за мелких размеров мохообразных и трудности их различения в полевых условиях;

4) в настоящее время большое значение приобрели антропогенные факторы, приводящие к сокращению численности и полному исчезновению наиболее уязвимых растений.

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА МОХОВОГО ПОКРОВА СКАЛИСТЫХ ОБНАЖЕНИЙ

4.1. Понятие о жизненной форме у мхов

Проанализированы системы жизненных форм мохообразных, разработанные разными авторами с начала XX века. В настоящей работе мы различаем форму роста и жизненную форму мхов. Последняя представляет собой габитус растений, неразрывно связанный с биологией их развития и внутренней структурой их органов, возникший в результате

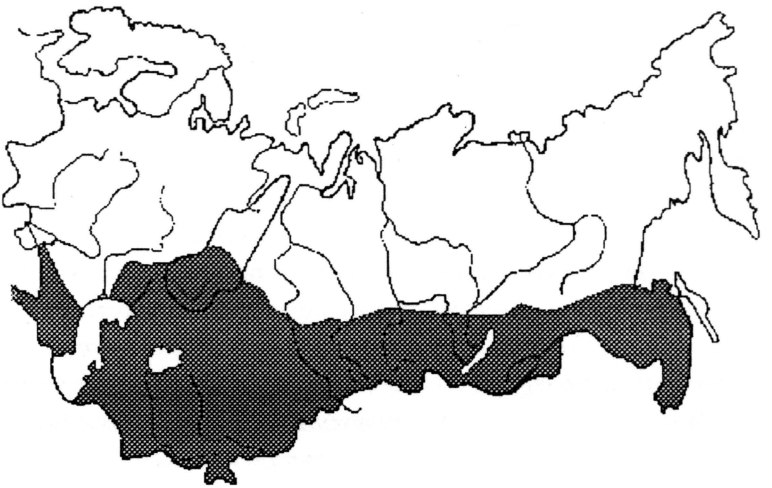

Рис. 3. Распространение *Fabronia ciliaris* на территории бывшего СССР.

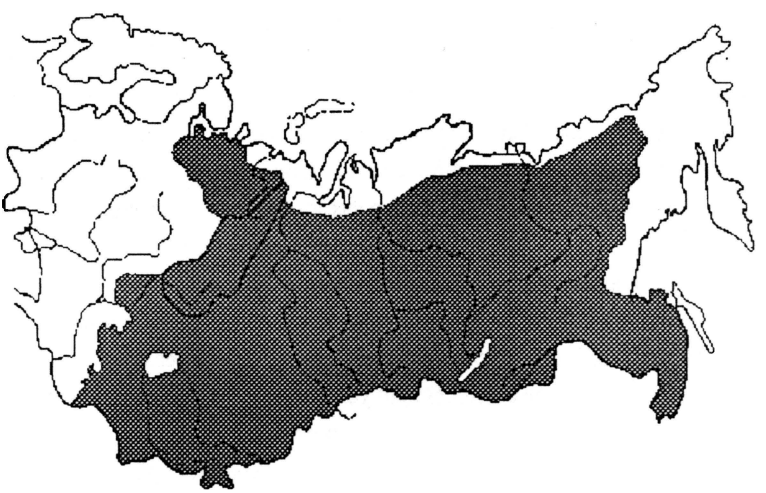

Рис. 4. Рапространение *Plagiomnium confertidens* на территории бывшего СССР.

исторически сложившегося приспособления растений к определенным почвенно-экологическим и ценотическим условиям (Серебряков, 1962). Однако, знание эколого-биологических особенностей мхов пока ограничено, поэтому при геоботанических исследованиях приходится опираться на формы роста. Хотя форма роста полностью не отражает экологию вида, анализ ее бывает полезен при изучении структуры и динамики мохового покрова (Малышева, 1987, 1989).

4.2. Формы роста литофильных мхов

Моховой покров скальных обнажений характеризуется довольно высокой мозаичностью и слагается группировками, доминанты которых относятся к разным формам роста: подушкам - cu (*Schistidium apocarpum, Grimmia ovalis*), дерновинкам - t (*Encalypta streptocarpa*), грубым коврикам - Mr (*Leucodon sciuroides*) и сплетениям - W (*Rhytidium rugosum*). Гладкие коврики - Ms (*Amblystegium serpens, Pseudoleskeella* spp.) и древовидные формы - D (*Rhodobryum roseum*) имеют низкое обилие.

4.3. Зависимость состава и структуры мохового покрова от абиотических факторов

Мозаичность мохового покрова обусловлена неоднородностью среды - наличием разнообразных экологических ниш, каждая из которых определяется сочетанием нескольких абиотических факторов, из которых основными, влияющими на состав и структуру мохового покрова скалистых обнажений, являются ориентация склона, крутизна каменистых поверхностей и степень развития на них мелкоземно-гумусного материала.

4.3.1. Ориентация склона

Ориентация склона оказывает влияние на климатические показатели - температуру, влажность и освещенность скальных местообитаний (Щербаков, 1970а,б). Северные склоны характеризуются более благоприятными для растений микроклиматическими условиями - относительно равномерным режимом увлажнения и тепловым режимом. В районе исследования на них представлена лесная растительность, и выходы пород находятся под пологом соснового древостоя. На южных склонах, напротив, скальные обнажения окружены травянистыми сообществами, в сложении которых принимают участие степные и лесо-степные виды.

Видовой состав, соотношение экологических групп и спектры форм роста мхов, обитающих на разноориентированных склонах не одинаковы. Открытые скалистые обнажения южной экспозиции имеют более ксерофильную флору мхов, чем северные: в ней преобладают мезоксерофиты, имеющие подушковидную и дерновинную формы роста.

Суммарное проективное покрытие видов, имеющих дерновинную форму роста, достоверно (на 5%-ном уровне значимости) выше на северных склонах, чем на южных (рис. 5), что связано с доминированием в моховом покрове первых *Encalypta streptocarpa* - вида, отсутствующего на выходах пород, ориентированных на юг. Достоверность различий проективного покрытия остальных жизненных форм с помощью дисперсионного анализа установить не удалось, но имеется тенденция доминирования подушек на южном склоне. Виды с ковровой формой роста и сплетения имеют среднее покрытие на обоих склонах, причем обилие гладких ковриков намного выше на скальных обнажениях северной ориентации.

Общее проективное покрытие мхов существенно выше на северных склонах (в среднем 50-55%), чем на южных (не более 30%).

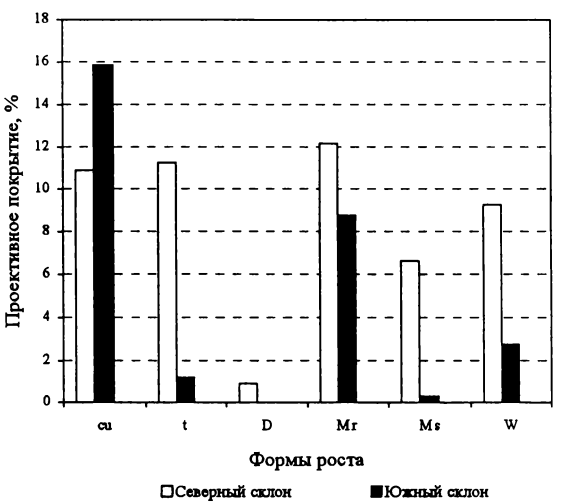

Рис. 5. Зависимость проективного покрытия разных форм роста от ориентации склона.

В отношении влияния ориентации отдельных поверхностей на распределение видов в пределах одного и того же склона нельзя сказать ничего определенного, поскольку на северных склонах заметно преобладают поверхности, обращенные на северо-запад - запад, а на южном - наоборот, на юго-восток - юг.

4.3.2. Крутизна склона

Крутизна склонов сказывается на глубине радиационных различий, возникающих под влиянием экспозиции. Северные склоны по приходу прямой радиации испытывают большее влияние крутизны, чем южные или восточные (Щербаков, 1970а,б). Следовательно, различия в составе и структуре мохового покрова южного и северного склона, рассмотренные выше, обусловлены также и тем, что северный склон имеет крутизну 60-70^0, в то время как южный - 45-50^0.

На структуру мохового покрова в пределах каждого скального обнажения существенное влияние оказывает крутизна отдельных каменистых

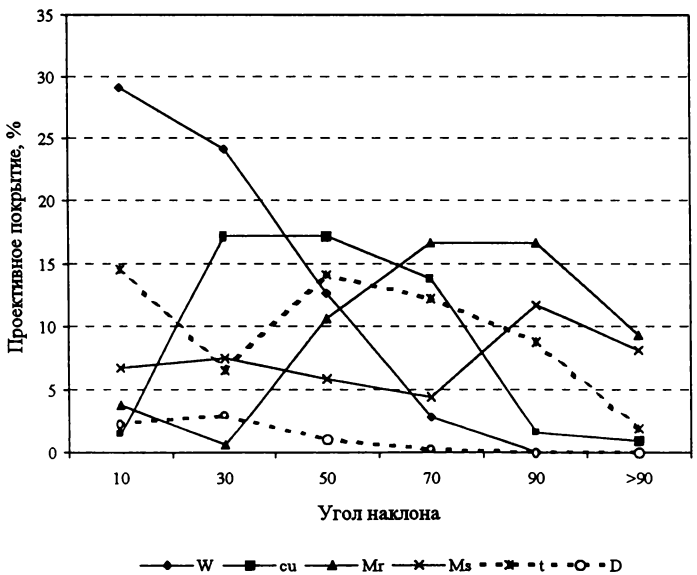

Рис. 6. Зависимость проективного покрытия разных форм роста от крутизны поверхности.

поверхностей, что можно наиболее ярко продемонстрировать на примере изменения значений суммарных покрытий видов, относящихся к одной и той же форме роста (рис. 6). На участках скальных обнажений с углом наклона 70-90^0 доминируют грубые коврики, 30-50^0 - подушки, 10-30^0 - сплетения. Покрытие гладких ковриков имеет тенденцию увеличиваться на вертикальных поверхностях, а древовидных форм - наоборот, на пологих площадках (10-30^0).

Влияние крутизны отдельных скальных поверхностей заключается главным образом в том, что она определяет скорость сноса субстрата вниз и степень накопления на них гумусно-мелкоземного материала: чем больше угол наклона, тем меньше мощность мелкозема и больше площадь "голого" камня.

4.3.3. Степень развития мелкоземно-гумусного материала

Зависимость проективного покрытия видов-доминантов мохового покрова, относящихся к разным формам роста, от мощности гумусно-мелкоземного материала показана на рис. 7. Подушки (*Schistidium apocarpum*) и грубые коврики (*Leucodon sciuroides*) приурочены к поверхностям, практически полностью лишенным мелкозема. Дерновинки (*Encalypta streptocarpa*) и дендроиды (*Rhodobryum roseum*) произрастают преимущественно на мелкоземе в более или менее выраженных трещинах и на поверхностях с любым углом наклона, сплетения (*Rhytidium rugosum*) – на мощном гумусно-мелкоземном слое, образующемся главным образом на пологих участках.

При сравнении результатов дисперсионного анализа (табл. 2) становится очевидным, что из всех абиотических факторов (ориентация и крутизна поверхностей, степень развития мелкозема) именно последний оказывает наибольшее влияние на структуру мохового покрова скальных обнажений района исследований. Между тем процесс образования и развития мелкоземно-гумусного материала связан с выветриванием горных пород, т.е. является основным фактором, вызывающим сукцессионные смены растительности на скальных обнажениях (Горчаковский, 1966, 1975; Бардунов, 1974).

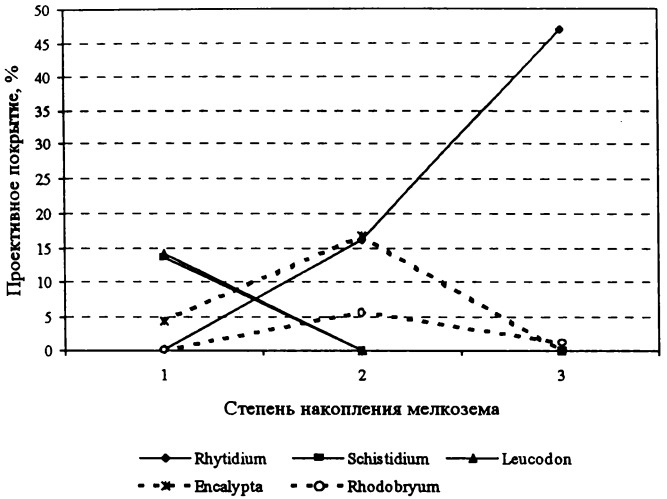

Рис. 7. Зависимость проективного покрытия доминантов разных форм роста от степени накопления мелкозема: 1 – каменистая поверхность без мелкозема; 2 – мелкоземный слой толщиной до 1 см; 3 – скопления гумуса мощностью 2 см и более.

Таблица 2. Влияние абиотических факторов на проективное покрытие литофильных мхов

Виды	Ориентация поверхности	Крутизна поверхности	Степень развития мелкозема
Schistidium apocarpum	0	++	++
Leucodon sciuroides	0	++	++
Dicranum muehlenbeckii	0	++	++
Rhytidium rugosum	0	++	++
Ceratodon purpureus	0	+	++
Rhodobryum roseum	0	+	++
Pylaisiella polyantha	0	+	++
Encalypta streptocarpa	0	0	++
Bryum subelegans	0	0	++
Pohlia cruda	0	0	++
Distichium capillaceum	0	0	++
Hylocomium splendens	0	0	++
Pleurozium schreberi	0	0	++

Примечание. ++ - влияние достоверное; + - на уровне тенденции; 0 – отсутствует.

ГЛАВА 5. ДИНАМИКА МОХОВОГО ПОКРОВА СКАЛИСТЫХ ОБНАЖЕНИЙ

5.1. Эпилитные микросукцессии

На основе сопоставления степени развития мелкоземно-гумусного материала и состава моховых группировок нами выделено 3 стадии микросукцессий, в ходе которых мхи подушковидной и ковровой форм роста сменяются дерновинками и, наконец, сплетениями (табл. 3).

Таблица 3. Смена доминирующих форм роста и жизненных стратегий в ходе эпилитных микросукцессий

Стадия	Субстрат	Крутизна поверхности	Число видов	Доминанты	Формы роста	Стратегии
I	Поверхность	70-90^0	10	Leucodon sciuroides	Mr	Челноки
		50-70^0		Schistidium apocarpum	cu	Колонисты
II	Мелкозем	30-70^0	10	Encalypta streptocarpa	t	Челноки
III	Почва	10-30^0	5	Rhytidium rugosum	W	Постояльцы

5.2. Взаимодействие мхов с лишайниками и сосудистыми растениями

Формирование мохового покрова скалистых обнажений, как правило, начинается после того, как на поверхностях образовались группировки накипных и листоватых лишайников. Однако, во многих случаях мхи поселяются в мелких углублениях и трещинах, образующихся по мере выветривания горной породы на поверхностях, где лишайниковый покров совершенно не развит. Отсутствие какой-либо сопряженности между мхами первой микросукцессионной стадии и эпилитными лишайниками свидетельствует об их независимом поселении на скальных поверхностях, поэтому мхи можно рассматривать в качестве настоящих пионеров зарастания каменистого субстрата.

Мохово-лишайниковые группировки являются начальной стадией первичных сукцессий на скалистых обнажениях. В дальнейшем происходит формирование сообществ высших сосудистых растений.

Петрофильные (*Schivereckia monticola, Minuartia helmii, Thymus uralensis, Asplenium ruta-muraria, Cystopteris fragilis, Polypodium vulgare*) и петрофильно-степные (*Allium rubens, Silene baschkirorum, Elytrigia*

reflexiaristata) виды появляются в составе скальной растительности параллельно с первыми этапами формирования мохового покрова (табл. 4). Постепенно увеличивается доля лугово-степных (*Veronica spicata, Sedum purpureum, Poa angustifolia, Campanula sibirica*) и степных (*Festuca valesiaca, Dianthus versicolor, Vincetoxicum albowianum*) видов и, наконец, вселяются лесные и лесо-луговые (*Pulsatilla flavescens, Seseli libanotis, Fragaria vesca, Antennaria dioica, Galium boreale, Pinus sylvestris*).

Сопряженности между мхами и сосудистыми растениями на первых стадиях микросукцессии отсутствуют, в то время как на третьей они положительны. Это можно объяснить тем, что моховой покров, состоящий преимущественно из видов с формой роста в виде сплетений, представляет хорошую среду для прорастания семян, в том числе и древесных растений, благодаря своей значительной влагоемкости и созданию относительно стабильных температурных условий в прилегающем к почве слое воздуха.

Таблица 4. Сопряженность поселения сосудистых растений со стадиями микросукцессий мхов

Виды сосудистых растений	Стадии микросукцессии		
	I	II	III
Schivereckia monticola	+	+	+
Thymus uralensis	+	+	+
Festuca valesiaca	+	+	+
Minuartia helmii	+	+	
Silene baschkirorum		+	
Veronica spicata		+	
Asplenium ruta-muraria		+	
Polypodium vulgare		+	
Cystopteris fragilis		+	+
Sedum purpureum		+	+
Dianthus versicolor			+
Poa angustifolia			+
Vincetoxicum albowianum			+
Seseli libanotis			+
Pulsatilla flavescens			+
Fragaria vesca			+
Antennaria dioica			+
Pinus sylvestris			+

ВЫВОДЫ

1. В составе бриофлоры скалистых обнажений Среднего Урала выявлено 190 видов листостебельных мхов, относящихся к 94 родам, 37 семействам и 2 подклассам. Из них 100 видов являются облигатными литофилами.

2. Своеобразие флоры мхов, связанное со спецификой условий скально-каменистых экотопов, отражает ее систематическая структура: в состав ведущих семейств входят *Pottiaceae, Grimmiaceae* и *Orthotrichaceae*, представленные в основном облигатными литофилами.

3. В сложении бриофлоры скалистых обнажений Среднего Урала принимают участие виды, относящиеся к бореальному (32%), горному (23%), арктогорному (16%), гипоарктогорному (11%), неморальному (13%) и степному (2%) географическим элементам, а также виды с космополитным распространением (6%). Полученные данные позволяют охарактеризовать изучаемую бриофлору как горную бореальную.

4. Видовой состав листостебельных мхов, обитающих на обнажениях пород разного минералогического состава, неодинаков. Бриофлора гранитов характеризуется самым низким видовым богатством (15 видов облигатных литофилов) и наименьшей спецификой: лишь 4 вида (*Cynodontium asperifolium, Grimmia affinis, Mnium ambiguum, Ulota curvifolia*) отмечены исключительно на этих породах. Бриофлора известняков, напротив, наиболее разнообразна и самобытна: в ее состав входит 53 вида облигатных литофилов, из которых 27 (*Anomodon attenuatus, A.longifolius, Ditrichum flexicaule, Homalia besseri, Plagiomnium confertidens, Timmia austriaca, Tortella tortuosa* и др.) не встречаются на других горных породах.

5. В результате анализа распространения и встречаемости облигатных литофилов на Среднем Урале выявлены редкие виды мхов, имеющие единичные (*Amphidium lapponicum, Campylium calcareum, C. halleri, Funaria pulchella, Myurella sibirica, Seligeria diversifolia* и др.) и весьма немногочисленные (*Bartramia pomiformis, Fabronia ciliaris, Encalypta ciliata, Racomitrium canescens, Seligeria donniana* и др.) местонахождения.

6. В состав мохового покрова скалистых обнажений входят виды, относящиеся к дерновинной (43%), ковровой (32%), подушковидной (8%), древовидной (5%) формам роста и сплетениям (12%). Наибольшее проективное покрытие имеют подушки, грубые коврики и сплетения.

7. На состав и структуру мохового покрова скалистых обнажений оказывают влияние ориентация склонов, крутизна отдельных каменистых поверхностей, а также степень развития на них мелкоземно-гумусного материала.

Бриофлора южных склонов имеет более ксерофильный облик; в моховом покрове доминируют виды, образующие подушки, в то время как проективное покрытие остальных форм роста существенно ниже, чем на северных склонах.

На поверхностях с углом наклона 70-90^0 доминируют грубые коврики (*Leucodon sciuroides*), 30-50^0 – подушки (*Schistidium apocarpum*), 10-30^0 – сплетения (*Rhytidium rugosum*).

8. Степень развития мелкоземно-гумусного материала определяет направление эпилитных микросукцессий мхов, в ходе которых наблюдается переход от подушковидной (*S. apocarpum*) и ковровой (*L. sciuroides*) форм роста к дерновинной (*Encalypta streptocarpa*) и, наконец, к сплетениям (*R. rugosum*), от эксплерентной стратегии (колонисты, челноки) к патиентной (постояльцы).

9. Роль мохового покрова скалистых обнажений сводится не только к совместному с лишайниками участию в процессе педогенеза, но и в регуляции условий, необходимых для прорастания семян и произрастания сосудистых растений, слагающих сообщества более поздних сукцессионных стадий. На это указывает наличие положительных сопряженностей между сосудистыми растениями и мхами, относящимися к заключительной стадии эпилитной микросукцессии.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Гольдберг И.Л. Анализ бриофлоры обнажений серпентинитов Среднего Урала // Вертикаль: Вестн. молодой науки Урала.- Оренбург, 1997.- Т. 2, №1.-С. 50-54.

Гольдберг И.Л. Зависимость видового состава бриофлоры скальных обнажений Среднего Урала от характера горных пород // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне: Материалы конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (1-4 апр. 1997 г., Екатеринбург).- Екатеринбург, 1997.- С. 60-63.

Гольдберг И.Л. Изменение мохового покрова темнохвойных лесов южной тайги в условиях техногенного загрязнения // Экология.- 1997.- №6.- С. 468-470.

Гольдберг И.Л. Адаптации мхов к обитанию в скальных экотопах: жизненные формы и стратегии // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (21-24 апр. 1998 г., Екатеринбург).- Екатеринбург, 1998.- С. 45-53.

Гольдберг И.Л. Материалы к бриофлоре известняковых обнажений Среднего Урала // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков: Тез. докл., представл. II(X) съезду РБО (26-29 мая 1998 г., Санкт-Петербург).- СПб, 1998.- Т. 2.- С. 130-131.

Гольдберг И.Л. Влияние абиотических факторов на состав и структуру мохового покрова скальных обнажений // Развитие идей академика С.С.Шварца в современной экологии: Материалы конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (2-3 апр. 1999 г., Екатеринбург).- Екатеринбург, 1999.- С. 37-45.

Гольдберг И.Л. Редкие для Среднего Урала виды листостебельных мхов // Репродуктивная биология редких и исчезающих видов растений: Тез. докл. Всерос. науч. конф. (21-24 июня 1999 г., Сыктывкар).- Сыктывкар, 1999.- С. 92-93.

Гольдберг