



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.02.132>

Епіфітні бріоценози у біотопах неморальних лісів

Яків П. ДІДУХ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна
ya.didukh@gmail.com

Didukh Ya.P. 2019. **Epiphytic bryocoenoses in the nemoral forest biotopes.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(2): 132–143.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. Epiphytic bryocoenoses in nemoral forests are considered from the standpoint of their consortive topical connections with tree trunks. The role of bryocoenoses in maintaining sustainability of forest ecosystems is highlighted. The sustainability is determined by accumulation of maximum energy in woodlands and depends on high diversity of eco-niches, which provide their larger density in eco-space. The research was conducted on two sites: Polyana village, Transcarpathian Region (*Carpineto-Fagetum*, *Carici pilosae-Carpinetum*) and the Feofaniya forest near Kyiv city (*Galeobdolon lutei-Carpinetum*). The total sample comprised 105 trees (*Quercus petraea*, *Q. robur*, *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Acer platanoides*). A biotope of nemoral forests is considered as a complex of combined high-level syntaxa registered on tree trunks, including microalgae aerophytic communities (*Desmococcetea olivacei*), lichenocenoses (*Leprarietea candelaris*, *Physcietea*, *Arthonio radiatae-Lecidelletea eleochromae*), and bryocoenoses (*Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroides*, *Neckeretea complanatae*, *Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis*). A shift of the minimum zone of thallus extension (165°) to the east from the south and of the maximum zone (325°) to the west from the north was observed. It is shown that the pattern of distribution of typical epiphytic bryocoenoses with high continuous projective covering of mosses (*Hypnum cupressiforme*, *Anomodon attenuatus*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Homalia trichomanoides*, *Metzgeria furcata*, *Pterigynandrum filiforme*) is saddle-shaped and can be described by the equation. Its character is caused by variation of the ombroregime formed due to changes in soil and litter humidity, as well as bark structure and lighting (the latter ones play indirect roles). A phenomenon of inversion is described for steep northern slopes in comparison with open northern ones. This phenomenon on steep northern slopes is represented by patterns of moss cover near soil surface located higher up on the southern compass points of the trunk, than on the open northern ones. Investigation of moss communities as indicators of the nemoral forest biotopes is important for estimation and prediction of their response to the impact of environmental factors.

Keywords: biotope, epiphyte bryocoenoses, humidity, nemoral forest, structure, *Carpino-Fagetea*

Дідух Я.П. 2019. **Епіфітні бріоценози в біотопах неморальних лісів.** *Український ботанічний журнал*, 76(1): 132–143.

Резюме. Епіфітні бріоценози в неморальних лісах розглядаються з позицій їхніх консортивних топічних зв'язків зі стовбурами дерев. Висвітлюється роль бріоценозів у підтримці стійкості лісових екосистем, яка зумовлена акумуляцією максимальної енергії в деревостанах і залежить від високої різноманітності еконіш, які забезпечують вищу щільність упаковки в екопростір. Дослідження проводилися на двох полігонах: с. Поляна, Закарпатської обл. (*Carpineto-Fagetum*, *Carici pilosae-Carpinetum*) та урочище Феофанія поблизу м. Києва (*Galeobdolon lutei-Carpinetum*). Сумарна вибірка складала 105 дерев (*Quercus petraea*, *Q. robur*, *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Acer platanoides*). Біотоп неморальних лісів розглядається як комплекс поєднаних синтаксонів високого рангу, що зафіксовані на стовбурах дерев, мікроальгологічних аерофітних угруповань (*Desmococcetea olivacei*), ліхеноценозів (*Leprarietea candelaris*, *Physcietea*, *Arthonio radiatae-Lecidelletea eleochromae*) та бріоценозів (*Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroides*, *Neckeretea complanatae*, *Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis*). Відмічено зсув мінімальної зони розвитку дернин на схід від південного (165°), та максимальної (325°) – на захід від північного напрямку. Показано, що характер розподілу типових епіфітних бріоценозів з високим суцільним проєктивним покриттям мохів *Hypnum cupressiforme*, *Anomodon attenuatus*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Homalia trichomanoides*, *Metzgeria furcata*, *Pterigynandrum filiforme* має вигляд "сідла", обриси якого описуються рівнянням, зумовлений зміною омброрежиму, що формується під впливом зміни зволоження ґрунту та підстилки, а також структури кори та освітлення (останні відіграють опосередковану роль). Описано явище інверсії – коли на крутих північних схилах мохові килимки паттернизують вище на південних румбах стовбура, який знаходиться ближче до поверхні ґрунту, ніж на відкритих північних. Дослідження участі бріоугруповань як індикаторів у структурі біотопів неморальних лісів важливе в аспекті оцінки та прогнозування їхньої реакції на вплив зовнішніх факторів.

Ключові слова: біотоп, епіфітні бріоценози, консортивні зв'язки, неморальний ліс, омброрежим, структура, *Carpino-Fagetea*

© 2019 Я.П. Дідух

Вступ

Щоб "зрозуміти" певне рослинне угруповання, недостатньо знати, в яких умовах воно знаходиться, важливо з'ясувати, як воно побудовано, що є предметом дослідження морфології рослинних угруповань (Meusel, 1935). Для таких досліджень розроблена відповідна методика, яку застосовують у багатьох класичних геоботанічних зведеннях при вивченні будови ярусності, синузальності, парцелярної, популяційної структури, консортивних зв'язків (Lavrenko, 1959; Korchagin, 1976). Якщо раніше головну увагу звертали на характеристику архітекτονіки, будови ценозу, то уявлення про консорції змістило акцент на його взаємозв'язки між організмами, тобто на оцінку функціонування ценозу (за Беклемишевим – "симфізіологію"). Консорція визначалася як елементарна екосистема, в основі якої знаходиться консоргент (ядро, детермінант, центральний організм) (Beklemishev, 1951; Ramenski, 1952), а по периферії – консорти, для яких, залежно від характеру зв'язку, встановлено різні рівні концентрів (Mazing, 1966). Так, Б.О. Биков (Вуков, 1970) розвинув ідею, що в основі ядра консорта може виступати не лише організм (індивідуальні), а певний вид (популяційні) чи види спорідненої екоморфи (синузальні консорції). О.О. Протасов (Protasov, 2006) розширив цей об'єм до ценотичних консорцій, коли консоргент формує відповідні умови для цілого ряду видів. Зв'язки між консортами можуть бути не лише трофічні, а й топічні, фабричні, форичні (Rabotnov, 1983).

Значення консорцій, які забезпечують функціонування екосистеми, полягає в тому, що вилучення будь-якого компонента веде до її порушення й втрати (Holubets, Chornobay, 1983), а відтак, тісно пов'язане з оцінкою стійкості. Проблема стійкості екосистеми викликає гострі наукові дискусії, однак ми підходимо до її оцінки з позицій принципів термодинаміки (Didukh, 2014). Стійкість – це одна із головних властивостей біотопу, що відображає здатність зберігати чи відновлювати структуру екосистеми, яка не може перебувати тривалий час у фіксованому стані та змінюється під впливом постійно змінюваного зовнішнього середовища. Стійкість екосистеми визначається багатоманітністю, різноякісністю компонентів, що виконують різні функції, і зростає в міру заповнення екопростору до максимально

можливої ємності. Але якщо екопростір не здатний до розширення, то екосистема мусить змінитися навіть руйнівним шляхом, втрачаючи стійкість. Теоретично стійкість екосистеми можна оцінювати за показниками засвоєння та трансформації енергії, що практично складно зробити, але загальні уявлення про ці процеси підтвержуються законами термодинаміки. Наразі доцільно використовувати різні індикаторні ознаки, які відображають структуру екосистеми та її зміни. Такими індикаторами слугують характеристики рослинного покриву: його видовий склад, популяційна, синузальна ценотична структура, характер поєднання в екосистемі, консортивних зв'язків тощо. Хоча дослідження консортів індивідуального типу важливе, проте воно не відображає інтегральних властивостей екосистем (Tsaryk, Tsaryk, 2000), що потребує узагальнення на більш високому рівні організації екосистем. При такому підході об'єкт дослідження переміщується від конкретних екосистем на екосистемі вишого топологічного рівня – біотопи, які характеризуються притаманним їм біотичним складом та абіотичними властивостями у складній взаємодії (Didukh, 2018).

Процеси розвитку біотопів зумовлені поведінкою тих компонентів, у яких концентруються найбільші запаси енергії. Для трав'яних динамічних біотопів це є ґрунт, для лісових – біотична компонента, зокрема структура деревостану (Didukh, 2005). Лісові екосистеми є стійкішими, оскільки їхній екопростір об'ємніший, представлений більшою різноманітністю еконіш видів. Ці екосистеми характеризуються біднішим видовим складом судинних рослин, ніж трав'яні. Проте їм характерна складніша вертикальна структура ценозів, набір життєвих форм, синузій тощо. За таких умов біотопи співіснують як єдина система зі щільніше упакованим екопростором. Тут спостерігаються найрізноманітніші консортивні зв'язки.

Ключову роль у функціонуванні й забезпеченні стійкості лісових екосистем відіграє деревостан, в якому накопичуються найбільші запаси енергії, відбуваються складні фізіологічні процеси, вертикальний рух поживних речовин, їхня концентрація, трансформація. Ефективність цих процесів залежить від периферійних зон контакту рослини із навколишнім середовищем, що забезпечує живлення, водний баланс, газообмін, засвоєння енергії тощо. При цьому,

важливими є різні типи взаємодій між видами – від конкуренції до мутуалізму, симбіозу. Мутуалістичні взаємовідношення у лісових екосистемах досить складні та різноманітні. Велику роль відіграють специфічні для лісових біотопів епіфітні угруповання, які представлені різними групами організмів – від бактерій до судинних рослин. Вони формуються на стовбурах, гілках, навіть листках і мають велике значення особливо в тропічних лісах (Richards, 1952; Walter, 1968). На відміну від тропічних, у неморальних лісах вони представлені у вигляді альго-мохово-лишайникових ценозів та їхня роль скромніша. Хоча в систематичному відношенні мохи й лишайники зовсім різні організми, проте як синузія епіфітів у лісах виконують схожі функції, замішуючи один одного, залежно від екологічних умов. Бріоценози, як і ліхеноценози, виступають консортами першого концентру, поєднані з ядром топічними зв'язками й відіграють важливу стабілізуючу роль у функціонуванні екосистем, регулюючи процеси прогрівання, затримку вологи, накопичення та розклад речовин, трансформацію енергії тощо (Korchagin, 1976; Vardunov, 1984). Тобто, суть консортивних топічних зв'язків між бріоценозами та стовбурами дерев полягає в тому, що існує зворотний зв'язок, оскільки моховий покрив впливає на властивості стовбура. Як пойкилогідричні організми, які реагують на зміну зволоження, вони можуть використовуватися в якості індикаторів кліматичних змін (Friedel et al., 2006). Така їхня важлива роль у лісових біоценозах потребує детальних комплексних досліджень, тому в світовій літературі їм приділяється велика увага, а в Україні наявні лише окремі публікації (Гарон, 2010, 2011, 2018; Кууак, Ваїк, 2011).

Поєднання сучасних уявлень про біотоп як складну екологічну систему та досягнень в галузі синтаксономії різних її компонентів з оцінкою консортивних зв'язків знаменує якісно новий рівень дослідження організації, структури, динаміки лісових екосистем. Вивчення внутрішньої структури та взаємозв'язків між біологічними компонентами, які є чутливими індикаторами, дозволить оцінити вплив зовнішніх факторів. Такі дослідження вельми перспективні та багатообіцяючі.

У даній роботі висвітлено дослідження структури епіфітних бріоценозів у біотопах неморальних лісів, що допомогло встановити

їхню залежність від впливу зовнішніх факторів. При дослідженні закономірностей розподілу бріоценозів та їхнього зв'язку із зовнішніми екофакторами були поставлені наступні завдання: 1) встановити характер розподілу синтаксонів на стовбурах дерев, оцінити консортивні топічні зв'язки з детермінантом консорта; 2) оцінити, як зовнішні екологічні фактори впливають на форму й структуру бріоценозів; 3) встановити, як залежить такий розподіл від породи дерева – детермінанта консорта, зокрема, від структури кори; 4) з'ясувати, чи впливає на такий розподіл крутизна та експозиція схилів.

Матеріали і методи

Польові дослідження. Для вивчення структури біотопів неморальних лісів було обрано два полігони, місцезнаходження яких фіксувалося за допомогою навігатора GPS. Лісові масиви розташовані на схилах різної крутизни (до 40°) та експозиції. Для досліджень відбирали дерева різних домінуючих порід, які розташовані на відстані 5–7 м, з діаметром стовбура понад 25 см, віком понад 70 років. Такі дерева характеризувалися відсутністю підросту та кущів, що безпосередньо затіняють основу стовбура, мали прямий стовбур і зростали на рівних ділянках чи схилах крутизною до 40°. Візуальною ознакою був характер розподілу мохів, які повинні заселяти стовбур з усіх боків, як правило, нижче на південному боці та вище на північному (за виключенням явищ інверсії, що описані нижче). Окружність стовбура вимірювали на висоті грудей (130 см). За допомогою компаса визначали експозицію та крутизну схилу, а також розташування бріоценозів по відношенню до румба стовбура. Паралельно проводилося фотографування характеру розподілу бріоугруповань на стовбурі.

Камеральна обробка даних. Отримані результати заносилися в таблицю Excel. Для подальших розрахунків за стандартними статистичними методиками (середні значення, середні квадратичні відхилення тощо) за програмою STATISTICA-7. При цьому оцінювалися наступні показники: вид дерева, найбільша висота мінімального та максимального розподілу бріоугруповань і різниця між ними; експозиція вищевказаних точок та її відхилення від показників південного (180°) та північного (360°) румбів; точки експоненційного перегину – від східного (90°) та західного (270°)

румбів. Слід зауважити, що при оцінці відхилення від північного румбу (360°) у межах відхилень з одного боку до 270°, а з іншого – до 90° застосовували обрахування за модулем, де замість показника 90 було прийнято 450. У результаті було розраховано ширину мінімального та максимального розподілу дернин на стовбурі та співвідношення цих показників. Крім того, до таблиці були занесені розміри діаметра стовбура, експозиції та крутизни схилів. Отримані дані відображені на графіках та рисунках, на яких окружність стовбура в градусах для пропорційного сприйняття переведена у відсотки.

Результати

Дослідження проводилися впродовж 2018 р. на двох полігонах, що репрезентують різні асоціації неморальних лісів: *Carpino-Fageum* Pausa 1991 (союз *Fagion sylvaticae* R.Tx. et Fiem 1936), *Carici pilosae-Carpinetum* Neuhausl et Neuhauslova 1964, *Tilio cordati-Carpinetum* Trachyk 1962 та comm. *Acer platanoides-Tilia cordata* Jutrzenka-Trzebiatowski 1993 (союз *Carpinion betuli* Issler 1931 em Oberdorfer 1953).

Перший полігон розташований на схилах загальною крутизною до 20° на висоті 260–380 м н.р.м. правої притоки р. Велика Піня біля санаторію "Сонячне Закарпаття" в околицях с. Поляна, Свалявського р-ну, Закарпатської обл. (Свалявський лісгосп, Полянське л-во, кв. 23, 25, N 48°37'528'' E 22°56'66''; N 48°37'426'', E 22°58'667''; N 48°37'65'', E 22°56'284''). На північних і частково західних схилах поширені букові ліси з участю граба *Carpino-Fagetum*, а на південних, східних і частково західних – дубові ліси з участю граба *Carici pilosae-Carpinetum*. Отже, домінуючими деревними породами є *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica* та *Carpinus betulus*. Оскільки ці лісові масиви прилягають до території санаторію, то суцільних рубок тут не проводилося, тому вік деревостану сягає понад 80 років. Тут, у кв. 23, закладено ділянку плюсових дерев дуба. Для отримання достовірної вибірки було виконано проміри на 47 деревах різних видів (не менше 15 для кожного виду), що зростали на схилах різної експозиції та крутизни до 30°. Додатково для підтвердження ефекту інверсії були проведені дослідження на 23 деревах, що зростали на крутосхилах більше 30°.

Другий полігон знаходився в урочищі "Феофанія" (околиці м. Київ, Голосіївський Національний природний парк, N 50°20'89'', E 30°29'35'').

Домінуючими тут є грабово-дубові ліси (*Galeobdolo lutei-Carpinetum*), які займають схили різної експозиції та незначної крутизни (до 10°). На відміну від попередніх ділянок, на південних схилах і плакарах на стовбурах дерев бріоценози відсутні. Проміри (див. таблицю) бріоценозів робили на стовбурах 35 дерев *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Acer platanoides*. Сумарна вибірка стовбурів на двох полігонах становила 105 дерев.

На основі отриманих узагальнених даних були встановлені закономірності розподілу криптогамних ценозів на стовбурах дерев. Неморальні грабово-дубові та грабово-букові ліси досить схожі за структурою деревостану. Перші (*Carpinion betulis*) трактуються за класифікаціями *EUNIS* – G1.A6. Subcontinental [*Quercus*]-[*Carpinus betulus*] forests; UkrBiotop G:1.215 Субконтинентальні грабово-дубові ліси, другі – *EUNIS* G1.631 Medio-European colinar neutrophile beech forest (UkrBiotop G:1.215 – Нейтрофільні букові ліси. Як ми відмічали раніше (Didukh, 2018), кожне із угруповань таких лісів є неоднорідним у синтаксономічному відношенні та являє собою комплекс поєднаних синтаксонів високого рангу (класів рослинності). Такі угруповання певних організмів по відношенню до стовбура дерева розглядаються як консорти першого порядку, пов'язані головним чином топічними зв'язками, хоча наявні елементи й трофічних взаємовідносин.

На голих стовбурах граба та бука розвиваються зелені мікроальгологічні аерофітні угруповання *Desmococcus olivaceus* (клас *Desmococetea olivacei* Bültmann in Bültmann et al., 2015, союз *Desmococcion olivacei* Bültmann in Bültmann et al., 2015). (Mucina et al., 2016).

Сіруваті плями на стовбурах саме цих видів дерев являють собою угруповання лишайників *Leprarietea candelaris* Wirth 1980, які представлені союзом *Leprarion* Almborn 1948. На освітлених гілках та стовбурах формуються епіфітні угруповання лишайників, що належать до класу *Physcietea* Hadač in Klika et Hadač 1944 (союз *Xanthorion parietinae* Ochsner 1928 чи *Buellion canescentis* Barkman 1958), а на гладенькій корі розвиваються лишайникові угруповання класу *Arthonio radiatae-Lecidelletea eleochromae* Grehwald 1993, що відносяться до союзу *Graphidion scriptae* Ochsner ex Felföldy 1941 з (Berger, 2000; Khodosovtsev et al., 2017).

У неморальних лісах значну роль відіграють бріоценози, що за синтаксономічним складом

Таблиця. Кількісні показники розподілу епіфітних бріоценозів по відношенню до стовбурів різних деревних порід та експозиції схилів

Table. Quantitative indices of distribution of epiphytic bryocoenoses in relation to various tree trunks and slope exposure

Вид / Експозиція схилу	Кількість промірів	Діаметр стовбура (см)	Висота бріоценозу на стовбурі (см)		Румб стовбура (градуси)			
			min	max	південний	північний	східний	західний
Полігон с. Поляна								
<i>Quercus petraea</i>	36	58,8±3,8	26,3±3,5	110,6±6,4	148,2±6,9	187,0±12,0	92,3±7,2	249,5±7,9
<i>Carpinus betulus</i>	36	36,2±3,0	27,8±3,9	61,6±4,1	159,3±6,0	244,5±11,2	114,2±7,4	249,1±8,8
<i>Fagus sylvatica</i>	52	51,8±3,6	18,1±3,3	64,3±5,5	180,4±8,0	193,9±11,8	95,9±7,0	255,5±7,1
Разом	124	48,8±3,9	23,5±3,7	76,3±6,1	164,8±7,3	208,0±11,7	100,7±7,2	251,8±7,9
Полігон урочище Феофанія								
<i>Quercus robur</i>	20	87,6±2,9	20,3±2,9	77,2±5,7	169,0±6,5	357,4±6,1	97,3±8,9	257,5±5,9
<i>Carpinus betulus</i>	22	35,4±1,6	17,1±3,1	40,8±3,0	152,9±7,7	318,3±7,3	76,3±5,3	257,8±8,2
<i>Acer platanoides</i>	16	37,8±2,1	17,7±1,8	52,2±8,0	139,4±8,8	279,4±9,2	90,0±8,7	236,7±9,7
Разом	56	52,9±3,1	16,0±2,8	65,5±6,5	154,0±7,7	320±8,1	87,0±7,8	251,0±8,2
Полігон с. Поляна								
північна	37	52,6±3,8	20,7±3,6	71,1±5,4	173,5±8,2	215,6±11,4	92,0±6,9	246,1±8,0
східна	26	47,3±4,1	28,6±3,6	77,6±6,0	123,2±5,4	250,5±10,5	83,7±7,7	241,5±8,9
південна	33	45,4±4,0	19,1±3,4	88,7±6,5	172,2±5,2	177,8±12,7	107,8±5,8	253,6±6,7
західна	28	48,4±3,6	22,4±3,6	71,1±6,1	199,4±6,3	163,3±12,1	124±6,6	267,7±7,1
Середні показники	128	48,7±3,9	23,2±3,6	76±6,0	165,9±7,3	204,6±11,7	101,3±7,1	252,1±7,9
Вид / Експозиція схилу	Відхилення від румба (градуси)				Різниця між західним і східним румбами (градус)	Різниця між max і min висотою сланей (см)	Експозиція схилу (градуси)	Крутизна схилу (градуси)
	південь	північ	схід	захід				
Полігон с. Поляна								
<i>Quercus petraea</i>	45,0±5,9	47,7±7,0	43,8±5,0	52,7±6,2	162,3±7,4	84,3±6,4	154,6±9,1	15,6±4,3
<i>Carpinus betulus</i>	34,9±4,6	44,8±6,0	45,5±6,1	49,4±7,9	156,9±7,7	33,8±4,4	164,5±9,7	11,6±2,6
<i>Fagus sylvatica</i>	51,1±6,1	51,7±7,3	40,7±5,1	39,4±5,9	167,1±6,6	46,2±5,0	255,3±9,9	17,9±3,0
Разом	44,3±6,5	48,4±6,7	43,1±6,5	46,2±6,7	162,5±7,2	52,8±5,9	198,6±10,2	15,3±3,5
Полігон урочище Феофанія								
<i>Quercus robur</i>	32,6±5,8	23,6±5,2	47,3±7,9	27,5±4,9	167,2±7,1	56,9±2,8	224±12	7,3±1,9
<i>Carpinus betulus</i>	56,4±4,8	52,5±5,6	22,9±5,3	55,8±7,5	181,3±4,6	23,8±1,1	85,4±9,6	7,7±1,9
<i>Acer platanoides</i>	78,9±3,9	86,1±4,6	64,4±4,2	65,5±3,3	184,4±6,0	34,6±6,1	199±9,1	4,4±2,1
Разом	55,3±6,4	52,9±7,5	42,8±6,6	49,5±6,9	177,5±7,1	49,5±3,7	169,5±10,2	6,3±1,9
Полігон с. Поляна								
північна	53,5±6,1	61,9±7,3	45,7±6,6	39,4±4,9	170±6,6	50,4±5,0	250,6±12,0	15,0±2,9
східна	57,1±5,3	57,6±6,6	65,6±7,2	48,2±5,9	169,4±7,4	49,1±6,0	101,5±4,7	12,4±2,5
південна	22,2±4,1	22,8±3,7	32,5±5,8	30±4,8	144,7±7,2	69,6±6,3	183,9±5,5	11,7±3,0
західна	34,1±5,2	43,7±7,0	36±5,9	46,7±5,4	155,2±7,5	48,7±5,9	271,5±5,4	20,7±4,2
Середні показники	43,1±5,6	48,4±6,8	46,1±6,6	41,9±5,4	161,3±7,2	52,8±5,8	201,6±10,2	15,3±3,4

різноманітніші, ніж ліхено- чи альгоценози, хоча за видовим – бідніші від лишайникових. Епіфітні бріоугруповання, що формуються у вигляді плям на штабовій частині стовбурів та товстих гілках і не мають суцільного покриття, належать до класу *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* Mohan 1978 em. Marst. 1985. Вони представлені порядком *Ortotrichetalia* Hadač in Klika et Hadač 1944, який характеризується двома союзами. Вище по стовбуру на гладенькій корі молодших дерев або тонких гілках старих дерев, що періодично освітлюються прямими променями, тобто, у сухіших умовах розвиваються бріоценози союзу *Ulotion crispae* Barkman 1958, які не мають суцільного покриття. Характерними в угрупованнях є види *Ulota crispae* (Hedw.) Brid, *Metzgeria furcata* (L.) Dumort. Отже, ці угруповання можна розглядати як піонерні, найбільш динамічні у сукцесійному відношенні. В наших умовах вони представлені асоціацією *Ulotetum crispae* Ochsner 1928.

Інший союз *Leskeion polycarpae* Barkman 1958 включає бріоценози, які формуються за умов різкої змінності зволоження протягом тривалішого часу. На досліджених масивах були виявлені асоціації *Syntrichio latifoliae-Leskeetum polycarpae* v. Hübschmann 1952, *Ortotrichetum fallacies* v. Krus 1945. Ближче до основи стовбурів у нижній частині штамбу, на комелі та окоренках (відкритих розгалужених коренях) при достатньому зволоженні (свіжих умовах) та затіненні мохи утворюють суцільний густий килим. Домінантами виступають види із широкою амплітудою – *Hypnum cupressiforme* Hedw. та *Isothecium alopecuroides* (Lam. ex Dubois) Isov., а також *Brachythecium salebrosum* (F.Weber & D.Mohr) Bruch et al., *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen, *Homalothecium philippeanum* (Spruce) Bruch et al., *Hypnum pallescens* (Hedw.) P.Beauv., *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr., *Pterigynandrum filiforme* Hedw., що представляють угруповання класу *Neckeretea complanatae* Marschtaller 1986 (союз *Neckerion complanatae* Šmarda et Hadač ex Klika 1948) (Barkman, 1958; Marstaller, 1992, 2004, Gapon, 2011), які можна розглядати як проміжні між епіксільними та епіфітними. Вони належать до порядку *Neckeretalia complanatae* Ježek et Vondráček 1962 та союзу *Neckerion complanatae* Šmarda et Hadač ex Klika 1948 (асоціації *Pterigynandretum filiformis* Hil. 1925, *Anomodontetum attenuati* (Barkman 1958) Pec 1965, *Isothecium myuri* v. Krus ex Ježek. et Vondráček 1962, а також угруповання *Pseudoleskeella nervosa-*

Leucodon sciuroides, яким С.В. Гапон (Gapon, 2018) не надає синтаксономічного рангу). Крім того, п'єдестали біля стовбурів дерев покривають дернинки *Hypnum cupressiforme*, які не знаходять відображення у синтаксономічній схемі, але їх слід розглядати в межах класу *Neckeretea complanatae*.

Епіксільні бріоугруповання належать до класу *Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis* і представлені порядком *Brachythecietalia rutabulo-salebrosi* Marstaller 1987 (союз *Bryo capillaris-Brachythecion rutabuli* Lec. 1975, до якого належать асоціація *Brachythecio rutabuli-Hypnetum cupressiformis* Norr 1969 та угруповання із домінуванням *Hypnum cupressiforme* – comm.).

Епігейні угруповання на лесових схилах також належать до класу *Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis*, але іншого порядку *Diplophylletalia albicantis* Philippi 1963 (союз *Dicranelion heteromallae* Philippi 1963, асоціація *Plagiothecietum cavifolii* Marstaller, 1984, яка характеризується наявністю *Atrichum undulatum*, *Dicranella heteromalla*, *Plagiothecium cavifolium*).

Отже, на перший погляд, однорідний біотоп типового неморального лісу є досить складним поєднанням синтаксонів різних класів.

Як відомо, розподіл між моховими та лишайниковими ценозами визначається вологістю субстрату (Potzger, 1939; Mežaka et al., 2008; Fritz, 2009). Однак важливим є дослідження розподілу власне бріофітних угруповань епіфітного типу, приурочених до стовбурів дерев (Novden, 2013).

Нами було встановлено, що заселення мохами стовбурів дерев спочатку має вигляд плям, потім у комлевій частині формується приземне кільце, яке паттернізує вверх у штабову частину і, нарешті, бріоценоз набуває вигляду "сідла", що краще видно на старих деревах. Тобто, формування бріоценозу від заселення мохами до "сідла" можна трактувати як розвиток від початкових до стійких стадій, що обмежуються дією певних екологічних факторів. Такий тип розподілу, що описується логістичною кривою, характерний для оцінки структури популяції і свідчить про лімітуючий вплив певного зовнішнього чинника на ріст популяції. Це пов'язано як зі зміною структури кори, її вологістю, так і хімічними властивостями (Friedel et al., 2006). У результаті такого розвитку біля основи стовбура формуються густі дернинки мохів епіксільного та епіфітного типів: *Neckeretea complanatae* Marstaller 1986, *Neckerion complanatae* Šmarda et Hadač ex Klika 1948 (*Hypnum cupressiforme*, *Anomodon attenuatus*

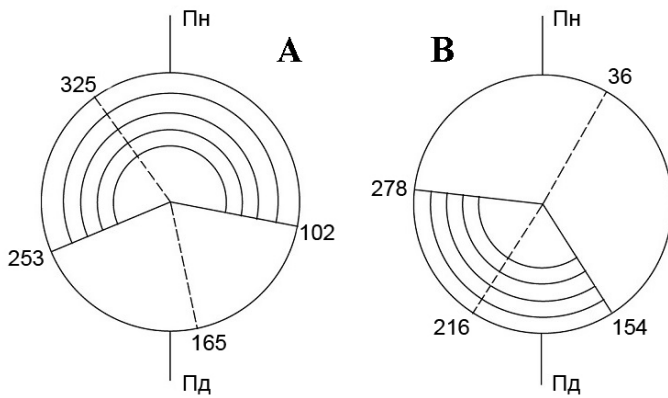


Рис. 1. Горизонтальна проекція розподілу бріоценозів на стовбурах дерев. А: типові умови; В: інверсія на крутих північних схилах (цифрами позначені градуси румбів стовбура)

Fig. 1. Horizontal projection of epiphytic bryocoenoses on tree trunks. A: typical conditions; B: inversion on the steep northern slopes (numbers indicate degrees of the trunk compass points)

(Hedw.) Huebener, *Sciuro-hypnum populeum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen, *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Bruch et al., *Metzgeria furcata*, *Pterigynandrum filiforme*), які в міру паттернізації по стовбуру мають вигляд суцільних (до 100%), щільно прикріплених ризоїдами до кори, розгалужених сланей та килимів, їхнє загальне покриття поступово знижується до 30%. Вище по стовбуру мохи мають вигляд окремих куртинок чи плям, їхнє загальне покриття становить 5–30% (бріоценози класу *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroides* Mohan 1978). Об'єктом дослідження були сформовані стадії бріоугруповань з проективним покриттям стовбура понад 30%, тому для їхньої характеристики було проведено фіксацію параметрів, викладених у розділі про методи досліджень, і представлених у таблиці.

Щоб з'ясувати, які зовнішні екологічні фактори визначають форму й структуру бріоценозів, ми провели оцінку розподілу зміни висоти дернинок мохових угруповань залежно від експозиції (румба) стовбура дерева. Після обробки даних встановлено, що мінімальне паттернування дернинок бріоценозу приурочене не до південного румба, що найбільше освітлюється, а зсунуте трохи на схід (150–165°), тобто на 15–30% від півдня. При цьому найменший зсув зафіксовано для *F. sylvatica* L. (0,4%), найбільший (32%) – для *Q. petraea* (Matt.) Liebl., який має тріщинувату кору. Подібна картина характерна й для ділянок з максимальним паттернуванням дернинок, яке зсунуте від північного румба на захід (323–328°), тобто на 25,6–36,7% від півночі. Точки експоненційного підйому

на східному румбі зсуваються на південь (92–114°), тобто від 2,3 до 24,2% по відношенню до сходу, а західна – теж на південь (249–255°), тобто на 14,5–20,9% від заходу, тому зона мінімального розвитку дернинок звужена, а максимального розширена (рис. 1). Такий характер розподілу свідчить про те, що освітлення прямо не впливає на лімітацію меж килимків бріоценозу, а лише опосередковано (Bates, 1992; Rose, 1992).

Додатковим доказом того, що освітлення прямо не впливає на розподіл дернинок бріоценозу, свідчить факт інверсії такого розподілу, який був зафіксований нами у різних місцях на крутих (> 30°) північних схилах. Виявилось, що на деревах різних порід мінімальна зона просування дернинок була приурочена до західного румба (275°), тобто віддаленої частини стовбура від поверхні ґрунту, максимальна – до наближеної до поверхні ґрунту південного (185°) румба стовбура. Тобто твердження, що мохи розвиваються на північній, затіненій частині стовбура, не є абсолютним і в даному конкретному випадку порушується. Водночас, це свідчить про те, що важливу роль у розвитку бріоценозів відіграє ґрунтова волога в приземному просторі.

Для оцінки впливу атмосферної вологи ми проаналізували характер розподілу бріоценозів по висоті стовбура. Як свідчать результати, найнижчі показники паттернування дернинок характерні для південно-східного румба на гладенькій корі бука (18,1 см), трохи вище – у дуба та граба (26,3–27,8 см), і в середньому становлять 23,4 см, тобто на приземній висоті до 30 см. Структура кори на цій

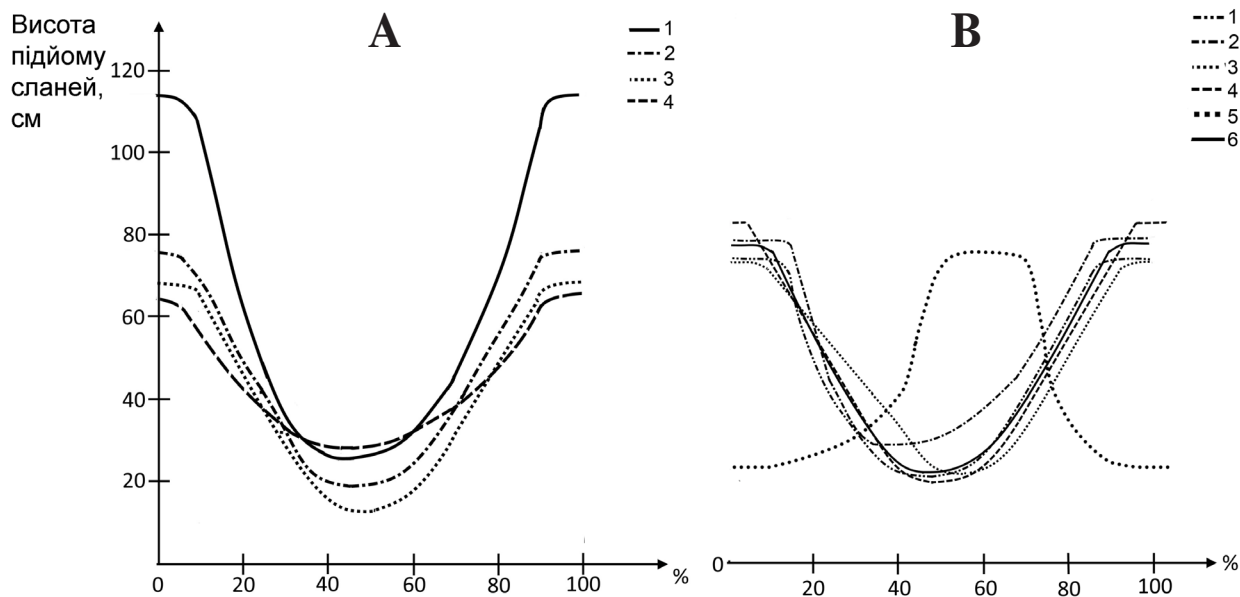


Рис. 2. Проекція логістичного розподілу епіфітних бріоугруповань на стовбурах дерев різних порід (А) та різної експозиції (В). А: 1 – *Quercus petraea*, *Q. robur*; 2 – *Carpinus betulus*, 3 – *Fagus sylvatica*; 4 – у цілому. В: 1 – північний; 2 – західний; 3 – східний; 4 – південний схил; 5 – у цілому; 6 – інверсійний розподіл бріоугруповань на крутих північних схилах

Fig. 2. Projection of logistic distribution of epiphytic bryo-communities on tree trunks of different species (A) and various exposition (B). A: 1 – *Quercus petraea*, *Q. robur*; 2 – *Carpinus betulus*, 3 – *Fagus sylvatica*; 4 – in general. B: 1 – northern slope; 2 – western slope; 3 – eastern slope; 4 – southern slope; 5 – in general; 6 – inverse distribution of bryo-communities on steep northern slopes

висоті не має значення, тому що ступінь вологості залежить від поверхні ґрунту. Натомість на північно-західній частині стовбура на гладенькій корі *F. sylvatica* та *C. betulus* дернинки піднімаються на середню висоту 61–64 см, а на корі *Q. petraea* вдвічі вище (110,6 см). Тобто, структура кори впливає на екологічні умови розростання бріоценозів. Таким фактором є атмосферна вологість, що зумовлено, з одного боку, впливом поверхні ґрунту, а з іншого – структурою кори стовбура. Отже, стовбур дерева є ядром консорта, яке пов'язано з консортами першого концентру топічними зв'язками.

З метою оцінки впливу вологості від поверхні ґрунту на бріоценоз ми розрахували положення точок переходу горизонтальної частини експоненти у вертикальну. Вона знаходиться приблизно на висоті 41 см від поверхні ґрунту (рис. 2). Тобто, можна вважати, що ґрунт і підстилка безпосередньо впливають на формування мікроклімату на висоті до 35–40 см, оскільки наявність розміщених вище бріоценозів зумовлена підвищеною вологістю кори дуба через затінення та тріщинуватість. Відмітимо, що підвищення вологості на поверхні ґрунту спричинено не лише

його вологоємністю та наявністю підстилки, а й температурою, яка влітку на 2,7–3,0 °C нижча від приповерхневого шару повітря, а взимку на 5–10 °C вища, що знижує інтенсивність випаровування (Obolenskyi, 1933; Pogrebniak, 1963). Як свідчать дані щодо зростання дерев на схилах крутизною до 25° різних експозицій, остання не впливає на розподіл килимків по стовбуру (таблиця, рис. 2) і лише на крутіших схилах, як згадувалося вище, спостерігається інверсія в розподілі бріоценозів.

Обговорення

Бріоценози неморальних лісів відіграють важливу роль у структурі не лише наземного покриву, а й деревостану. Вони є акумуляторами атмосферної вологи, депонують CO₂ і енергію завдяки фотосинтезу навіть за низького освітлення, змінюють кислотний режим, накопичення азотних сполук, органіки на поверхні кори, залишаючись живими за дуже екстремальних умов, регулюють біогеохімічні цикли (Rieley et al., 1979; Longhton, 1984; Rykovskiy, 2011). Важлива роль епіфітів у функціонуванні екосистем полягає в поглинанні азотних сполук, які формуються при відмиранні

органіки й накопичуються в тріщинах кори, виїмках стовбура тощо і є досить чутливими до змін (Shi et al., 2017). Завдяки високому вмісту хлорофілу епіфіти мають значно нижчий рівень світлового насичення й температурного оптимуму для фотосинтезу по типу С3, який розпочинається ранньою весною та закінчується пізньою осінню (Куяк, Ваїк, 2011) і за низького освітлення (Shmakova et al., 2006; Sizykh, 2015; Shakirova, 2016). Це забезпечує фіксацію енергії та її подальшу трансформацію у певному напрямку за допомогою відповідних механізмів. Такий різнобічний вплив бріоценозу змінює властивості консоргента-стовбура, що може трактуватися як один із способів розширення простору еконіші. Хоча ці енергетичні потоки чи біогеохімічні цикли досить малопотужні порівняно з процесами інших компонентів лісової екосистеми, що формують основу біомаси, проте вони є дуже важливими як комплементуючий механізм насичення екопростору за рахунок відповідних еконіш та збагачення консортивних зв'язків, що підвищує стійкість лісових екосистем до впливу зовнішніх чинників.

На основі дослідження зміни архітектоніки деревостанів виділяють кілька зон: основи стовбура (окоренкової частини та комля), власне стовбура (штамба), його розгалуження та гілок (Barkman, 1958; Kuusinen, Penttinen, 1999; Hedenas et al., 2003). Найважливішими ділянками, на яких формуються бріоценози у неморальних лісах, є основна та нижня зона стовбура. Вони характеризуються підвищеною та стабільною вологістю, а у верхній частині стовбура при збільшенні освітлення та сухості повітря в наших лісах розвиваються лишайникові угруповання (Fritz, 2009). Проведені Дж. Бейтсом (Bates, 1992, 1997) дослідження на рослинах видів роду *Acer* L. та *Quercus petraea* (Matt.) Liebl показали, що найважливішим диференціюючим фактором є вологість поверхні кори, оскільки з підвищенням над поверхнею вологість зменшується через зниження впливу ґрунтового випаровування, підвищення турбулентності та освітлення, а також змінюється структура (тріщинуватість) кори (Rauner, 1972; McCune, 1993). Порівняно недавно відмічено, що з висотою стовбура збільшується його внутрішня температура, що спричинює збільшення випаровування й висихання кори (Ovsiannikova et al., 2013). Тобто, на характер зволоження кори впливають як екзогенні, так і ендогенні чинники.

У багатьох видів (*Quercus*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Acer*) з віком структура кори змінюється, а стовбур розширюється, й в тріщинах кори збільшується вологість, накопичується органіка, і ці показники значно вищі, ніж у голостовбурних дерев (*Carpinus*, *Fagus*). Тому віковий аспект є досить важливим (Barkman, 1958; Bates, 1992; Weibull, 2001; Znotiņa, 2003; Putna, Mezaka, 2014). На гладеньких стовбурах значну роль відіграє здатність бріофітів прикріплюватися до поверхні ризоїдами, що сприяє вертикальному паттернуванню вздовж стовбура (Glime, 1987). Велике значення мають рівень освітленості, експозиція, інші показники мікроклімату (Barkman, 1958, Rauner, 1972; Smith, 1982; Kuusinen, Penttinen, 1999; Vambe, 2002; Hedenas et al., 2003, Shi et al., 2017). Отже поверхня стовбура дерева є досить неоднорідною як по вертикалі, так і окружності через дію різних зовнішніх (екзогенних) і внутрішніх (ендогенних) факторів, що спричинює диференціацію бріоценозів. Біля основи стовбура формуються угруповання у вигляді щільного килиму з епігейних, епіксільних видів із широкою амплітудою по відношенню до характеристик субстрату (*Hypnum cupressiforme*, *Isothecium alopecuroides* (Lam. ex Dubois) Isov., *Homalothecium sericeum* (Hedw.) Bruch et al), а вище по стовбуру – більш спеціалізованих епіфітних видів, проективне покриття яких знижується, що є важливою ценотичною ознакою (Fritz, 2009; Putna, Mezaka, 2014).

На диференціацію бріоценозів навіть у межах неморальної зони впливають певні регіональні особливості. Для Північної Шотландії Дж. Бейтс (Bates, 1992) вважає, що саме ступінь зволоження та випаровування є головним чинником диференціації бріоценозів, а ступінь освітлення не має суттєвого значення. Для лісів із *Fraxinus excelsior* Норвегії диференціюючим фактором виявилася зміна показників морозності клімату (Moe, Botnen, 1997). На основі цього можна зробити припущення, що лімітувальна роль факторів може змінюватись залежно і від регіону досліджень. Як доведено нами, в зоні неморальних лісів України таким лімітуючим фактором виявився омброрежим, формування якого залежить від дії різних чинників, що впливають прямо (вологість кори) або опосередковано (температурний режим, освітлення).

Висновки

Біотоп типових неморальних лісів є поєднанням синтаксонів різних класів судинних рослин *Carpino-Fagetea* (*Carpineto-Fagetum*, *Carici pilosae-Carpinetum*), альго- (*Desmococcetea olivacei*), ліхено- (*Leprarietea candelaris*, *Physcietea*, *Arthonio radiatae-Lecidelletea eleochromae*) та бріоценозів (*Frullania dilatatae-Leucodontetea sciuroides*, *Neckeretea complanatae*, *Cladonia digitatae-Lepidozietea reptantis*). За рахунок складних різноманітних консортивних зв'язків між угрупованнями формується велика різноманітність еконіш, зростає щільність їхньої упаковки в екопростір, існують різні способи акумуляції енергії, що підвищує стійкість біотопу до впливу зовнішніх факторів.

Ключовим об'єктом дослідження були епіфітні бріоценози, які розглядаються з позицій їхніх консортивних топічних зв'язків зі стовбурами дерев. При дослідженні епіфітних бріоценозів було відмічено їхній розподіл по стовбуру у вигляді "сідла", обриси якого мають логістичний розподіл. При цьому спостерігається зсув мінімальної зони розвитку килимків на схід від південного (165°), максимальної (325°) – на захід від північного румбу. Доведено, що такий характер розподілу епіфітних бріоценозів зумовлений зміною омброрежиму, який формується під впливом зміни зволоження ґрунту та підстилки, а опосередковану роль відіграють структура кори та освітлення стовбура. Описано явище інверсії, коли на крутих північних схилах мохові дернинки паттернізують вище на південних румбах стовбура, який знаходиться ближче до поверхні ґрунту, ніж на відкритих північних. Дослідження участі бріоугруповань як індикаторів у структурі біотопів неморальних лісів важливе для оцінки та прогнозування їхньої реакції на вплив зовнішніх факторів.

Робота виконана за підтримки та фінансування теми № П-26-17. 436 "Розробка та використання біотопічної концепції як основи функціонування біосферних резерватів – моделей сталого розвитку регіонів України та оцінки стану довкілля" цільової комплексної міждисциплінарної програми наукових досліджень НАН України з розробки наукових засад раціонального використання природно-ресурсного потенціалу та сталого розвитку.

Подяки

Автор висловлює щиру вдячність за надання консультацій з бріофлори В.М. Вірченку (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного), ліхенобіоти – О.Є. Ходосовцеву (Херсонський державний університет) та О.О. Кучер, О.О. Чусовій (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного) за допомогу при підготовці роботи.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Bambe B. 2002. Epiksilās un epifitiskās augu sabiedrības uz koku stumbriem un trupošiem kokiem mazo upju krastos (Epixylic and epiphytic bryophyte societies on tree trunks and decayed wood in banks of small rivers). In: *Latvijas Universitātes 58. zinātniskā konference. Zemes un Vides zinātņu sekcijas. Refeātu tēzes.*, Rīga, pp. 14–18.
- Barkman J.J. 1958. *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. Assen: Van Gorcum, 628 pp.
- Bardunov L.V. 1984. *Drevneyshie na sushe*. Novosibirsk: Nauka, 159 pp. [Бардунов Л.В. 1984. *Древнейшие на суше*. Новосибирск: Наука, 159 с.]
- Bates J.W. 1992. Influence of chemical and physical factors on *Quercus* and *Fraxinus* epiphytes at Loch Sunart, western Scotland: A multivariate analysis. *Journal of Ecology*, 80: 163–179.
- Bates J.W. 1997. Effects of intermittent desiccation on nutrient economy and growth of two ecologically contrasted mosses. *Annals of Botany*, 79(3): 299–309.
- Beklemishev V.N. 1951. *Bulletin MOIP*, 56(5): 3–30. [Беклемишев В.Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. *Бюллетень Московского общества испытателей природы*, 56(5): 3–30].
- Berger F. 2000. Die Flechtenflora der schögener Schlinge im Oberösterreichischen Don. *Beitrage zur Naturkunde Oberösterreich*, 9: 369–451.
- Bykov V.A. 1970. *Vvedenie v fitotsenologiyu*. Alma-Ata: Nauka, 231 pp. [Быков В.А. 1970. *Введение в фитоценологию*. Алма-Ата: Наука, 231 с.]
- Didukh Ya.P. 2005. *Ukrainian Botanical Journal*, 62(4): 455–467. [Дідух Я.П. 2005. Еколого-енергетичні аспекти у співвідношенні лісових та степових екосистем. *Український ботанічний журнал*, 62(4): 455–467].
- Didukh Ya.P. 2014. *Dopovidi NAN Ukrainy*, 8: 149–155. [Дідух Я.П. 2014. Новий підхід до оцінки ризиків та оцінки втрати екосистем. *Доповіді НАН України*, (8): 149–155].
- Didukh Ya.P. 2018. *Ukrainian Botanical Journal*, 75(5): 405–420. [Дідух Я.П. 2018. Біотоп як система: структура, динаміка, екосистемні послуги. *Український ботанічний журнал*, 75(5): 405–420]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.05.405>
- Friedel A., Oheimb G.V., Dengler J., Härtle W. 2006. Species diversity and species composition of epiphytic bryophytes and lichens – a comparison of managed and unmanaged beech forests in NE Germany. *Feddes Repertorium*, 117(1–2): 172–185.
- Fritz Ö. 2009. Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation. *Biodiversity and Conservation*, 18: 289–304.
- Gapon S.V. 2010. *Ukrainian Botanical Journal*, 67(3): 446–453. [Гапон С.В. 2010. Эпифитные бриоценоза Лесостепи Украины: анализ флоры и бриосинтаксономия. *Український ботанічний журнал*, 67(3): 446–453].
- Gapon S.V. 2011. *Mokhopodibni Lisostepu Ukraini (roslinnist ta flora)*: Dr. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 36 pp. [Гапон С.В.

2011. *Мохоподібні Лісостепу України (рослинність та флора)*: автореф. дис. ... д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 36 с.].
- Garon Yu.V. 2018. *Biolohiya ta ekolohiya*, 4(1): 17–26. [Гапон С.В., Гапон Ю.В. 2018. Сучасна класифікаційна схема мохової рослинності Лісостепу України. *Біологія та екологія*, 4(1): 17–26].
- Glime J.M. 1987. The role of tropisms in rhizoid attachment and branch orientation in fontinalis. *Lindbergia*, 13(1/2): 85–90.
- Hedenas H., Bolyukh V.O., Jonsson B.G. 2003. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. *Journal of Vegetation Science*, 14(2): 233–242.
- Holubets M.A., Choronobay Yu.M. 1983. *Ukrainian Botanical Journal*, 40(6): 23–28. [Голубець М.А., Чоронобай Ю.М. 1983. Консорція як елементарна екологічна система. *Український ботанічний журнал*, 40(6): 23–28].
- Hovden H.O. 2013. *Variation in epiphytic bryophyte composition within and between ash trees at Tunesvik, Etne, W. Norway*: Master of Science Thesis Ecology and Evolution. Print: Representeralen, University of Oslo, 50 pp.
- Khodosovtsev O.Ye., Maluga N.G., Darmostuk V.V., Khodosovtseva Yu.A., Klymenko V.M. 2017. *Chornomorski Botanical Journal*, 13(4): 481–515. [Ходосовцев О.Є., Малога Н.Г., Дармостук В.В., Ходосовцева Ю.А., Клименко В.М. 2017. Епіфітні лишайникові угруповання класу *Physcietea* старих парків Херсонщини (Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*, 13(4): 481–515].
- Korchagin A.A. 1976. *Stroenie rastitelnykh soobshchestv. Polevaya geobotanika*, vol. 5. Leningrad: Nauka, 320 pp. [Корчагин А.А. 1976. *Строение растительных сообществ. Полевая геоботаника*, т. 5. Ленинград: Наука, 320 с.].
- Kuusinen M., Penttinen A. 1999. Spatial patterns of threatened epiphytic bryophyte *Neckera pennata* of two scales in a fragmented boreal forest. *Ecography*, 22: 729–735.
- Kuуak N.Ya., Baik O.L. 2011. *Studia Biologica*, 5(2): 131–140. [Кияк Н.Я., Байк О.Л. 2011. Участь бріофітів у відновленні девастрованих територій сірчаного видобутку. *Біологічні студії*, 5(2): 131–140].
- Lavrenko E.M. 1959. Osnovnye zakonomernosti rastitelnykh soobshchestv i puti ikh izucheniya. In: *Polevaya geobotanika*, vol. 1. Moscow, Leningrad: Izd-vo AN SSSR, pp. 13–75. [Лавренко Е.М. 1959. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: *Полевая геоботаника*, т. 1. Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 13–75].
- Loughton R.E. 1984. The role of bryophytes in terrestrial ecosystems. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 55: 147–163.
- Marstaller R. 1992. Die Moosgesellschaften des Verbandes *Neckerion complanatae* Sm. et Had. in Kl. et Had. 1944. *Herzogia*, 9: 257–318.
- Marstaller R. 2004. Die Moose und Moosgesellschaften des Naturschutzgebietes "Forst Bibra" bei Bad Bibra (Burgenlandkreis, Sachsen-Anhalt). *Hercynia N.F.*, 37: 45–71.
- Mazing V.V. 1966. *Trudy MOIP*, 27: 117–126. [Мазинг В.В. 1966. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов. *Труды Московского общества испытателей природы*, 27: 117–126].
- McCune B. 1993. Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga-Tsuga* forests of different ages in western Oregon and Washington. *Bryologist*, 96: 405–411.
- Meusel H. 1935. Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. *Nova acta Leopoldina (Neue Folge)*, 3(12): 123–277.
- Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. 2008. The distribution of epiphytic bryophyte and lichen species in relation to phorophyte characters in Latvian natural old-growth broad leaved forests. *Folia Cryptogramica Estonica*, 44: 89–99.
- Мое В., Ботнен А. 1997. A quantitative study of the epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* at Havrå, Osterøy, western Norway. *Plant Ecology*, 129: 157–177.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19(Suppl. 1): 3–264.
- Obolenskiy V.N. 1933. *Osnovy meteorologii*. Moscow: OGIZ-Selkhozgiz, 457 pp. [Оболенский В.Н. 1933. *Основы метеорологии*. Москва: ОГИЗ-Сельхозгиз, 457 с.].
- Ovsiannikova N.V., Feklistov P.A., Vodkova N.V., Melikhov V.I., Tarakanov A.M., Merzlenko M.D. 2013. *Lesnoy Zhurnal*, 1: 39–42. [Овсянникова Н.В., Феклистов П.А., Водкова Н.В., Мелехов В.И., Тараканов А.М., Мерзленко М.Д. 2013. Температура древесины ели обыкновенной. *Лесной журнал*, 1: 39–42].
- Pogrebniak P.S. 1963. *Obshchee lesovodstvo*. Moscow: Izd-vo selskokhozyaystvennoy literatury, 399 pp. [Погребняк П.С. 1963. *Общее лесоводство*. Москва: Изд-во сельскохозяйств. литер., 399 с.
- Potzger J.E. 1939. Microclimate, evaporation stress, and epiphytic mosses. *Bryologist*, 42(3): 53–61.
- Protasov A.A. 2006. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*, 1: 97–103. [Протасов А.А. 2006. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах. *Сибирский экологический журнал*, 1: 97–103].
- Putna S., Mežaka A. 2014. Preferences of epiphytic bryophytes for forest stand and substrate in North-East Latvia. *Folia Cryptogramica Estonica*, 51: 75–83.

- Rabotnov T.A. 1983. *Phytocoenologia*. Moscow: Izd-vo MGU, 292 pp. [Работнов Т.А. 1983. *Фитоценология*. Москва: Изд-во МГУ, 292 с.].
- Ramenski L.G. 1952. *Botanycheskiy Zhurnal*, 37(2): 181–201. [Раменский Л.Г. 1952. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. *Ботанический журнал*, 37(2): 181–201].
- Rauner Yu.L. 1972. *Teplovoiy balans rastitel'nogo pokrova*. Leningrad: Gidrometeoizdat, 211 pp. [Раунер Ю.Л. 1972. *Тепловой баланс растительного покрова*. Ленинград: Гидрометеоздат, 211 с.].
- Richards P.W. 1952. *The tropical rain forest*. Moscow: Izd-vo inostrannoj literatury, 448 pp. [Ричардс П. 1952. *Тропический дождевой лес*. Москва: Изд-во иностр. литер., 448 с.].
- Rieley J.O., Richards P.W., Bebbington A.D.L. 1979. The ecological role bryophytes in a Nord Wales woodland. *Journal of Ecology*, 67: 497–527.
- Rose F. 1992. Temperate forest management: its effect on bryophyte and lichen floras and habitats. In: *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Eds J.W. Bates, A.M. Farnes. London: Cleredon Press, pp. 211–233.
- Rykovskiy G.F. 2011. *Proiskhozhdenie i evolyutsiya mokoobraznykh*. Minsk: Belaruskaya navuka, 433 pp. [Рыковский Г.Ф. 2011. *Происхождение и эволюция мохообразных*. Минск: Беларуская навука, 433 с.].
- Sizykh A.P. 2015. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 1–6: 977–980. [Сизых А.П. 2015. Мхи – индикаторы условий процесса формирования лесных сообществ. *Успехи современного естествознания*, 1–6: 977–980].
- Shakirova L.R. 2016. *Fotosinteticheskie kharakteristiki nekotorykh vidov mkhov v techenie vegetatsionnogo sezona: vypusknaya kvalifikatsyonnaya rabota*. Krasnoyarsk, Sibirskiy federalnyi universitet, 35 pp. (manuscript). [Шакирова Л.Р. 2016. *Фотосинтетические характеристики некоторых видов мхов в течение вегетационного сезона: выпускная квалифик. работа. 06.03.01 "Биология"*. Красноярск, Сибирский федеральный университет, 35 с. (рукопись)].
- Shmakova N.Yu., Lukyanova L.M., Bulycheva T.M., Kudryavtseva O.V. 2006. *Produktсионnyi protsess v soobshchestvakh gornoj tundry Khibin*. Apatity, 125 pp. [Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М., Булычева Т.М., Кудрявцева О.В. 2006. *Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин*. Апатиты, 125 с.].
- Smith J.M. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press, 233 pp.
- Tsaryk Y.V., Tsaryk I.Y. 2002. *Visnyk Lvivskoho universitetu. Series Biology*, 28: 163–169. [Царик Й.В., Царик І.Й. 2002. Консорції як загальнобіологічне явище. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 28: 163–169].
- Weibull H. 2001. Influence of tree species on the epilithic bryophyte flora in deciduous forests of Sweden. *Journal of Bryology*, 23: 55–56.
- Walter H. 1968. *Vegetation der Erde in Öko-physiologischer Betrachtung*, Bd. 1. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 975 pp.
- Znotiņa V. 2003. Epiphytic bryophytes and lichens in boreal and northern temperate forests. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences*, 57(1/2): 1–10.

Рекомендує до друку
О.Є. Ходосовцев

Надійшла 15.02.2019