



Научная статья

УДК 582.32(470.51)
<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.51.35>

Бриофлора водоёмов Удмуртской Республики

А. В. Рубцова*

Удмуртский государственный университет, г. Ижевск, Россия
E-mail: atrichum@mail.ru

Аннотация. В ходе бриологических исследований проведена инвентаризация бриофлоры некоторых водоёмов Удмуртии, отмечены места произрастания новых для территории республики мхов, а также видов, занесённых в Красную книгу Удмуртской Республики. Проанализирована эколого-фитоценотическая структура бриофлоры и установлены её особенности в зависимости от влажности, освещённости, кислотности и типа субстрата, а также от типа стратегии и жизненной формы мхов.

Ключевые слова: водоёмы, бриофлора, моховидные, новые виды, Красная книга, Удмуртская Республика.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ «Биоразнообразие природных экосистем Заволжско-Уральского региона: история его формирования, современная динамика и пути охраны» (FEWS-2024-0011).

Для цитирования: Рубцова А. В. Бриофлора водоёмов Удмуртской Республики // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2025. Т. 51. С. 35–45. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.51.35>

Research article

Bryocomponents of Reservoirs of the Udmurt Republic

A. V. Rubtsova*

Udmurt State University, Izhevsk, Russian Federation

Abstract. As a result of studying the bryoflora of reservoirs and watercourses of the Udmurt Republic, 185 species of mosses from 104 genera and 55 families were identified, which is 72,5 % of the total number of mosses in the bryoflora of the Udmurt Republic. In the course of the study, two new species were identified in the bryoflora of reservoirs and watercourses of Udmurtia – *Hygroamblystegium tenax* (Hedw.) Ienn and *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) Cardot. Both species are freshwater oligotrophic hydrohydrophytes that live in fast, cold streams. Also, during the study, populations of 8 species of mosses listed in the Red Book of the republic were found in the reservoirs of Udmurtia. These are *Mnium lycopodioides* Schwägr., *Pellia neesiana* (Gottsche) Limpr., *Philonotis caespitosa* Jur., *Philonotis calcarea* (Bruch et al.) Schimp., *Plagiomnium drummondii* (Bruch et Schimp.) T.J. Kopp., *Ricciocarpus natans* (L.) Corda, *Fontinalis hypnooides* C. Hartm. and *Anomodon longifolius* (Schleich. ex Brid.) Hartm. The leading families in terms of the number of species in the bryophlora of reservoirs are typical boreal families, which also lead in the bryophlora of Udmurtia as a whole (Mniaceae, Amblystegiaceae, Brachytheciaceae, Sphagnaceae, Bryaceae). The leading bryoflora families in the Udmurt Republic include more than half of all species (62,2 %). According

to the preferred hydro regime, hygrophytic (76 species, 41,1 % of the total) and mesophytic (80; 43,2 %) species naturally predominate in the bryophlora of the studied reservoirs and watercourses. In relation to the habitat illumination regime, helioscyophytic bryophytes predominate in the bryophlora of reservoirs and watercourses, as well as in the bryophlora of the Udmurt Republic (95 species, 51,4 %). According to the acidity of the substrate, neutrophilic (32,4 %) and acidoneutrophilic (27,1 %) species predominate, which is natural for forest areas. However, in the southern regions of the republic (Karakulinsky, Kambarsky, Grakhovsky), as well as in settlements where the coastline is landscaped, the participation of basiphilic species increases (up to 12,1 %). According to the types of ecological and phytocenotic strategies, the bryoflora of reservoirs is dominated by groups of perennial stiers (37,8 %) and colonists (35,7 %). The bryoflora of reservoirs is dominated by such life forms as real turf (36,8 %), smooth carpet (16,2 %), vertically branched carpet (15,1 %) and plexus (14,6 %). According to the substrate preference, representatives of 4 groups were noted. Naturally, epigaeal mossy species predominate (41,3 %), which is typical for many bryoflora of the boreal zone.

Keywords: reservoirs, bryoflora, mossy, new species, Red Book, Udmurt Republic.

For citation: Rubtsova A.V. Bryoflora of Reservoirs of the Udmurt Republic. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2025, vol. 51, pp. 35-45. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.51.35> (in Russian)

Введение

В Удмуртской Республике насчитывается более 1,5 тыс. водоёмов и водотоков [Рысин, 2001; Удмуртская Республика, 2008; География Удмуртии, 2009]. Близ них складываются своеобразные экологические условия, позволяющие поселяться многим видам мохообразных: 1) постоянная влажность и наличие капельно-жидкой воды, необходимой для размножения бриофитов [Бардунов, 1984]; 2) вследствие эрозионных процессов (смыывание или сползание почвенных слоев) в таких местообитаниях постоянно присутствует нарушенный почвенный покров, в застаниии которого принимают участие мохообразные, образующие куртины и дерновинки и способствующие дальнейшему поселению других высших растений; 3) поверхностные и подземные воды выносят на поверхность минеральные вещества, определяющие кислотность воды и почвы и, соответственно, видовой состав бриофитов; 4) относительно низкая температура подземных вод способствует поселению и проникновению в бриофлору Удмуртии холодолюбивых видов. Перечисленные благоприятные для поселения мохообразных условия формируют развивающийся возле большинства водоёмов обильный моховой покров, часто сложенный редкими для территории республики видами.

Цели настоящей работы: выявление видового состава, установление таксономических и экологических особенностей бриофлоры водоёмов Удмуртской Республики.

Материалы и методы

Материалами послужили сборы бриологического материала, выполненные в 2004–2020 гг. в ходе изучения бриофлоры Удмуртской Республики. С применением детально-маршрутного метода обследованы около 750 водоёмов и водотоков в разных районах региона. Ряд водоёмов и водотоков (Ижевский, Воткинский и Пудемский пруды; береговая линия рек Камы, Вятки, Кильмези, Валы и Чепцы в пределах административных границ рес-

публики; родники Викурдан (Якшур-Бодьинский р-н), Святой ключ (Каракулинский р-н), Важнин ключ (г. Ижевск) и др.) обследованы с целью выявления видового состава мохообразных целенаправленно, прочие – в ходе общих бриологических маршрутов. Образцы отбирались как в самом водоёме или водотоке, так и вдоль береговой линии в пределах 50 м от уреза воды. Гербарный материал (около 2500 образцов) собран по традиционным методикам и хранится в Гербарии Удмуртского университета (UDU). Кроме собственных сборов, использованы материалы сборов других коллекторов (О. Г. Баранова, А. Н. Пузырев, Н. В. Холмогорова), а также литературные данные [Новые … , 2015].

Идентификация видов проводилась по общепринятым в бриологии методам (сравнительно-морфологический, анатомо-морфологический) с помощью оптического оборудования с использованием определителей и определятельных ключей [Шляков, 1975; 1976; 1979; 1980; 1981; 1982; Игнатов, Игнатова, 2003; 2004; Потемкин, Софонова, 2009; Флора … , 2017; 2018; 2020; 2022]. Номенклатура видов мохообразных соответствует принятой в бриологической литературе [Флора … , 2017; 2018; 2020; 2022; An annotated … , 2020] с дополнениями по отдельным таксонам [Hedenas, 2017; Unity … , 2020; On the genus … , 2023].

Результаты и обсуждение

Речная сеть региона относится к бассейнам Камы и Вятки, её густота составляет около 0,5–0,6 км/км² [Рысин, 2001]. Более 7 тыс. водотоков (95 % от общего количества всех рек Удмуртии) имеют длину менее 10 км. Малых рек (длиной до 100 км) насчитывается 368, их общая длина превышает 8 тыс. км¹. На территории Удмуртии имеется около 800 прудов общей площадью 8433 га. Большинство из них небольшие – от 0,5 до 30 га. Крупными являются Ижевский (2400 га), Воткинский (1880 га), Камбарский (400 га) и Пудемский (350 га) пруды². Озёра представлены старичными водоёмами в поймах Камы, Чепцы, Кильмези, Ижа и других рек (их общая площадь – 2416 га)³. В Удмуртии около 750 болот общей площадью 59,0 тыс. га (около 3 % от общей площади региона) [Удмуртская … , 2008], наибольшее количество болот встречается на западе и севере, наименьшее – на востоке и юге территории, особенно в местах близкого залегания к поверхности пермских известняков. Преобладает низинный (эвтрофный) тип болот [Рысин, 2001].

Климат умеренно-континентальный с продолжительной холодной и многоснежной зимой, тёплым летом и хорошо выраженным переходными сезонами весной и осенью. Среднегодовая температура воздуха около 2,5 °C. Продолжительность периода с положительными среднесуточными темпера-

¹ Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Удмуртской Республики в 2023 году» / М-во природ. ресурсов и охраны окружающей среды Удмурт. Респ., Упр. охраны окружающей среды и природопользования Минприроды Удмурт. Респ. 2024. 247 с. URL: <https://mpr.udmurt.ru/public/2024/img/11/2024/Гос%20Доклад%20на%20сайт%202024.pdf>

² Там же.

³ Там же.

турами около 208 дней. Сумма активных температур (выше 15 °C) равна 1430 °C. За год в среднем выпадает 556 мм осадков [География … , 2009].

Основными типами почв являются дерново-подзолистые, смешанные лесные оподзоленные и дерново-карбонатные [Ковриго, 2004]. Удмуртия находится в Камско-Печёрско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таёжной провинции, относящейся к Евроазиатской таёжной области [Удмуртская … , 2008]. Северная часть региона входит в подзону южной тайги, южная – в подзону широколиственно-хвойных лесов [Удмуртская … , 2008]. Территория республики характеризуется значительным разнообразием растительных сообществ, преобладающими типами являются лесные фитоценозы [География … , 2009].

В результате изучения бриофлоры водоёмов и водотоков Удмуртской Республики выявлены 185 видов мохообразных из 104 родов и 55 семейств, что составляет 72,5 % от общего числа мохообразных в бриофлоре территории [Рубцова, 2024]. Все обнаруженные бриофиты принадлежат к двум отделам – *Marchantiophyta* (31 вид) и *Bryophyta* (154 вида).

В ходе исследований выявлены два новых для территории республики вида – гигроамблистегиум прочный *Hygroamblystegium tenax* (Hedw.) Ienn и ринхостегиум береговой *Rhynchostegium ripariooides* (Hedw.) Cardot. Оба являются пресноводными олиготрофными гидрогигрофитами, обитающими в быстрых холодных ручьях. Выявлены в родниках, где складываются определённые условия гидро- и терморежима.

H. tenax – гемикосмополитный плюризональный вид, известный из Западной Европы, Северной Африки, Южной Сибири, Средней Азии, Северной и Южной Америки. Обитает в быстрых и холодных ручьях, обычно на выходах известняков [Игнатов, Игнатаева, 2004]. В Удмуртии отмечен однажды в роднике Викурдан (окр. дер. Эрестем, Увинский р-н) [Новые … , 2015]. *Rh. ripariooides* также является гемикосмополитным плюризональным видом с распространением в Европе, Африке и на Ближнем Востоке. В России обычен на Западном Кавказе, изредка встречается на Урале и единично в равнинной части. Характерен для быстрых холодных ручьёв на выходах известняков или в водоёмах с жёсткой водой [Игнатов, Игнатаева, 2004]. В Удмуртии отмечен дважды – в роднике Викурдан (окр. дер. Эрестем, Увинский р-н) [Новые … , 2015] и в роднике на р. Карлутке (г. Ижевск) [Рубцова, 2024].

Обнаружены также новые популяции восьми видов мохообразных, занесённых в Красную книгу республики [Красная … , 2023]: *Mnium lycopodioides* Schwägr., *Pellia neesiana* (Gottsche) Limpr., *Philonotis caespitosa* Jur., *Ph. calcarea* (Bruch et al.) Schimp., *Plagiomnium drummondii* (Bruch et Schimp.) T.J. Kop., *Ricciocarpus natans* (L.) Corda, *Fontinalis hypnoides* C. Hartm. и *Anomodon longifolius* (Schleich. ex Brid.) Hartm.

Виды рода *Philonotis*, а также *P. neesiana* и *A. longifolius* обитают на ключевых болотах, сырых почвенных обнажениях по берегам рек, в местах выхода ключей, на заболоченных лугах, застраивающих кюветах и карьерах [Красная … , 2023]. На территории Удмуртии эти три вида собраны в местах выхода ключей на сильно карбонатной почве. *M. lycopodioides* и

P. drummondii являются типичными лесными гемибореальными видами со спорадическим распространением по территории России и Удмуртии [Игнатьев, Игнатьева, 2004; Красная ..., 2023]. Лимитирующими факторами для них являются изменение условий увлажнения и освещения, а также вырубки в старовозрастных лесных фитоценозах [Красная ..., 2023]. *R. natans* и *F. hypnoides* связаны со старичными водоёмами по берегам крупных рек (Кама, Вятка, Кильмезь) [Красная ..., 2023], где поселяются на почве или в воде на гнилой древесине.

Ведущими по числу видов семействами в бриофлоре водоёмов являются типичные бореальные семейства (табл.), которые также лидируют и в бриофлоре Удмуртии в целом [Рубцова, 2024], однако статус многих из них существенно изменяется.

Таблица

Характеристика видового богатства ведущих по числу видов семейств в бриофлоре
Удмуртской Республики

Семейство	Бриофлора водоёмов республики		Бриофлора территории республики в целом [по: Рубцова, 2024]	
	Число видов, %	Ранг	Число видов, %	Ранг
Mniaceae	17 (9,2)	1	18 (7,1)	2–3
Amblystegiaceae	15 (8,1)	2–3	18 (7,1)	2–3
Brachytheciaceae	15 (8,1)	2–3	16 (6,3)	4
Sphagnaceae	12 (6,5)	4–5	22 (8,6)	1
Bryaceae	12 (6,5)	4–5	12 (4,7)	5
Polytrichaceae	8 (4,3)	6	9 (3,5)	7–8
Dicranaceae	6 (3,2)	7	11 (4,3)	6
Dicranellaceae	5 (2,7)	8–13	7 (2,7)	9
Pottiaceae	5 (2,7)	8–13	9 (3,5)	7–8
Calliergonaceae	5 (2,7)	8–13	6 (2,4)	10–12
Hylocomiaceae	5 (2,7)	8–13	6 (2,4)	10–12
Ricciaceae	5 (2,7)	8–13	6 (2,4)	10–12
Lophocoleaceae	5 (2,7)	8–13	5 (1,9)	13
Всего	115 (62,2)		145 (56,9)	

Например, достаточно низкий ранг в бриофлоре исследованных водоёмов имеет лидирующее в бриофлоре республики семейство Sphagnaceae (см. табл.), поскольку большинство представителей данного семейства предпочитает не только увлажнённые и переувлажнённые местообитания, но соответствующую кислотность субстратов. Существенно возрастает роль представителей семейства Mniaceae, которые предпочитают поселяться в полузатоплённых местообитаниях по берегам малых рек и ручьёв.

Ведущие по числу видов семейства в бриофлоре водоёмов Удмуртской Республики объединяют более половины всех видов (62,2 %), при этом среднее число видов в семействе составляет 3,4. Достаточно велико число одновидовых семейств – 27, во многие из которых входят часто встречающиеся и образующие крупные по площади дерновинки виды (Lophoziaceae, Aulacomniaceae, Blasiaceae, Blepharostomataceae, Climaciaceae, Conocephalaceae, Scopidiaceae, Marchantiaceae).

По предпочтаемому гидрорежиму в бриофлоре исследованных водоёмов и водотоков закономерно преобладают гигрофитные (76 видов, 41,1 % от общего числа) и мезофитные виды (80; 43,2 %). Достаточно велика роль ксерофитных мохообразных (17; 9,2 %): в основном это типичные эпифиты и эпилиты, поселяющиеся в непосредственной близости от воды (например, на стволе дерева или обрывистом берегу). Здесь для них складываются благоприятные для роста условия, что позволяет им развивать крупные дерновинки (*Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., *Pseudeleskeella nervosa* (Brid.) Nyholm, *Schistidium submuticum* H.N. Blom, *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Brid. и др.).

По отношению к режиму освещения местообитаний в бриофлоре водоёмов и водотоков, как и в бриофлоре Удмуртской Республики в целом, преобладают гелиосциофитные бриофиты (95 видов, 51,4 %). Сциофитные мохообразные, в основном поселяющиеся под покровом леса, на стенах оврагов по берегам водоёмов, насчитывают 57 видов (30,8 %). Преобладают здесь представители семейств *Mniaceae*, *Lophocoleaceae* и *Dicranaceae*.

По кислотности субстрата преобладают нейтрофильные (32,4 %) и ацидонейтрофильные (27,1 %) виды, что закономерно для лесных зон. Однако в южных районах республики (Каракулинский, Камбарский, Граховский), а также в пределах населённых пунктов, где береговая линия благоустроена, возрастает участие базифильных видов (до 12,1 %). В южных районах преобладают карбонатные почвы, подземные и поверхностные воды выносят на поверхность частицы известковых пород и тем самым подщелачивают субстраты. Так, в местах выхода родников развиваются синузии крупных бокоплодных базифильных мхов *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce, *Palustriella commutata* (Hedw.) Ochyra, *P. decipiens* (De Not.) Ochyra, также встречаются *Philonotis calcarea* (Bruch & Schimp.) Schimp. и *Aneura pinguis* (L.) Dumort.

По берегам водоёмов с благоустроенной береговой линией (обычно в населённых пунктах) подходы к воде, выходы родников выложены строительными материалами (гравий, бетонные плиты и пр.), которые также могут иметь щелочную реакцию. Антропогенная нагрузка не позволяет развиваться здесь крупным бриофитам и поэтому в таких участках преобладают синузии мелких верхоплодных мхов из семейства *Pottiaceae* (*Streblotrichum convolutum* (Hedw.) P. Beauv., *Barbula unguiculata* Hedw., *Didymodon rigidulus* Hedw.).

По типам эколого-фитоценотических стратегий [During, 1992; Азнабеева, 2017] в бриофлоре водоёмов преобладают группы многолетних стайеров (37,8 %) и колонистов (35,7 %). Первые поселяются в основном по берегам лесных речек, ручьёв, стариц, редко посещаемых людьми. Антропогенная нагрузка здесь минимальна, берега застают гигрофитной растительностью. Для поселения бриофитов остаётся лишь небольшая часть береговой линии, часто с обнажённой, регулярно заливаемой почвой. В таких условиях развиваются сообщества многолетних стайеров, хорошо приспособленных к стабильным или регулярно флюктуирующими условиям. Они характеризуются большой продолжительностью жизни, низкой активностью вегетативного и полового размножения (*Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Hylocomiadelphus triquetrus* (Hedw.) Ochyra & Stebel, *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr, многие представители родов *Drepanocladus*, *Brachythecium*, *Dicranum*).

Колонисты же преобладают по нарушенным берегам водоёмов, на обрывах. Эти виды типичны для начальных стадий первичных и вторичных сукцессий и характеризуются средней продолжительностью жизни, небольшой скоростью роста, высокой степенью репродуктивного усилия. Вегетативное размножение играет основную роль на ранних стадиях жизни, спорофиты образуются часто (*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Brachythecium salebrosum* (Hoffm. ex F. Weber & D. Mohr) Schimp., *Ptychostomum imbricatum* (Mull. Hal.) Holyoak & N. Pedersen, *Dicranella varia* (Hedw.) Schimp., *Didymodon rigidulus*, *Ditrichum heteromallum* (Hedw.) E. Britton, *D. pusillum* (Hedw.) Hampe).

Условия влажности, освещения, кислотности и типа субстрата определяют набор жизненных форм мохообразных в конкретной бриофлоре [Glime, 2020; Азнабаева, 2017]. Для классификации жизненных форм мохообразных обычно используется система форм роста бриофитов [Gimingham, Robertson, 1950], которая учитывает строение всей дерновинки мха, тесно связанное с условиями среды обитания [Улычна, Гапон, Кулик, 1989]. В бриофлоре водоёмов преобладают такие жизненные формы, как настоящая дерновина (36,8 %), гладкий ковёр (16,2 %), вертикально-ветвистый ковёр (15,1 %) и сплетение (14,6 %). Настоящая дерновина характерна для верхоплодных мхов, которые имеют вертикальные стебли и отсутствующее или редкое ветвление (*Streblotrichum convolutum*, *Barbula unguiculata*, *Bryum argenteum* Hedw., *Dicranella schreberiana* (Hedw.) Dixon, *Polytrichum piliferum* Hedw.). Такая жизненная форма защищает от усиленного испарения. Обычно она широко распространена в сухом и жарком климате или в холодных и ветреных местообитаниях [Шабета, Рыковский, Парфенов, 2016]. В бриофлоре водоёмов эту жизненную форму имеют виды, поселяющиеся на некотором отдалении от воды – на стенах оврагов, обрывистых берегах, стволах деревьев и валежнике.

Для видов с формой роста сплетение и вертикально-ветвистые ковры (*Hylocomiadelphus triquetrus*, *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., *Abietinella abietina*, *Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Schimp., *B. salebrosum*, *D. polygamus* (Schimp.) Hedenäs, *Hygroamblystegium varium* (Hedw.) Mönk.) удержание влаги является вторичным, тогда как основное предназначение таких форм – получение достаточного количества света, особенно в условиях постоянного затенения [Шабета, Рыковский, Парфенов, 2016; Азнабаева, 2017]. Гладкий ковёр образуют растения, побеги которых рас простёрты по поверхности субстрата, боковые ветви обычно расположены горизонтально или отсутствуют, а ризоиды располагаются по всей длине стебля (*Jochenia pallescens* (Hedw.) Hedenas, Schlesak & D. Quandt, виды рода *Plagiothecium*, вегетативные побеги *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T.J. Kop.).

В бриофлоре водоёмов и водотоков Удмуртской Республики присутствуют виды с другими формами роста: подушковидная дерновина и талломный ковёр (по 5,4 %), подушка и водная плавающая форма (по 2,2 %), веер (1,1 %), дендроидная форма и рыхлая дерновина (по 0,5 %).

По субстратному предпочтению отмечены представители четырёх групп. Закономерно преобладают эпигейные виды мохообразных (41,3 %), что характерно для многих бриофлор boreальской зоны [Дьяченко, 1999; Шубина, Железнova, 2002]. Эпиксильные мхи составляют 30,3 % и поселяются на валежнике вдоль ручьёв, ветках и стволах, погруженных в воду, колодах и элементах оформления береговой линии водоёмов, деревянных опорах мостов. Отмечено достаточно много эпифитов (17,6 %), которые из-за высокой влажности воздуха развиваются здесь значительные по площади синузии. Преобладают комлевые эпифиты (12,9 %), настоящих эпифитов намного меньше (4,7 %). При этом к типичным представителям первых (виды из родов *Plagiothecium*, *Plagiomnium*) присоединяются и эпигейные виды, которые не могут занять традиционный для них субстрат в связи с изменениями условий обитания (подтопление берега) или возросшей конкуренцией со стороны других бриофитов или сосудистых растений. На каменистоподобных субстратах (бетонные блоки, кирпичи, ПГС и прочее), которыми оформляют берега водоёмов или выходы родников в населённых пунктах, поселяются эпилитные бриофиты (10,8 %). Эта субстратная группа не характерна для бриофлоры Удмуртии в целом, так как на территории республики отсутствуют выходы каменистых пород. Участие эпилитных видов в сложении бриофлоры повышается в населённых пунктах и прочих антропогенно освоенных местообитаниях, насыщенных подобными субстратами.

Заключение

Таким образом, была исследована бриофлора некоторых водоёмов и водотоков Удмуртской Республики, определён её таксономический состав (185 видов, 104 рода, 55 семейства), выявлены популяции новых для республики бриофитов (*Hygroamblystegium tenax* и *Rhynchostegium ripariooides*) и видов, занесённых в Красную книгу Удмуртской Республики [2023] (*Mnium lycopodioides*, *Pellia neesiana*, *Philonotis caespitosa*, *Philonotis calcarea*, *Plagiomnium drummondii*, *Ricciocarpos natans*, *Fontinalis hypnoides* и *Anomodon longifolius*). Отмечено, что в бриофлоре водоёмов преобладают эпигейные (41,3 %), гелиосциофитные (51,4 %), мезофитные (43,2 %), нейтрофильные (32,4 %) виды со стратегиями многолетних стайеров (37,8 %) и колонистов (35,7 %), имеющих жизненную форму настоящая дерновина (36,8 %).

Список литературы

- Азнабаева С. М. Флора мохообразных Башкирского Зауралья: дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2017. 182 с.
- Бардунов Л. В. Древнейшие на суше. Новосибирск : Наука, 1984. 96 с.
- География Удмуртии: природные условия и ресурсы / И. И. Рысин (ред.). Ижевск : Удмурт. ун-т, 2009. 450 с.
- Дьяченко А. П. Флора листостебельных мхов Урала. Ч. 2. Екатеринбург : Изд-во Урал. гос. пед. ун-та, 1999. 384 с.
- Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. Sphagnaceae–Hedwigiaceae. М. : КМК, 2003. С. 1–608.
- Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 2. Fontinalaceae–Amblystegiaceae. М. : КМК, 2004. С. 609–944.

- Ковриго В. П. Почвы Удмуртской Республики. Ижевск : Изд-во Ижев. ГСХА, 2004. 490 с.
- Красная книга Удмуртской Республики: животные, растения, лишайники, грибы / ред. О. Г. Баранова, Н. И. Науменко. Белгород : Константа, 2023. 500 с.
- Новые бриологические находки. 4 / Е. В. Софронова, О. М. Афонина, Т. В. Акатова, Е. Н. Андреева, Э. З. Баишева, А. Г. Безгодов, И. В. Благовещенский, Е. А. Боровичев, Е. В. Чемерис, А. М. Чернова, И. В. Чернядьева, Г. Я. Дорошина, Н. В. Дударева, С. В. Дудов, М. В. Дулин, В. Э. Федосов, С. М. Габитова, М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова, О. А. Капитонова, С. Г. Казановский, В. М. Коткова, О. В. Лавриненко, Ю. С. Мамонтов, А. Межака, О. А. Мочалова, И. А. Николаев, Э. Ю. Носкова, А. А. Нотов, Д. А. Филиппов, О. Ю. Писаренко, Н. Н. Попова, А. Д. Потёмкин, Е. И. Розанцева, В. В. Телеганова, Ц. Цэгмэд, В. И. Золотов // Arctoa. 2015. Т. 24, № 1. С. 224–264. <https://doi.org/10.15298/arctoa.24.23>
- Потемкин А. Д., Софронова Е. В. Печеночники и антоцеротовые России. СПб. ; Якутск : Бостон-Спектр, 2009. Т. 1. 368 с.
- Рубцова А. В. Бриофлора Удмуртской Республики. Ижевск : Удмурт. ун-т, 2024. 169 с.
- Рысин И. И. Поверхностные воды // Завьяловский район: природа, история, экономика / Н. Г. Ильминских (ред.). Ижевск : Полиграфкомбинат, 2001. С. 36–43.
- Удмуртская Республика : энциклопедия / В. В. Туганаев (ред.). Ижевск : Удмуртия, 2008. 767 с.
- Улычна К. О., Гапон С. В., Кулик Т. Г. К методике изучения эпифитных моховых обрастаний // Проблемы бриологии в СССР. Л. : Наука, 1989. С. 201–206.
- Флора мхов России. Т. 2. Oedipodiales – Grimiales / ред. М. С. Игнатов. М. : КМК, 2017. 560 с. // Arctoa, т. 26, прил. 1.
- Флора мхов России. Т. 4. Bartramiales – Aulacomniales / ред. М. С. Игнатов. М. : КМК, 2018. 543 с. // Arctoa, т. 27, прил. 1.
- Флора мхов России. Т. 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae) / М. С. Игнатов (ред.). М. : КМК, 2020. 600 с. // Arctoa, т. 29, прил. 1.
- Флора мхов России. Том 6. Calliergonaceae – Amblystegiaceae / М. С. Игнатов (ред.). М. : КМК, 2022. 472 с. // Arctoa, т. 30, прил. 1.
- Шабета М. С., Рыковский Г. Ф., Парфенов В. И. Мохообразные хвойных лесов Беларуси. Saarbrücken : Lap Lambert Academic Publ., 2016. 175 с.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи. Морфология, филогения, классификация. Л. : Наука, 1975. 148 с.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1. Л. : Наука, 1976. 92 с.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 2. Л. : Наука, 1979. 190 с.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 3. Л. : Наука, 1980. 190 с.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 4. Л. : Наука, 1981. 225 с.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 5. Л. : Наука, 1982. 196 с.
- Шубина Т. П., Железнова Г. В. Листостебельные мхи равнинной части средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург : Изд-во УроСАН, 2002. 159 с.
- Glime J. M. Adaptive Strategies: Growth and Life Forms. Ch. 4–5 // Bryophyte Ecology. Vol. 1. Physiological Ecology. Michigan Technological University. 2020. <https://digitalcommons.mtu.edu/bryo-ecol-subchapters/18/>
- An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus / N. G. Hodgetts, L. Soderstrom, T. L. Blockeel, S. Caspari, M. S. Ignatov, N. A. Konstantinova, N. Lockhart, B. Papp, C. Schrock, M. Sim-Sim, D. Bell, N. E. Bell, H. H. Blom, M. A. Bruggeman-Nannenga, M. Brugues, J. Enroth, K. I. Flatberg, R. Garilleti, L. Hedenas, D. T. Holyoak, V. Hugonnot, I. Kariyawasam, H. Kockinger, J. Kučera, F. Lara, R. D. Porley // J. Bryol. 2020. Vol. 42, Is. 1. P. 1–116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>
- During H. J. Ecological classifications of bryophytes and lichens // Bryophytes and lichens in a changing environment / J. W. Bates, A. M. Farmer (eds.). Oxford : Clarendon Press, 1992. P. 1–31.
- Gimingham C. H., Robertson E. T. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities // Trans. Brit. Bryol. Soc. 1950. Vol. 1. P. 330–344. <https://doi.org/10.1179/006813850804878734>
- Hedenas L. Scandinavian *Oncophorus* (Bryopsida, Oncophoraceae): species, cryptic species, and intraspecific variation. Eur. J. Taxon. 2017. Vol. 315. P. 1–34. <https://doi.org/10.5852/ejt.2017.315>

On the genus *Oncophorus* (Rhabdoweisiaceae, Bryophyta) in Russia / O. M. Afonina, O. D. Dugarova, V. E. Fedosov, D. Ya. Tubanova // Novosti sistematiki nizshikh rastenii. 2023. Vol. 57, N 1. – P. 123–142. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2023.57.1.123>

Unity in diversity: phylogenetics and taxonomy of Rhabdoweisiaceae (Dicranales, Bryophyta) / V. E. Fedosov, A. V. Fedorova, J. Larrahn, M. B. Santoss, M. Stech, J. Kucera, J. C. Brinda, D. Ya. Tubanova, M. V. Konrat, E. A. Ignatova, M. S. Ignatov // Bot. J. Linn. Soc. 2020. Vol. XX. P. 1–23. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boa087>

References

- Aznabaeva S.M. *Flora mohoobraznyh Bashkirskogo Zaural'ya* [Flora of mosses of the Bashkir Trans-Urals: Candidate in Biology dissertation abstract], Ufa, 2017, 182 p. (in Russian)
- Bardunov L.V. *Drevneishie na sushe* [The oldest on land]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1984, 159 p. (in Russian)
- Geografiya Udmurtii: prirodnye resursy* [Geography of Udmurtia: natural resources]. Izhevsk, Udmurt University Publ., 2009, 450 p. (in Russian)
- D'yachenko A.P. *Flora listostebel'nykh mkhov Urala. Ch.2.* [Flora of leaf-stemmed mosses of the Ural. Pt. 2], Ekaterinburg, Ural St. Pedag. Univ. Publ., 1999, 384 p. (in Russian)
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. *Flora mkhov sredney chasti evropeyskoy Rossii* [Moss flora of middle part of European Russia], Moscow, KMK Publ., 2003, vol. 1, pp. 609-944 (in Russian)
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. *Flora mkhov sredney chasti evropeyskoy Rossii* [Moss flora of middle part of European Russia], Moscow, KMK Publ., 2004, vol. 2, 609-944 p. (in Russian)
- Kovrigo V.P. *Pochvy Udmurtskoj Respubliki* [Soils of the Udmurt Republic]. Izhevsk, Izhevsk St. Agricult. Acad. Publ., 2004, 490 p. (in Russian)
- Krasnaya kniga Udmurtskoj Respubliki: zhivotnye, rasteniya, lishayniki, griby* [The Red Book of the Udmurt Republic]. O.G. Baranova, N.I. Naumenko (eds.). Belgorod, Konstanta Publ., 2023, 500 p. (in Russian)
- Sofronova E.V., Afonina O.M., Akatova T.V., Andreeva E.N., Baisheva E.Z., Bezgodov A.G., Blagoveshchenskiy I.V., Borovichev E.A., Chemeris E.V., Chernova A.M., Chernyad'eva I.V., Doroshina G.Ya., Dudareva N.V., Dudov S.V., Dulin M.V., Fedosov V.E., Gabitova S.M., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kapitonova O.A., Kazanovskiy S.G., Kotkova V.M., Lavrinenco O.V., Mamontov Yu.S., Mezhaka A., Mochalova O.A., Nikolaev I.A., Noskova E.Yu., Notov A.A., Filippov D.A., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Potemkin A.D., Rozantseva E.I., Teleganova V.V., Tsegmed Ts., Zolotov V.I. *Novyye briologicheskie nakhodki 4* [New bryophyte records 4]. Arctoa, 2015, vol. 24, no. 1, pp. 224-264. <https://doi.org/10.15298/arctoa.24.23>
- Potemkin A.D., Sofronova E.V. *Pechenochniki i antocerotovye Rossii* [Liverworts and anthocerotes of Russia]. St.- Petersb.; Yakutsk, Boston-Spektr Publ., 2009, vol. 1, 368 p. (in Russian)
- Rubtsova A.V. *Brioflora Udmurtskoj Respubliki* [Bryoflora of Udmurt Republic]. Izhevsk, Udmurt University Publ., 2024, 169 p. (in Russian)
- Rysin I.I. *Poverhnostnye vody* [Surface waters]. *Zav'yalovskii raion: priroda, istoriya, ekonomika* [Zavyalovsky district: nature, history, economy]. N.G. Ilminskikh (ed.). Izhevsk, Polygraphcombinat Publ., 2001, pp. 36-43. (in Russian)
- Udmurtskaya Respublika: Enciklopediya* [Udmurt Republic: Encyclopedia]. V.V. Tuganaev (ed.). Izhevsk, Udmurtia Publ., 2008, 873 p. (in Russian)
- Ulychna K.O., Gapon S.V., Kulik T.G. K metodike izucheniya epifitnykh mokhovykh obrastaniy [On the methodology of studying epiphytic moss fouling] *Problemy briologii v SSSR* [Problems in Bryology in USSR]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1989, pp. 201-206 (in Russ.)
- Flora mhof Rossii. Tom 2. Oedipodiiales – Grimmiales* [Flora of mosses of Russia. Vol. 2. Oedipodiiales – Grimmiales]. M.S. Ignatov (ed.). Moscow, KMK Publ., 2017, 560 p. / Arctoa, vol. 26, app. 1. (in Russian)
- Flora mhof Rossii. Tom 4. Bartramiales – Aulacomniales* [Flora of mosses of Russia. Volume 4. Bartramiales – Aulacomniales]. M.S. Ignatov (ed.). Moscow, KMK Publ., 2018, 543 p. / Arctoa, vol. 27, app. 1. (in Russian)
- Flora mhof Rossii. Tom 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae)*. [Flora of mosses of Russia. Volume 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae)]. M.S. Ignatov (ed.). Moscow, KMK Publ., 2020, 600 p. / Arctoa, vol. 29, app. 1. (in Russian)

Flora mхov Rossii. Tom 5. Calliergonaceae – Amblystegiaceae. [Flora of mosses of Russia. Volume 6. Calliergonaceae – Amblystegiaceae]. M.S. Ignatov (ed.). Moscow, KMK Publ., 2022, 472 p. / Arctoa, vol. 30, app. 1. (in Russian)

Shabeta M.S., Rykovskiy G.F., Parfenov V.I. *Mokhoobraznye khvoynyykh lesov Belarusi* [Mosses of coniferous forests of Belarus]. Saarbrücken, Lap Lambert Acad. Publ., 2016, 175 p. (in Russian)

Shlyakov R.N. *Pechenochnye mhi. Morfologiya, filogeniya, klassifikaciya* [Liver mosses. Morphology, phylogeny, classification]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1975, 148 p. (in Russian)

Shlyakov R.N. *Pechenochnye mhi Severa SSSR. Vyp. 1* [Liver mosses of the North of the USSR. Is. 1]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1976, 92 p. (in Russian)

Shlyakov R.N. *Pechenochnye mhi Severa SSSR. Vyp. 1* [Liver mosses of the North of the USSR. Is. 2]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1979, 190 p. (in Russian)

Shlyakov R.N. *Pechenochnye mhi Severa SSSR. Vyp. 3* [Liver mosses of the North of the USSR. Is. 3]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1980, 190 p. (in Russian)

Shlyakov R.N. *Pechenochnye mhi Severa SSSR. Vyp. 4* [Liver mosses of the North of the USSR. Is. 4]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1981, 225 p. (in Russian)

Shlyakov R.N. *Pechenochnye mhi Severa SSSR. Vyp. 4* [Liver mosses of the North of the USSR. Is. 5]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1982, 196 p. (in Russian)

Shubina T.P., Zheleznova G.V. *Listostebel'nye mkhi ravninnoy chasti sredney taygi evropeyskogo Severo-Vostoka* [Leaf-stemmed mosses of the lowland part of the middle taiga of the European Northeast]. Ekaterinburg, UB RAS Publ., 2002, 159 p. (in Russian)

Glime J.M. Adaptive Strategies: Growth and Life Forms. Ch. 4-5 / J.M. Glime // *Bryophyte Ecology. Vol. 1. Physiological Ecology*. Michigan Technological University, 2020. Available at: <https://digitalcommons.mtu.edu/bryo-ecol-subchapters/18/>

Hodgetts N.G., Soderstrom L., Blockeel T.L., Caspary S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schrock C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Blom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugues M., Enroth J., Flatberg K.I., Garilletti R., Hedenas L., Holyoak D.T., Hungonnot V., Kariyawasam I., Kockinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *J. Bryol.*, 2020, vol. 42, is. 1, pp. 1-116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>

During H. J. Ecological classifications of bryophytes and lichens // *Bryophytes and lichens in a changing environment* / Bates J.W., Farmer A.M. (eds.). Oxford: Clarendon Press, 1992, pp. 1-31.

Gimingham C.H., Robertson E.T. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities. *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, 1950, vol. 1, pp. 330-344. <https://doi.org/10.1179/006813850804878734>

Hedenas L. Scandinavian *Oncophorus* (Bryopsida, Oncophoraceae): species, cryptic species, and intraspecific variation. *Eur. J. Taxon.*, 2017, vol. 315, pp. 1-34. <https://doi.org/10.5852/ejt.2017.315>

Afonina O.M., Dugarova O.D., Fedosov V.E., Tubanova D.Ya. On the genus *Oncophorus* (Rhabdoweisiaceae, Bryophyta) in Russia. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 2023, vol. 57, no. 1, pp. 123-142. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2023.57.1.123>

Fedorova V.E., Fedorova A.V., Larrahn J., Santoss M.B., Stech M., Kucera J., Brinda J.C., Tubanova D.Ya., Konrat M.V., Ignatova E.A., Ignatov M.S. Unity in diversity: phylogenetics and taxonomy of Rhabdoweisiaceae (Dicranales, Bryophyta). *Bot. J. Linn. Soc.*, 2020, vol. XX, pp. 1-23. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa087>

Сведения об авторах

Рубцова Анна Викторовна
кандидат биологических наук, доцент,
ведущий научный сотрудник
Удмуртский государственный университет
Россия, 426034, г. Ижевск,
ул. Университетская, 1, корп. 1
e-mail: atrichum@mail.ru

Information about authors

Rubtsova Anna Viktorovna
Candidate of Sciences (Biology), Associate
Professor, Leading Research Scientist
Udmurt State University
Lead Specialist
1/1, Universitetskaya st., Izhevsk, 426034,
Russian Federation
e-mail: atrichum@mail.ru