

**Марина Сергеевна Шабета  
Геннадий Феодосьевич Рыковский  
Виктор Иванович Парфенов**

## **Мохообразные хвойных лесов Беларуси**

**таксономия, биоморфология, экология,  
биоиндикация, география, созология**

**LAP LAMBERT Academic Publishing**

## **Impressum / Выходные данные**

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Alle in diesem Buch genannten Marken und Produktnamen unterliegen warenzeichen-, marken- oder patentrechtlichem Schutz bzw. sind Warenzeichen oder eingetragene Warenzeichen der jeweiligen Inhaber. Die Wiedergabe von Marken, Produktnamen, Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen u.s.w. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Библиографическая информация, изданная Немецкой Национальной Библиотекой. Немецкая Национальная Библиотека включает данную публикацию в Немецкий Книжный Каталог; с подробными библиографическими данными можно ознакомиться в Интернете по адресу <http://dnb.d-nb.de>.

Любые названия марок и брендов, упомянутые в этой книге, принадлежат торговой марке, бренду или запатентованы и являются брендами соответствующих правообладателей. Использование названий брендов, названий товаров, торговых марок, описаний товаров, общих имён, и т.д. даже без точного упоминания в этой работе не является основанием того, что данные названия можно считать незарегистрированными под каким-либо брендом и не защищены законом о брендах и их можно использовать всем без ограничений.

Coverbild / Изображение на обложке предоставлено: [www.ingimage.com](http://www.ingimage.com)

Verlag / Издатель:

LAP LAMBERT Academic Publishing

ist ein Imprint der / является торговой маркой

OmniScriptum GmbH & Co. KG

Bahnhofstraße 28, 66111 Saarbrücken, Deutschland / Германия

Email / электронная почта: [info@lap-publishing.com](mailto:info@lap-publishing.com)

Herstellung: siehe letzte Seite /

Напечатано: см. последнюю страницу

**ISBN: 978-3-659-87177-1**

Zugl. / Утверд.: Минск, ГНУ "Институт экспериментальной ботаники имени В.Ф. Купревича НАН Беларуси", 2014"

Copyright / АВТОРСКОЕ ПРАВО © 2016 OmniScriptum GmbH & Co. KG

Alle Rechte vorbehalten. / Все права защищены. Saarbrücken 2016

Государственное научное учреждение  
«Институт экспериментальной ботаники имени В.Ф. Купревича НАН Беларуси»

**Шабета Марина Сергеевна**  
**Рыковский Геннадий Феодосьевич**  
**Парфёнов Виктор Иванович**

**Мохообразные хвойных лесов Беларуси**

Научный редактор:  
В.И. Парфенов, академик НАН Беларуси

Рецензенты:  
Е.А. Сидорович, член-корреспондент НАН Беларуси, доктор биологических наук  
С.А. Дмитриева, доктор биологических наук

Шабета М.С., Рыковский Г.Ф., Парфёнов В.И. 2016

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ БРИОФЛОРЫ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ БЕЛАРУСИ.....	7
Глава 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	15
Глава 3 ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	21
Глава 4 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ.....	24
Глава 5 ЭКОЛОГО-БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ.....	41
5.1 Формы роста (биоморфы).....	41
5.2 Жизненные стратегии.....	45
5.3 Экоморфы по отношению к влажности и трофности субстрата (среды).....	49
5.4 Субстратная приуроченность.....	54
5.4.1 Эпигейды.....	56
5.4.2 Эпиксилы.....	66
5.4.3 Эпифиты.....	76
5.4.4 Эпилиты.....	82
5.5 Лесотипологические особенности бриокомпонента.....	88
5.5.1 Характеристика бриокомпонентов серий типов леса.....	90
Лишайниковая серия.....	94
Вересковая серия.....	94
Брусничная серия.....	95
Мшистая серия.....	97
Орляковая серия.....	99
Кисличная серия.....	100
Снытевая серия.....	102
Крапивная серия.....	103
Папоротниковая серия.....	104
Черничная серия типов.....	105
Приручейно-травяная серия.....	107
Долгомошная серия.....	108
Багульниковая серия.....	110
Осоковая серия.....	110
Осоково-сфагновая серия.....	112
Сфагновая серия.....	113
5.5.2 Анализ по экологически сходным группам типов леса.....	114
Глава 6 ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ.....	124
6.1 Географическая структура.....	124
6.2 Хорологический анализ в зональном аспекте.....	126
6.3 Полесская хорологическая дизъюнкция.....	136
Глава 7 СОЗОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ.....	139
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	143
BRYOPHYTE DIVERSITY IN THE BELARUS CONIFEROUS FORESTS.....	149
ЛИТЕРАТУРА.....	154

## ВВЕДЕНИЕ

Биоразнообразие растительного мира на основном – видовом уровне является исходной первоосновой для проведения всех исследований в области ботаники и биогеоценологии. В современных условиях изучение биоразнообразия различных групп растений на территории Беларуси, как неотъемлемого компонента экосистем, прежде всего, природных, имеет большое научное и практическое значение. Среди различных групп растительных организмов мохообразные являются одним из специфических объектов, весьма чувствительных к экзогенным условиям. Бриофиты представляют собой самую древнюю группу высших растений, которая достигла широкого распространения и высокого морфологического разнообразия и вместе с тем остается недостаточно изученной (Абрамов, Абрамова, 1978; Бардунов, 1984, 1992; Wilson, Peter, 1988; Longton, Bates, Farmer, 1992; Попова, 1998).

Вследствие своей специфической организации, экологических и географических особенностей мохообразные существенно дополняют характеристику растительных сообществ, важным компонентом которых они зачастую являются. Изучение мохообразных в составе различных растительных сообществ позволяет более глубоко оценить состояние и динамику развития последних. Учитывая, что территория Беларуси находится в лесной зоне, особого внимания заслуживают мохообразные лесных сообществ и, прежде всего, в составе преобладающих в лесном фонде хвойных формаций. Аборигенные хвойные леса на территории Беларуси, обладая рядом общих структурно-функциональных признаков, вместе с тем представлены двумя различными формациями: аazonальными сосновыми и зональными еловыми лесами, находящимися здесь на границе своего сплошного распространения. С этим связано подразделение территории страны на две геоботанические зоны.

Важно отметить, что сосна является более слабым эдификатором, чем ель, и с этим связана меньшая степень устойчивости микроклимата в ее сообществах. В такой связи сосна образует сообщества преимущественно на почвах недостаточно обеспеченных элементами питания при широкой экологической амплитуде по характеру увлажнения (от сухих до избыточно увлажненных), что отчасти компенсирует ее слабую эдификаторную способность. Данное обстоятельство способствует образованию в сосняках в совокупности большого разнообразия эконош, заселяемых видами различной экологии, в том числе экстремальной.

В отличие от сосны ель – сильный эдификатор, вследствие чего занимает более плодородные эдафотопы и формирует более устойчивый микроклимат в своих сообществах, что благоприятно для многих стенотопных видов мохообразных.

Вместе с тем мохообразные представляют собой неотъемлемый автотрофный компонент хвойных сообществ, взаимоотношение которого с древостоем сложилось в их взаимной ценотической адаптации, восходя еще к третичному периоду, и это во многом определяет здесь функционирование и сукцессионный процесс.

На территории Беларуси третичные отложения перекрыты в основном мощ-

ным чехлом четвертичных отложений, принесенных ледниками со Скандинавии и состоящими главным образом из кислых силикатных материалов. В такой связи здесь преобладают обедненные элементами питания песчаные почвы, покрытые преимущественно сосновыми сообществами. В них зачастую развивается сплошной моховой покров из видов, которые не обнаруживаются в спорово-пыльцевых спектрах третичных отложений. Это, прежде всего, малотребовательные олигомезотрофные виды, такие как *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* и другие мхи, приуроченные обычно к обедненным эдафотопам. Необходимо отметить, что некоторое обеднение элементами питания почвенного покрова Беларуси относительно третичного периода, совместно с воздействием антропогенных факторов привело к преобладанию лесов сосновой формации в составе лесного покрова, тогда как ель составляет небольшую часть лесопокрытия. При этом у ели экологическая амплитуда уже, чем у сосны и в Полесье ель представлена лишь отдельными небольшими «островными» участками. В такой связи целесообразно рассматривать бриокомпоненты сосновых и еловых лесов в сравнительном аспекте для выявления их особенностей, которые могут быть использованы в лесоустроительной практике.

В связи со спецификой организации мохообразные являются надежными показателями экологических особенностей всего спектра типов леса и их динамики (Цыганов, 1983). Следовательно, изучение бриоразнообразия сосновых и еловых лесов Беларуси и сравнительный анализ мохообразных исследуемых сообществ позволят установить их видоспецифичность в зависимости от типа леса, реакции отдельных видов на различные антропогенные нагрузки, а также уточнить систему классификации типов хвойных лесов страны на основе бриокомплексов.

Существенное отличие от сосудистых растений по типу организации позволяет выделить мохообразные как особый объект исследования, без учета которого изучение состава и структуры лесных, прежде всего, хвойных сообществ, недостаточно. Это важно не только для современного лесоводства, но и прогнозной характеристики лесных сообществ, а также при воссоздании определенных лесных экосистем в будущем. Традиционный учет при геоботанических описаниях только напочвенного мохового покрова в лесных сообществах в настоящее время уже не приемлем. Необходим учет мохообразных в лесных фитоценозах на всех субстратах и, в частности, в хвойных сообществах. Своей экологической спецификой в них характеризуются такие экологические группы, как эпигейды, эпиксилы, эпифиты и, в случае наличия камней, эпилиты. В совокупности они отражают экологические условия в лесных сообществах более полноценно, поскольку их распределение здесь связано не только с особенностями субстратов, но еще и в большей степени с микроклиматом. Последний, как отмечено выше, более устойчив по степени увлажнения и температурного режима в еловых лесах, что способствует здесь успешному заселению мохообразными всего спектра экониш, где они в состоянии закрепиться. В связи с этим изучение состава и структуры бриокомпонента (бриокомплекса) хвойных лесов актуально, так как назрела необходимость изучения всего биоразнообразия экосистем как относительно целостных образований.

Авторы выражают искреннюю благодарность к.б.н. А.В. Суднику, к.б.н. М.В. Ермохину, к.б.н. И.П. Вознячук, к.б.н. Д.В. Дубовику, к.б.н. Л.В. Семеренко, к.б.н. С.С. Савчуку, А.Н. Скуратовичу, И.Н. Вершицкой, С.А. Углянцу, В.Н. Лебедько, Д.М. Шабете. за содействие в сборе материалов, проведении экспедиционных исследований и за консультации по методическим вопросам; д.б.н. Е.Г. Бусько, д.б.н. С.А. Дмитриевой, д.б.н. Е.А. Сидоровичу, д.б.н. А. Аболинь, д.б.н. О.М. Афоной, д.б.н. М.Ф. Бойко, д.б.н. А.Д. Потемкину, д.б.н. Э.З. Баишевой, д.б.н. И. Юконене, д.б.н. Г.В. Железновой, д.б.н. А.П. Дьяченко, д.б.н. Н.А. Ламану, к.б.н. О.М. Масловскому, к.б.н. Н.М. Дайнеко, к.б.н. Д.Г. Груммо, к.б.н. М.В. Ермохину, к.б.н. М.Л. Романовой, к.б.н. Т.Ф. Сосновской, к.с.-х.н. А.В. Деревинскому, к.б.н. А.А. Свирид, к.б.н. И.В. Чернядьевой, к.б.н. В.М. Вирченко, к.б.н. С.М. Алвердиевой, к.б.н. О.В. Созинову, к.с.-х.н. В.С. Ивковичу, к.б.н. А.В. Углянцу, к.с.-х.н. В.Д. Поликсеновой, к.б.н. Н.В. Шкуратовой, к.б.н. В.Н. Тихомирову. к.б.н. Л.М. Мержвинскому, к.б.н. Е.В. Жудрик, Н.А. Архипенко, В.А. Мицюн, Н.Н. Насоновой за внимательное прочтение материалов монографии и ценные замечания и предложения; А.П. Зенцовой, С.П. Зенцову, В.П. Николайковой, Т.Д. Змушко, М.П. Шабете, А.А. Шабете за неоценимую помощь в обработке материалов исследования и в оформлении рукописи монографии.



## Глава I

### ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ БРИОФЛОРЫ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ БЕЛАРУСИ

Первый список мохообразных для Беларуси был опубликован Ж.Э. Жилибером (Gilibert, 1781) по части гербарной коллекции, где приводится 82 вида для окрестностей Гродно, а вслед за ним опубликована работа Ю. Юндзилла (Jundzill, 1830), в которой указано 163 вида для западной части Беларуси и примыкающих к ней областей. В связи с тем, что в последней публикации местонахождения и экотопы большинства бриофитов не упоминаются, невозможно выделить те виды, которые были собраны в хвойных лесах Беларуси. К тому же для латинских названий видов не приводятся авторы, что затрудняет определение принадлежности таксона согласно современной систематике.

В статье Х. Довнара (Downar, 1861) приводится несколько видов мохообразных для окрестностей Могилева. Через 20 лет К. Филипович (Filipowicz, 1881) указывает для окрестностей Бреста 49 видов мохообразных (8 – печеночники, 41 – мхи), характерных для хвойных сообществ. Затем Ф. Блонски (Blonski et al., 1888) приводит материалы о мохообразных, собранных в Беловежской пуще в 1887 году, включая и польскую ее часть, без точного указания пунктов сбора, что делает сомнительным нахождение некоторых видов на территории Беларуси. К составу бриофлоры Беларуси, вероятнее всего, следует отнести 97 видов, из них для сосновых лесов характерно 88 видов (14 – печеночники, 74 – мхи). В следующей публикации (Blonski, Drummer, 1889) для Беловежской, Свислочской и Лядской пущ, обследованных в 1888 году, указывает 35 видов, из которых к территории Беларуси относится, по видимому, 21 вид. Относительно хвойных лесов конкретных указаний нет, но приводится *Riccardia chamedryfolia* для сосновых колод и на торфе, однако определение данного вида может быть ошибочным (Рыковский, Масловский, 2009).

Значительный вклад в изучение бриофлоры южной половины Беларуси внес М.А. Алексенко, обследовавший бывшую Могилевскую губернию (юго-восточная часть) и «Литовское» Полесье (территория к югу от р. Неман и к западу от городов Новогрудок, Барановичи и Пинск). Для юго-восточной Беларуси им (Алексенко, 1898) приводится 115 видов бриофитов, из которых для хвойных лесов – около 90 (15 – печеночники, 75 – мхи) без упоминания типов леса. Для юго-западной части Беларуси (бывших Пружанского, Слонимского, Волковыского, Брест-Литовского и Кобринского уездов) он указывает (Алексенко, 1900-1901) еще большее бриоразнообразие – 188 видов, из которых для хвойных лесов характерны 45 видов (11 – печеночники, 34 – мхи). Однако поскольку бывший Пружанский уезд частично заходил прежде на территорию Польши, то нахождение некоторых видов в Беларуси при отсутствии точных данных о местах их сбора сомнительно. Хранящиеся в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН образцы 42 видов мхов, собранных М.А. Алексенко в Беловежской пуще, также не содержат более конкретных сведений

об их местонахождениях.

К. Шафнагелем (Szafnagel, 1908) приведены результаты более или менее тщательного бриофлористического обследования территории бывших Ошмянского, Вилейского, Свенцянского, Игуменского и Минского уездов (северо-запад и центр Минской и северо-востока Гродненской областей). Для этих уездов и соседних областей Литвы указывается около 200 видов мхов, для большинства из которых отмечена их экология. Среди них 93 вида мхов приводится для хвойных лесов, а остальные – для других экотопов либо вовсе без указания экологии. Кроме того, в данной публикации имеется список из 72 видов мхов, собранных в 1885 году в Беловежской пушче, но без конкретных указаний местонахождений.

В публикациях Г.К. Крейера для бассейна р. Лохвы (Могилевская обл.) приводится 50 видов бриофитов в основном луговых и болотных сообществах (Крейер, 1914–1916), среди которых есть указание на произрастание в хвойно-осоковом болотном сообществе *Hamatocaulis vernicosus* и *Calliergon giganteum*, а также при просмотре Г.Ф. Рыковским хранящихся в гербарии БИНа РАН образцов мохообразных этого района отмечен 31 вид, не указанный в данных публикациях, причем 12 из них приводится для хвойных и смешанных лесов (сосняки – 4, ельники – 9).

При геоботаническом исследовании болот Полесья к северу от р. Припять В.С. Доктуровским (1913, 1916 а, б) приведено 84 вида мохообразных для болотных сообществ, а также на лесных болотах отмечено 18 видов (Доктуровский, Жуков, 1916 а, б). По итогам обследования М. Флейшер (Fleisher, 1919) рассматривает в целом моховую растительность лесов Беловежской пушчи, упоминая при этом более 80 видов бриофитов, из которых около 12 видов мхов приводится конкретно для сосновых лесов, 17 – для болотных лесов, а для хвойных лесов в целом – 39 мхов и 9 печеночников. Ф. Тессендорф (Tessendorff, 1922) указывает 32 вида мохообразных для территории, расположенной к северу от Барановичей, из них 26 видов – обычны для хвойных лесов.

Новый этап в изучении бриофлоры Беларуси начинается после Октябрьской революции, когда в существовавших тогда границах (в восточной части) республики были широко развернуты работы геоботанического характера. В итоге геоботанического исследования территории Гомельской области (Высоцкий и др., 1925, Высоцкий, 1925) отмечено 112 видов бриофитов, из которых для сосняка без указания типа леса (Турская опытная станция) приводятся *Spagnum centrale* и *Sph. fallax*, а также для сосняков багульниковых (Петриковский и Лельчицкий районы) 6 видов сфагнумов (*Sph. capillifolium*, *Sph. centrale*, *Sph. compactum*, *Sph. magellanicum*, *Sph. papillosum*, *Sph. rubellum*), 36 видов мхов отмечено в хвойных сообществах, но приведены они без указаний типов леса. О.С. Полянская (1925 а, б) на территории Белорусского Полесья в окрестностях д. Б. Городятчи (приток Оресы р. Хохлы) приводит для островного ельника с подлеском из дуба, крушины, орешника, березы и липы 9 видов мхов (*Aulacomnium pallustre*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium affine*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *Rhitiadelphus triquetrus*, *Rhodobryum roseum*, *Spagnum centrale*, *Sph. girgensohnii*), а для ельников кисличных (Полянская, 1927) –

*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhitiadelphus triquetrus*. Мохообразные из этой области упоминаются также в геоботанических работах Н.М. Савич (1926, 1929), где для ельника возле д. Радьково приводятся *Dicranum montanum*, *D. fuscescens*, *Polytrichastrum formosum*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, для хвойных лесов – 34 вида мохообразных (печеночники – 1, сфагновые мхи – 11, бриевые мхи – 22), в публикации В.В. Адамова, А.Д. Лазук (1928) – 12 видов бриевых мхов. Для территории так называемого «Минского Полесья» (окрестности Князь-озера и др.) в работе В.В. Адамова (1926) (мшара с мелкой корявой сосной) приводятся *Sphagnum cuspidatum*, *Sph. girgensohnii*, *Sph. magellanicum*, *Sph. rubellum*. В том же году для Городищенского и Барановичского районов Брестской области Ж. Шепесфальви (Szepesfalvy, 1926) указывает около 160 видов, из которых для лесных сообществ, в том числе и для хвойных лесов, без указания конкретных типов леса автор приводится 58 видов (из них 11 – печеночники, 47 – мхи). Сведения о мохообразных Могилевской области в этот период приводятся только для луговых и болотных сообществ (В.П. Савич, Л.И. Савич, 1924, Докукин, Беляева, 1925, Дзянісаў, 1927, Дакукін, 1929). З.Н. Денисов (Дзянісаў, 1927) описывает естественно-историческую классификацию болот БССР и отмечает для сосняка осоково-сфагнового в 60-70% моховом покрове *Sphagnum angustifolium*, *Sph. centrale*, *Sph. warnstorffii*, с примесью *Sph. magellanicum*.

Затем М.И. Пряхиным (Праћін, 1930) обследованы территории восточного Полесья (западная часть бывшего Мозырского округа) от д. Махновичи до деревень Корма, Валавск, Луковцы. Им описан ряд экотопов, в том числе некоторые типы сосновых и еловых лесов. Для сосняков он приводит 36 видов мохообразных, для ельников – 35, для хвойных лесов в целом – 47. Согласно данному автору в сосняке лишайниковом имеются единичные вкрапления мхов, представленных единственным видом – *Polytrichum juniperinum*. Далее приводится сосняк овсянницевый с единичными вкраплениями *Polytrichum juniperinum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, в близко расположенном к нему сосняке вересковым данные мхи уже представлены мелкими пятнами, к ним присоединяется *Leucobryum glaucum*. В сосняке черничном было отмечено 20 видов мхов (4 – сфагнумы, 16 – бриевые), также встречавшихся пятнами. Для сосняков долгомошных указывается 17 видов мхов (5 сфагнумы, 12 – бриевые), образующих сплошной ковёр. В сосняке долгомошно-сфагновом представлено 7 видов мхов (2 – сфагнумы, 5 – бриевые). Особо выделен как характерный в пределах Беларуси лишь для мозырщины сосняк рододендроновый, в составе мохового покрова которого – 9 видов (2 – сфагнумы, 7 – бриевые). Сплошной и толстый моховой ковёр из 15 видов (6 – сфагнумы, 9 – бриевые) отмечен в 4 описаниях сосняков сфагновых. Также в публикации представлены два описания сосняков дубово-черничных с фрагментарным моховым покровом из 24 видов (3 – сфагнумы, 21 – бриевые) и сосняка дубово-разнотравного с участием *Leucobryum glaucum*, *Polytrichum juniperinum*, *Sphagnum squarrosum*. Два описания ельников кисличных включают 27 видов мохообразных (2 – печеночники, 3 – сфагнумы, 22 – бриевые мхи). Ельники чернично-сфагновые в 4 описаниях автора характеризуются большим сходством состава мхов (24 вида, из них 5 – сфагнумы, 19 –

бриевые) с ельниками долгомошными. В ельнике ольхово-осоково-сфагновом выявлено 22 вида бриофитов (печёночник *Plagiochila asplenioides*, 3 – сфагнумы, 18 – бриевые мхи). В ельнике ольхово-осоковом представлено 15 видов мохообразных (*Plagiochila asplenioides*, *Sphagnum girgensohnii*, 13 – бриевые мхи).

Для западного Полесья Б. Шафран (Szafran, 1930, 1952) публикует сведения о 20 видах сфагнумов, из которых *Sphagnum capillifolium* и *Sph. squarrosum* приводятся для сосновых болотных лесов.

В обобщающей статье, посвященной сфагновым мхам Беларуси, С.Н. Тюремнов (1931) указывает *Sphagnum angustifolium*, *Sph. balticum*, *Sph. cuspidatum*, *Sph. fuscum*, *Sph. magellanicum*, *Sph. majus*, *Sph. rubellum* как постоянный компонент лесных болот, *Sph. girgensohnii*, *Sph. wulfianum*, *Polytrichum commune* – для заболоченного елового леса, а *Sph. contortum*, *Sph. subsecundum* как изредка встречающиеся на осоково-лесных болотах. Мохообразные северных районов Беларуси в этот период были упомянуты лишь при геоботанических исследованиях (Михайловская, 1933).

Ссылки на нахождение в Беларуси 14 видов печеночников, характерных для лесных сообществ, содержатся в книге «Определитель печеночных мхов севера европейской части СССР», из которых конкретные указания для сосновых и еловых сообществ имеются для 5 видов (Савич, Ладъженская, 1936).

В 1936-1937 гг. изучением бриофлоры восточной части Беларуси занимался известный украинский бриолог А.С. Лазаренко. В 1938 году опубликованы результаты обследований окрестностей д. Козяны и южной части территории современного НП «Браславские озера» (между оз. Богинское и урочищем Журавовщина, в окр. д. Замошье), где С. Мацук (Масук, 1938) отмечает 31 вид мохообразных.

В результате обобщения всех имеющихся материалов о флоре сфагновых мхов А.П. Пидопличко опубликовал по этой группе первую сводку – «Флора сфагновых (торфяных) мхов Белорусской ССР» (Пидопличко, 1948) с дополнениями (Пидопличко, 1939, 1958, 1961, 1972), где приводит 36 видов сфагнумов (из них 3 – предположительно), из которых 24 – для лесных сообществ, а с конкретными указаниями сосновых и еловых лесов – 11. По итогам изучения в Определителе лиственных мхов БССР для флоры Беларуси А.С. Лазаренко (1951) приводит около 200 видов мхов, из которых для лесных сообществ – 129, а с конкретными указаниями сосновых и еловых лесов – 16. Ж. Мицкевич, А. Тросевич (Mickiewicz, Trosewicz, 1968) опубликовали статью об эпифитном бриокомпоненте лесов Беловежского Национального парка (Польша), в котором для коры ели приводится 34 вида мохообразных (7 – печеночники, 27 – мхи), для коры сосны и ели – 15 видов (5 – печеночники, 10 – мхи).

Начиная с 1960-х годов, изучением бриофлоры Беларуси занимается Г.Ф. Рыковский. Первоначально он указывал несколько видов мхов (Рыковский, 1963) в дополнение к сведениям, приведенным в Определителе лиственных мхов БССР А.С. Лазаренко (1951).

В статье Т.Н. Клакоцкой и Г.Ф. Рыковского (1976) для сосновых лесов на территории Припятского ландшафтно-гидрологического заповедника приводится 66 ви-

дов бриофитов (8 – печеночники, 58 – мхи) и представлены характеристики для лишайникового, верескового, мшистого, орлякового, черничного, долгомошного и сфагнового типов леса.

Монография Г.Ф. Рыковского (1980) и ряд статей (Рыковский, 1965, 1966, 1969, 1970 а, б, 1971 а, б, 1974, 1975, 1978, 1988) посвящены мохообразным Березинского биосферного заповедника. Автор приводит для заповедника 216 видов бриофитов, в том числе 90 – для хвойных лесов (14 – печеночники, 76 – мхи), из них для сосняков – 55 (4 – печеночники, 51 – мхи), а для ельников – 46 (12 – печеночники, 34 – мхи), в том числе представлены сведения о составе бриофитов по типам леса в границах заповедника, экологические характеристики видов, их распределение по отношению к различным факторам среды и субстратам, а также спектр географических элементов. Кроме того здесь затрагивается вопрос о моховых синузиях и приводятся сведения об общем и частном проективном покрытии мохообразных. Эти данные дополняют работы Д.К. Зерова, Г.Ф. Рыковского и др. (Зеров, 1964, Зеров, Рыковский, 1970, Парфенов, 1964, 1980 а, б, 1983, Парфенов, Ким, Рыковский, 1985, Рыковский, Шабета, 2015 а, Шабета, Рыковский, 2015 б).

В частично опубликованном перечне образцов мхов гербария Государственного природоохранного музея АН Украины, критически обработанных К.О. Уличной (1976, 1978), приведен ряд видов с территории Беларуси, а также в бриологическом гербарии Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины хранятся гербарные образцы около 100 видов бриофитов для различных областей Беларуси.

В 1980 году опубликована межреспубликанская монография «Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии». В разделе, написанном В.И. Парфеновым, Г.Ф. Рыковским, Г.В. Вынаевым, указываются 5 видов сфагновых мхов и 8 – бриевых для сосняков осоково-сфагновых на территории заказников «Ельня», «Заозерье», «Дикое», «Выгоношенское», «Голубые озера».

Позже О.М. Масловский (1986) опубликовал список листостебельных мхов Минской возвышенности, где для хвойных сообществ приводит 95 видов.

Г.Ф. Рыковским, М.П. Млынарчик и О.М. Масловский (1988) по материалам изучения бриофитов, произрастающих на бетонных сооружениях, указываются для хвойных сообществ 56 видов бриевых мхов.

В начале 90-ых годов Г.Ф. Рыковским и И.П. Юконене (1991) были опубликованы списки мохообразных, собранных в зоне Игналинской АЭС (район оз. Дрисвяты), где для хвойных лесов Беларуси приведен 91 вид мохообразных. Из них указания конкретного типа хвойных лесов есть лишь для 37 видов.

Вслед за этим О.М. Масловский (1997) публикует системный анализ бриофлоры и оценку современного состояния биогеографического разнообразия мохообразных Белорусского Поозерья, где для хвойных сообществ приводит 30 видов печеночников, 20 – сфагновых мхов и 116 – бриевых.

В результате обобщения и анализа многолетних бриофлористических исследований территории Беларуси выходит из печати первый том фундаментального издания «Флора Беларуси. Мохообразные» (Рыковский, Масловский, 2004), посвящен-

ный андреевым и бриевым мхам, затем – второй том (Рыковский, Масловский, 2009), включающий остальные мохообразные – сфагновые мхи, печеночники и антоцеротовые, причем для двух последних групп это – первая опубликованная сводка в истории Беларуси. В данных двух источниках для бриофлоры республики всего приведено 445 видов и разновидностей, в том числе 346 – мхи, 97 – печеночники и 2 – антоцеротовые. Указания о распространении мохообразных в хвойных сообществах имеются для 208 видов, в большинстве случаев без упоминания конкретных типов леса. Среди бриофитов, приводимых для Беларуси, упоминаются и некоторые такие, существование которых на данной территории весьма сомнительно.

На основе обработок выполненных исследований С.А. Цветкова (2007) приводит 151 вид бриофитов (44 – печеночники, 107 – мхи) с их систематическим и эколого-географическим анализом для разных типов еловых лесов Беларуси, в т.ч. рассматриваются экоморфы по влажности и трофности, флористический состав и приводятся некоторые фитоценотические показатели, касающиеся мохового покрова островных ельников в Полесье.

Далее, Г.Ф. Рыковским и О.М. Масловским (2009) в обзорной статье о новых и редких видах печеночников для хвойных сообществ приводятся 6 видов.

Почти одновременно Г.Ф. Рыковским с соавторами (Рыковский и др., 2010) подводится итог изучения бриофитов территории Национального парка «Припятский», включающий их разносторонний анализ и эволюционно-экологическую характеристику. Для хвойных сообществ приводится 97 видов (печеночники – 21, мхи – 76). Для конкретных типов соснового леса указано 11 видов печеночников и 56 – мхов, елового леса – 9 видов печеночников, 24 – мхов. Эти данные дополняют работы Г.Ф. Рыковского, Т.Н. Клакоцкой, М.С. Шабеты (Клакоцкая, Рыковский, 1976; Рыковский, 1976, 1981, 1983, 1985, 1987, 1991 б, 1993, 2002; Рыковский, Шабета, 2012 а, г; Шабета, Рыковский, 2012 а-в, 2013 б; Rykovskij, Shabeta, 2012, Рыковский, Парфенов, Шабета, 2015).

Особого внимания заслуживает фундаментальный, не имеющий пока аналогов в мировой бриологической литературе, труд – «Происхождение и эволюция мохообразных» (Рыковский, 2011), в котором приведена оригинальная целостная концептуальная модель происхождения и эволюции мохообразных данного автора, акцентирующая внимание на эколого-эволюционном аспекте этой сложнейшей для познания группы высших растений. Данной работе предшествовал ряд публикаций (Рыковский, 1986, 1989, 1992, 1993 а, б, 1996, 2001, 2006; Рыкоўскі, 1987 а, б, 1991; Rykovsky, 1990).

В период 2011-2012 гг. Г.Ф. Рыковским и М.С. Шабетой были проведены комплексные исследования бриофлоры НП «Браславские озера». На основе обработки этих материалов опубликована монография (Рыковский, Шабета и др., 2012). В ней всего для территории парка приводится 216 видов бриофитов, из них в хвойных лесах отмечено 114 (печеночники – 19, мхи – 95), в т.ч. в сосняках – 80 (печеночники – 9, мхи – 71), в ельниках – 99 (печеночники – 15, мхи – 84). В монографии проведен разносторонний анализ бриофлоры, рассмотрены биоморфы и жизненные стратегии

мохообразных, охарактеризована индикационная роль видов бриофитов по типам сосновых и еловых лесов и др. Материалы по таксономии, экологии, географии и сезологии мохообразных НП «Браславские озера» частично представлены также в других публикациях Г.Ф. Рыковского и М.С. Шабеты (Рыковский, Шабета, 2011 а-б, 2012 в-ж, Rykovskij, Shabeta, 2012, Зенцова (Шабета), 2009 а-б, Шабета, 2012). При написании монографии учтены результаты предшествовавшего рекогносцировочного бриофлористического обследования части современной территории НП «Браславские озера» (Отчетные материалы..., 1987), которое проводилось в 80-е – 90-е годы прошлого столетия в границах существовавшего в то время на данной территории ландшафтного заказника «Межозерный» и частичные сборы бриофитов О.М. Масловским в 90-ые годы (Рыковский, Масловский, 2004, 2009).

Ряд флористических и геоботанических работ содержит весьма ограниченные сведения о моховом покрове сосновых лесов по их типам, в том числе приводятся несколько растений-доминантов или ряд широко распространенных видов бриофитов, указывается их обилие и общее проективное покрытие (Бойко, Лознухо, 1982, Бойко, Сидорович. Моисеева, 1975, Ловчий, 1999, 2012, Ловчий и др., 2009, Юркевич, 1961, 1962, 1969, Юркевич, Смоляк, 1957, 1958, Юркевич, Гельтман, 1960, 1965, 1969, 1975, Юркевич, 1980, Юркевич, Ловчий, 1984, Юркевич, Парфенов, 1987, Юркевич и др., 1971, 1974, 1977, 1979), а на прилегающих к Беларуси территориях это работы украинских и российских исследователей (Анищенко, 2007, 2009, Константинова, 1989, 1997, 1998, Константинова и др., 2009, Корчагин, 1927, Корчагин, Лавренко, 1976, Малышева, 1973, Мякушко, 1978, Оленева-Антощенко, 1972, Смирнова, 1928, Стецура, 1982, Ткаченко, 1911). Результаты последних работ относительно мохообразных сосновых лесов также носят фрагментарный характер.

По Ярославской области (Россия) Т.В. Малышева (1973) указывает для некоторых типов сосновых лесов (долгомошный, мшисто-лишайниковый, чернично-сфагновый, черничный) преобладающие виды мохообразных, их обилие, проективное покрытие, встречаемость, формы роста, положение в нанорельефе, синузальное сложение, ритмы сезонного развития спорофитов, отношение к освещенности, прирост и годичный отпад, фитомассу, микроклимат, явление регенерации мохового покрова после нарушения при содействии возобновлению сосны.

Использование эколого-биологических особенностей бриофитов в экологическом мониторинге отражено в работе Н.Н. Серебряковой (2009) на примере Пензенской области Росси. Автор приводит конспект флоры листостебельных мхов (118 видов), в том числе и для хвойных лесов без выделения их типов. В работе представлен таксономический и эколого-географический анализ данной бриофлоры, место в составе природных экосистем, выделены экологические группы по отношению к субстратам, рассмотрены мхи урбанизированной территории и их состояние, а также предложены варианты использования физиологических и биохимических параметров мхов в оценке состояния окружающей среды, кроме того автором выделены редкие виды и обозначены проблемы их охраны.

В своей работе Л.Н. Анищенко (2009) рассматривает биоразнообразие мохового покрова и перспективы его использования в фитоиндикации экосистем района хвойно-широколиственных лесов европейской части Российской Федерации, характеризует фитоценотическую активность бриофитов в синэкологическом пространстве для выявления видов-индикаторов по отношению к свойствам субстрата. Автором выделены активные и высокоактивные виды, хорошо диагностирующие те или иные условия, формирующиеся в ценозах, как абсолютный индикатор синтаксонов и надежный индикатор экологических условий местообитаний. Проводится бриоиндикация чистоты атмосферного воздуха для исследованной территории.

Относительно субстратных групп бриофитов целенаправленное изучение бриофлоры Беларуси началось с Березинского биосферного заповедника (Рыковский, 1970б), а затем проводилось в Припятском ландшафтно-гидрологическом заповеднике (Рыковский, Клакоцкая, 1979), и в последующем уточнялось для НП «Припятский» (Рыковский и др., 2009). В последние годы в этом аспекте изучена бриофлора НП «Браславские озера» (Рыковский, Шабета и др., 2012). Эпифитные мохообразные Беларуси в целом охарактеризованы в статье (Рыковский, Шабета, 2013), апофиты в составе бриофлоры Беларуси в статье (Рыковский, Сакович, Шабета, 2015), а эпигейный и эпиксильный компоненты хвойных лесов в публикациях (Шабета, Рыковский, 2014 а; Шабета, Рыковский, 2013 а-б).

Из анализа материалов имеющихся литературных источников в данной области следует, что бриокомпонент хвойных лесов Беларуси изучен недостаточно, в связи с чем проводимое исследование актуально, как в научном, так и в прикладном отношениях.



## Глава 2

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Обследованы таксономическая, биоморфологическая, экологическая, географическая структура и созологический аспект бриокомпонента хвойных лесов (769 описаний) на территории 53 административных районов всех областей Беларуси, а также на территориях ГПУ «Национальный парк «Беловежская пуца», «Национальный парк «Браславские озёра», «Национальный парк «Припятский», «Березинский биосферный заповедник» (Рисунок 2.1, Таблица 2.1). Обследованные территории отражают природные условия геоботанических зон – евросибирской хвойной и европейской широколиственной, а также их переходной полосы относительно хвойных лесов в пределах территории Беларуси.

Употребление термина «бриокомпонент» вызвано изменением представления об эволюционной дифференциации мохообразных и трактовкой их как надотдела, в связи с чем было необходимо показать роль бриофитов в качестве неотъемлемого компонента хвойных лесных сообществ. Этот термин отвечает положению, занимаемому бриофитами (как неотъемлемой органически составной части более или менее сложной структуры лесных сообществ). Понятие это (в сущности – компонент сообщества) более универсальное, чем, например, понятие «бриокомплекс», поскольку последнее как бы декларирует свою независимость от сообщества. В настоящее время не приемлемо употребление таких выражений, как «моховой покров» (архаично, поскольку игнорирует группу печеночников) и «бриофлора» в отношении ценогрупп, к которым относятся, в частности, и хвойные леса. Строго говоря, бриокомпонент – это комплекс видов бриофитов в составе порциальной ценофлоры.

Основной целью исследования являлось достаточно полное выявление видового состава бриокомпонента Беларуси по типам аборигенного хвойного леса, как соснового, так и елового с их сравнительной характеристикой по сериям типов леса, выявление таксономической, биоморфологической, экологической, географической структуры, а также общих (интегрирующих) и специфичных (дифференцирующих) видов по данным двум формациям и проведение созологического анализа.

Использованы собственные бриологические сборы (около 5000 образцов); гербарные коллекции мохообразных ИЭБ НАН Беларуси (MSK-B), БИН РАН, Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Института экологии Карпат, ГрГУ им. Я. Купалы, ГГУ им. Ф. Скорины и некоторых других коллекций, а также дополненные и переработанные отчетные материалы лаборатории флоры и систематики растений и другие научные работы.

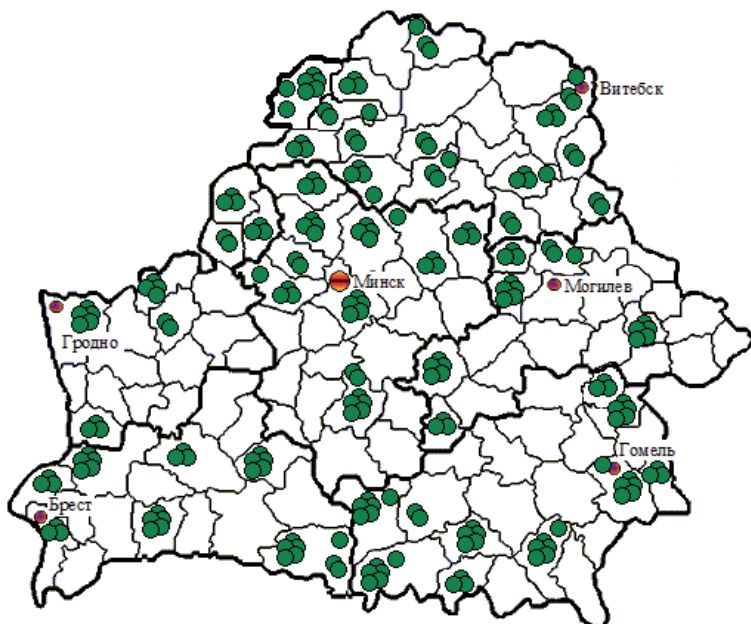


Рисунок 2.1. – Карта-схема размещения обследованных объектов

Таблица 2.1. – Количество описаний в разрезе типов леса и геоботанических подзон  
 Аббревиатуры: Coniferous forests: Cl cladinosum; Ca callunosum; Va vaccinosum; Pl pleuroziosum; Pt pteridiosum; Ox oxalidosum; Ae aegopodiosum; Ur urticosum; F filicosum; My myrtillosum; FH fontinale-herbosum; Po polytrichosum; Le ledosum; C caricosum; CS caricoso-sphagnosum; S sphagnosum.

Подзона	Количество описаний по сериям типов леса, шт.															
	Cl	Ca	Va	Pl	Pt	Ox	Ae	Ur	F	My	FH	Po	Le	C	CS	S
PINETUM																
<i>Эдафотопы</i>	$A_{0-1}$	$A_{1-2}$	$A_2$	$A_2B_2$	$B_2$	$C_2$	-	-	-	$A_3B_3$	$B_{4(5)}$	$A_4$	$A_5$	$A_5$	$A_5$	$A_5$
дубово-темнохвойных лесов	3	7	7	38	16	18	-	-	-	26	8	14	18	11	14	15
елово-грабовых дубрав	3	3	3	18	13	9	-	-	-	18	5	6	9	7	12	8
широколиственно-сосновых лесов	3	5	3	19	9	3	-	-	-	12	3	5	6	4	3	5
<b>ВСЕГО</b>	<b>9</b>	<b>15</b>	<b>13</b>	<b>75</b>	<b>38</b>	<b>30</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>56</b>	<b>16</b>	<b>25</b>	<b>33</b>	<b>22</b>	<b>29</b>	<b>28</b>
PICEETUM																
<i>Эдафотопы</i>	-	-	$B_2$	$B_{2(3)}$	$C_2$	$D_2$	$D_3$	$D_4$	$C_4$	$C_3$	$C_{4(5)}$	$B_4$	-	$B_3$	$B_3$	-
дубово-темнохвойных лесов	-	-	3	26	11	69	12	7	32	53	10	6	-	7	3	-

слово-грабовых дубрав	-	-	3	13	6	12	10	6	4	13	4	7	-	5	3	-
широколиственно-сосновых лесов	-	-	-	3	-	19	-	-	3	16	4	4	-	3	3	-
ВСЕГО	-	-	-	42	17	100	22	13	39	82	18	17	-	15	9	-

Сбор флористического материала проводился на протяжении 2009-2013 гг. Дифференцированное исследование бриокомпонента хвойных лесов осуществлено во всех геоботанических подзонах в границах Беларуси рекогносцировочным, маршрутным, полустационарным и стационарным методами, методом учетных площадок, а также выборочных проб бриофлоры по типам субстрата (Мальшев, 1975, Юрцев, Камелин, 1991). Предварительная разметка учетных ходов и центров учетных площадок не проводилась, так как количество учетных площадок обеспечивает требуемую точность работ и достоверность получаемых результатов. В качестве основных методических руководств использованы (Полевая геоботаника, 1968, 1972; Программа..., 1974; Уиттекер, 1980; Юркевич, 1980; Толмачев, 1986; Теоретические..., 1987, Гельтман и др., 1988; Баишева, 2007).

К собранным гербарным образцам составлялись типовые этикетки, в которых указаны географическое месторасположение, экологические условия, растительные сообщества и субстратная приуроченность. Для количественной оценки видового состава определялось проективное покрытие мохообразными субстратов в растительных сообществах методом глазомерной оценки, в некоторых случаях приводилась оценка обилия по шкале Друде. Также указывались такие важные показатели, как субстратное распределение (для эпифитов – распределение по породам деревьев и характер их расположения на данном субстрате).

Описания фитоценозов проведены по эталонным участкам основных типов хвойных лесов, в наибольшей мере характеризующих эколого-ценотические и эдафические условия, в соответствии с методическими указаниями по изучению типов леса, в которых лесные ассоциации выделяются в качестве «вариантов» и методическими разработками ИЭБ НАН Беларуси (Саутин, Райко, 1963; Сукачев, Зонн, 1961; Юркевич, Гельтман 1960; Юркевич, 1969; Юркевич и др., 1979; Юркевич, 1980). Гербарные сборы осуществлены как в типичных, не нарушенных рубками ухода, хвойных лесах всех возрастных категорий, так и в антропогенно нарушенных лесных сообществах. Типы леса приводятся по (Юркевич, 1961, 1962; Юркевич и др., 1957, 1969, 1984).

Определение мохообразных проводилось по стандартным методикам (Кильдюшевский, 1973, Скворцов, 1977, Гербарное дело, 1995, Щербаков, Майоров, 2006) с использованием фундаментальных изданий цикла «Флора Беларуси» по мохообразным (Рыковский, Масловский, 2004, 2009), а также определителей (Савич, Ладыженская, 1936; Лазаренко, 1951, 1955; Пидопличко, 1948; Абрамова и др., 1968; Бардунов, 1969; Савич-Любичская, Смирнова, 1968, 1070; Мельничук, 1970; Шляков, 1976, 1979-1982; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004) и других руководств (Müller, 1951-

1958; Зеров, 1964; Schuster, 1966, 1988; Кильдюшевский, 1970; Landwehr, 1980; Furu-ki, 1991; Hong, 1998, 2002; Váňa, Hong, 1999; Paton, 1999; Bakalin, 2001).

Классификация таксонов и цитирование видовых названий приводятся согласно современной таксономии мхов (Ignatov, Afonina, Ignatova and et al., 2006), печёночников и антоцеротовых (Потемкин, Софронова, 2009) с некоторой корректировкой (Рыковский, 1993, 2011; Stebel et al., 2010, Рыковский, Шабета, 2015 б). Авторы таксонов не указываются, но соответствуют данным источникам.

По современной классификации у мхов в составе бриофитов хвойных лесов Беларуси представлены классы: *Sphagnopsida*, *Andreaeopsida*, *Polytrichopsida*, *Tetraphidopsida*, *Bryopsida*. Однако мы вслед за Г.Ф. Рыковским (2011 б) считаем такую классификацию не вполне оправданной; ведь, исходя из типа организации бриевых мхов, такие группы, как политриховые и тетрафисовые, относятся к классу *Bryopsida*, а их относительная примитивность по структуре спорогонов не дает достаточного основания для выделения их на уровне классификационного ранга *Sphagnopsida* и *Andreaeopsida*. Последние два класса в эволюционном отношении представляют собой высокоспециализированные группы, которые значительно удалены по признакам организации (прежде всего, спорогонов) от целостного класса *Bryopsida*. На этом основании полагаем, что тетрафисовые и политриховые могут рассматриваться как подклассы класса *Bryopsida*.

Цитирование видовых названий сосудистых растений приводится по (Определитель..., 1999), а сокращения авторов латинских названий их таксонов по стандартам при цитировании (Authors..., 1992; Vascular..., 1992).

Экологический анализ мохообразных хвойных лесов проводился по их субстратной приуроченности и отношению к влажности среды, трофности субстрата, отчасти по реакции среды и интенсивности освещения (Apinis, Lacis, 1934-1935; Мельничук, 1951; Бардунов, 1961, 1965, 1969; Шляков, 1961; Аболинь, 1968; Рыковский, 1980; Бардунов, Черданцева, 1982; Культясов, 1982; Рыковский, Масловский, 2004, 2009), а также из данных наших исследований.

При выяснении экологической приуроченности мохообразных различается 7 основных экотопов: почва с развитой дерниной или лесной подстилкой, обнаженная почва или грунт, кора живых деревьев (стволы с ветвями и основания стволов с выступающими корнями), гниющая древесина, камни, разлагающиеся экскременты и водная среда. Нами считается целесообразным изучение мохообразных всех экотопов, поскольку в настоящее время при выделении типов леса применяются методы, требующие учет полного флористического состава, при этом зачастую именно второстепенные по степени обилия виды, играют важную роль при выделении синтаксономических единиц.

В зависимости от степени увлажнения предпочитаемых местообитаний в направлении ее возрастания выделяются гидроморфы бриофитов: мезоксерофиты, ксеромезофиты, мезофиты, гигромезофиты, мезогигрофиты, гигрофиты, гигрогидрофиты, гидрофиты. В зависимости от степени обеспеченности субстрата элементами питания в направлении его возрастания выделяются трофоморфы: олиготрофы, олиго-

мезотрофы, мезотрофы, эвмезотрофы, мезозвтрофы, эвтрофы. Реакция среды (pH) связана с различными почвенными факторами и не является для бриофитов узко ограничивающим фактором. Как правило, существуют группы видов, встречающиеся при различных значениях pH. Однако для разных групп характерна разная амплитуда кислотности. Выделяются группы: гиперацидофилы, ацидофилы, ацидонейтрофилы, мезоацидофилы, мезоацидонейтрофилы, мезоацидонейтробазифилы, эврифилы (Купцов, 1948; Лавренко, 1962).

Степень разложения валежника приведена по шкале стадий разложения древесины (Спирин, 2002): стадия 0 – свежепавший ствол, 1 – начало деструкции, 2 – интенсивная деструкция, 3 – полная деструкция, 4 – окончание гумификации, 5 – стадия земляного вала.

Географический анализ с уклоном во флорогенез по широтным элементам проводился по работам А.С. Лазаренко (1944, 1956) (с некоторыми изменениями и дополнениями Г.Ф. Рыковского (1993 а-в, 1995, 2011 а-б), с учетом работы (Herzog, 1924). Было выделено 13 геоэлементов (субарктический, бореальный, бореально-неморальный, неморальный, средиземноморско-неморальный, субсредиземноморско-неморальный, неморально-монтанный, бореально-монтанный, бореально-неморально-монтанный, субаркто-монтанный, субаркто-бореально-монтанный, субарктический, аркто-альпийский) и космополиты.

При рассмотрении жизненных стратегий мохообразных использованы представления и подходы, изложенные в публикациях (Раменский, 1935; Абрамов, 1969 а-б; Работнов, 1975; Миркин, 1983; М.Ф. Бойко, 1999 а-б; Клакоцкая, Рыковский, 1976, Рыковский, Клакоцкая, 1979, Рыковский, 2008, Рыковский и др., 2010; Рыковский, 2011б). Выделены 4 типа жизненных стратегий: бриовиоленты, бриопатенты ценотические и экотопические, бриоэксплеренты.

Классификация форм роста (биоморф) мохообразных приводится по публикациям (Gimingham, Robertson, 1950; Слободян, 1950; Улична, 1970; М.Ф. Бойко, 1999 а-б, Рыковский, 2011а), где предлагается 13 биоморф: настоящая дерновина, подушковидная дерновина, мутовчато-ветвистая дерновина, плоский ковер, вертикально-ветвистый ковер, талломный ковер, дендроидная форма, перистоветвистое сплетение, разветвленно-ветвистое сплетение, слабо-ветвистое сплетение, гидрофитное сплетение, дерновидная подушка, подушка. У отдельных видов форма роста является очень устойчивым признаком (*Climacium dendroides* – дендроидная форма), у других видов относительно этого признака проявляется значительная пластичность, зависящая от преобладающих условий произрастания. То обстоятельство, что граница между классами по формам роста редко бывает резкая, затрудняет отнесение образца к какому-либо одному классу, и такие виды могут попадать в несколько классов форм роста.

Выделение экологических особенностей мохообразных проведено согласно методикам установления степени участия видов бриофитов в лесных насаждениях и антропогенно нарушенных экотопах (Шабета, 2010 а-б, 2012; Зенцова (Шабета), 2009 а-г; Мавришев, Зенцова (Шабета), 2009 а-б, 2010; Шабета, Мавришев, 2010), где

обращается внимание и на характер субстрата, частоту встречаемости определенного вида, внешнюю форму растения (степень его развития, наличие органов размножения и др.). Основным методом бриодиагностики состояния окружающей среды – флористический (Цыганов, 1983; Биоиндикация, 1988; Дидух, 2012). При сравнении видового состава локальных флор использован коэффициент Л.И. Малышева (к), который позволяет выражать сходство и различие флор при варьировании значений коэффициента  $k$  от  $-1$  (полное различие) до  $+1$  (полное сходство) (Малышев, 1975; Шмидт, 1980, 1984; Зайцев, 1984):

где  $x$  и  $y$  – количество видов специфичных для двух сравниваемых флор;  $z$  – количество общих, или совместных видов.

Для наполнения информационного блока данных по бриофлоре хвойных лесов Беларуси создана и адаптирована к специфике организации и экологии мохообразных база данных «Мохообразные» (Шабета, 2015 а, Шабета, Рыковский, 2015 в).

Описание географического положения, тектонического строения и рельефа, гидрографической сети, климатических особенностей, почвенных характеристик Беларуси приведено согласно (Каропа, 2010), флора и растительность – исходя из (Каропа, 2010) и дополнена данными (Лесной кадастр, 2008; Ловчий, 2012; Ловчий и др., 2009; Русаленко, 2012; Юркевич и др., 1979, 1984).

### Глава 3

## ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

**Географическое положение, тектоника и рельеф.** Беларусь располагается в географическом центре Европы, и ее территория простирается с севера на юг на 560 км и с запада на восток – на 650 км, занимая площадь – 207,6 тыс. км<sup>2</sup>. В тектоническом отношении страна находится в пределах западной окраины Восточно-Европейской (Русской) платформы со средней абсолютной высотой 159 м. Мощность осадочного чехла колеблется от нескольких метров (Украинский щит) до 6 км (Припятский прогиб). В нескольких местах кристаллический фундамент выходит на поверхность (окрестности деревни Глушковичи Лельчицкого района Гомельской области). Высшая точка – гора Дзержинская (345 м), минимальная абсолютная отметка (80 м) – в месте пересечения Неманом белорусско-литовской границы. Рельеф понижается на север и на юг от центра. Основные рельефообразователи – четвертичные отложения. В общих чертах рельеф отражает особенности тектонического строения Восточно-Европейской платформы. В формировании современного облика рельефа территории большое значение имели четвертичные оледенения.

**Гидрография.** Особенности тектоники кристаллического фундамента находят свое отражение в рисунке гидрографической сети. Вследствие равнинности рельефа течение рек плавное, питание преимущественно грунтово-снеговое. Реки замерзают на период 30-120 дней; разливаются весной, мелеют летом. Здесь около 11 000 озер (в основном ледникового происхождения), больше всего в Белорусском Поозерье.

**Климатические особенности.** Территория Беларуси находится в пределах западной области северного умеренного пояса и характеризуется умеренно-континентальным типом климата. Среднегодовой радиационный баланс положительный и увеличивается с северо-востока на юго-запад с 1500 до 1800 МДж/м<sup>2</sup>, в среднем с ноября по февраль он отрицателен, а максимален в июне. Атмосферное давление в среднем за год постепенно возрастает с севера и северо-запада на юг и юго-восток, максимально – в январе. Зимой преобладают ветры западных и юго-западных направлений, а летом – западных и северо-западных.

Важнейший климатообразующий процесс – западный перенос воздушных масс, в гораздо меньшей степени – арктические и тропические воздушные массы. Морские умеренные воздушные массы господствуют здесь в течение всего года и сопровождаются зимой потеплением, летом – похолоданием, а континентальные – вызывают зимой похолодание, а летом – потепление и сухость.

Среднегодовая температура воздуха повышается с северо-востока (4,4 °С) на юго-запад (7,4 °С). Минимальные среднемесячные температуры наблюдаются в январе (-8,5 °С на северо-востоке и -4,5 °С на юго-западе), максимальные – в июле (17 °С на севере, 19,7 °С на юге). Годовые амплитуды температур повышаются с запада на восток (соответственно 23 °С и 26 °С).

Годовой ход абсолютной влажности воздуха совпадает с годовым ходом температур. Среднегодовая относительная влажность – 80%, максимальна в зимний период (88-90%), а минимальна в мае и июне (30%). Количество пасмурных дней колеблется от 135 на юго-востоке до 175 на северо-западе страны в год и достигает максимума зимой ( $\geq 80\%$  дней), а минимально летом (45-55%). С высокой относительной влажностью связана частая повторяемость туманов, которые регистрируются 35-100 дней в году.

Среднегодовое количество осадков колеблется от 500 до 700 мм в год (зона достаточного увлажнения) и уменьшается с северо-запада на юго-восток. Наибольшее количество осадков характерно для июля и августа, наименьшее – для января и февраля. Около 70% всех осадков выпадает с апреля по октябрь.

**Почвенный покров.** Около 45% территории Беларуси занимают автоморфные почвы. Зональными для смешанных и широколиственных лесов являются дерново-подзолистые почвы. Под хвойными лесами развиваются подзолистые почвы. Во всех областях встречаются дерново-карбонатные почвы (наибольшие площади – в бассейнах Припяти, Ствиги и Горыни), бурые лесные – на северо-западе и западе Беларуси (Гродненский район, территория НП «Беловежская пушча») под елово-дубовыми и другими лесами. Полугидроморфные (заболоченные) почвы интразональны и занимают около 40% территории. Дерново-подзолистые заболоченные почвы образуются под травянистой, мохово-травянистой и лесной растительностью и занимают около 23% территории.

**Флора и растительность.** Флора Беларуси включает около 1650 видов сосудистых растений, из которых приблизительно 1500 видов относится к травам и несколько более 100 видов – к древесным растениям, около 2000 видов водорослей, около 600 видов лишайников и примерно 430 видов мохообразных.

Зональный тип растительности – леса (лесопокрытость территории – около 79 тыс. км<sup>2</sup>, или 35%), из которых преобладают сосняки (50,2% лесов республики), а ельники по занимаемой площади находятся лишь на четвертом месте (9,4%). Лиственницы и прочие хвойные на территории Беларуси представлены исключительно лесными культурами брусничной, мшистой, кисличной, снытевой и черничной сериями типов леса, характеризуются минимальным моховым разнообразием, характерным для аналогичных типов хвойных лесов и занимают лишь 0,01% лесопокрытой площади, по этой причине мы посчитали целесообразным ими пренебречь при анализе бриокомпонента хвойных лесов.

**Распространение хвойных лесов.** Расположение Беларуси в месте перехода евросибирской хвойной к европейской широколиственной геоботанической области (зоне) отражает сложный флороценотический состав на территории страны, где выделяется три четко очерченные подзоны. В северной части территории значительно участие в составе фитоценозов элементов бореальной флоры (дубравно-кустарниковые темнохвойные южнотаежные леса), а к югу их количество и степень участия несколько снижается, и они постепенно замещаются неморальными, атлантическими и понтийскими видами (подзона широколиственно-сосновых лесов). На



стыке указанных двух областей выделяется переходная подзона, в пределах которой имеет место смешение примерно в равной мере как западноевропейских, так и борельных элементов.

В 60-е годы XX века И.Д. Юркевичем и В.С. Гельтманом (1965) был разработан современный вариант лесорастительного и геоботанического районирования, согласно которому на территории Беларуси выделяется 3 подзоны, 7 округов и 25 районов. Северная подзона – дубово-темнохвойных лесов, ограниченная с юга северной границей распространения граба, охватывает Белорусское Поозерье, основные возвышенности Белорусской гряды и Восточнобелорусскую равнину. Центральная подзона – елово-грабовых дубрав занимает территорию между северной границей граба и южной границей сплошного распространения ели, охватывает основные равнины Предполесья. Южная подзона – широколиственно-сосновых лесов – расположена южнее границы сплошного распространения ели и занимает основную часть территории Белорусского Полесья.

Сосняки представлены во всех геоботанических подзонах, округах и районах Беларуси, а еловые леса – зональны, и их участие в лесном фонде в направлении с севера на юг постепенно уменьшается. Относительно подзон участие сосновых лесов изменяется от 51,7% в подзоне дубово-темнохвойных лесов до 62,9% в подзоне елово-грабовых дубрав и 60,2% в подзоне широколиственно-сосновых лесов, а еловых – от 70,8%, до 26,9% и 2,3% (островные местообитания) соответственно. Наиболее крупные массивы сосновых лесов находятся в Полоцкой, Нарочано-Вилейской, Верхненеманской низинах, на Центральнобережизской равнине, во многих местах Полесской низменности и других (Юркевич, Ловчий, 1984; Лесной кадастр..., 2008) на бедных песчаных почвах, а на богатых суглинистых и и других почвах их доля невелика. Здесь представлены преимущественно бидоминантные елово-сосновые фитоценозы.

Удельный вес ельников составляет более 10% до южных отрогов Белорусской гряды почти повсеместно. Особенно широко ельники распространены на плодородных почвах Оршанской возвышенности и северной части Оршанско-Могилевского плато (35,8%), менее представлены в бассейне Западной Двины (14,9%); на Минской возвышенности, Борисовских и Ошмянских грядах их доля несколько увеличивается (16,3%) по сравнению с возвышенностями западной части Белорусской гряды (12,3%). В Предполесье количество ельников резко снижается (6,3%). Исключение составляют Беловежская пуща и Копыльская гряда (10-15%). В Полесье участие ельников составляет менее 1% (островное распространение). В Белорусском Полесье около 30 островных местонахождений ели (Полянская, 1927; Парфенов, 1964; Ребристая, Шмидт, 1972; Ермохин, Пугачевский, 2009), из которых наиболее крупные участки ели расположены в районах Малориты, Столина, Лельчиц и др.

## Глава 4 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

К настоящему времени после обработки собранного обширного гербарного материала, а также литературных и отчетных данных в составе бриофлоры хвойных лесов Беларуси выявлено 255 видов из 134 родов, 65 семейств, 21 порядка, 5 классов и 2 отделов надотдела Vryobionta (Шабета, 2016; таблицы 4.1-4.3). Видовой состав бриокомпонента хвойных лесов сравнительно богат и составляет 57,3% от числа видов известных в составе бриофлоры Беларуси. Важно отметить, что реально на обследованной территории возможно нахождение еще некоторых видов бриофитов как известных в других лесных экотопах, так и отмеченных на соседних территориях.

Таблица 4.1. – Таксономический состав бриокомпонента хвойных лесов

Отдел / Класс	Порядок	Количество, шт.								
		семейств			родов			видов		
		Хвойн.	Сосн.	Ел.	Хвойн.	Сосн.	Ел.	Хвойн.	Сосн.	Ел.
<b>I. Marchantiophyta</b>	<b>7</b>	<b>25</b>	<b>20</b>	<b>23</b>	<b>35</b>	<b>25</b>	<b>31</b>	<b>57</b>	<b>41</b>	<b>50</b>
1. <i>Jungermanniopsida</i>	6, в т.ч.	22	17	20	31	21	28	53	37	47
	<i>Pelliales</i>	1	1	1	1	1	1	3	2	3
	<i>Pallaviciniales</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	1
	<i>Metzgeriales</i>	2	2	2	3	3	3	5	4	5
	<i>Porellales</i>	3	1	3	3	1	3	3	1	3
	<i>Ptilidiales</i>	1	1	1	1	1	1	2	2	2
	<i>Jungermaniales</i>	14	12	12	22	15	19	39	28	33
2. <i>Marchantiopsida</i>	<i>Marchantiales</i>	3	3	3	4	4	3	4	4	3
<b>II. Bryophyta</b>	<b>14</b>	<b>40</b>	<b>37</b>	<b>38</b>	<b>99</b>	<b>87</b>	<b>86</b>	<b>198</b>	<b>166</b>	<b>158</b>
1. <i>Sphagnopsida</i>	<i>Sphagnales</i>	1	1	1	1	1	1	26	26	17
2. <i>Andreaeaeopsida</i>	<i>Andreaeales</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	0
3. <i>Bryopsida</i>	12, в т.ч.	38	35	37	97	85	85	171	139	141
	<i>Polytrichales</i>	1	1	1	4	4	3	10	9	6
	<i>Tetraphidales</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	<i>Buxbaumiales</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	<i>Funariales</i>	1	1	1	2	2	1	2	2	1
	<i>Encalyptales</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	<i>Grimmiales</i>	1	1	1	4	4	2	5	5	3
	<i>Dicranales</i>	5	5	5	17	15	14	33	25	27
	<i>Splachmales</i>	2	2	1	2	2	1	2	2	1
	<i>Orthotrichales</i>	1	1	1	2	1	2	5	4	3
	<i>Hedwigiales</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	<i>Bryales</i>	5	5	5	9	9	9	29	24	23
	<i>Hypnales</i>	18	15	18	53	44	49	81	64	73
<b>Итого: 2 / 5</b>	<b>21</b>	<b>65</b>	<b>57</b>	<b>61</b>	<b>134</b>	<b>112</b>	<b>117</b>	<b>255</b>	<b>207</b>	<b>208</b>

Таблица 4.2. – Таксономическая структура бриокомпонента хвойных лесов Беларуси

Семейство	Род	Вид
<b>Отдел Marchantiophyta</b>		
<b>Класс Marchantiopsida</b>		
<b>1. Порядок Marchantiales</b>		
1. Marchantiaceae	1. Marchantia	1. Marchantia polymorpha L.
2. Conocephalaceae	2. Conocephalum	2. Conocephalum conicum (L.) Dumort.
3. Ricciaceae	3. Riccia	3. Riccia fluitans L.
	4. Ricciocarpos	4. Ricciocarpos natans (L.) Corda
<b>Класс Jungermanniopsida</b>		
<b>2. Порядок Pelliales</b>		
4. Pelliaceae	5. Peltia	5. Peltia endiviifolia (Dicks.) Dumort. 6. Peltia epiphylla (L.) Corda 7. Peltia neesiana (Gottsche) Limpr.
<b>3. Порядок Pallaviciniales</b>		
5. Moerckiaceae	6. Moerckia	8. Moerckia flotoviana (Nees) Schiffn.
<b>4. Порядок Metzgeriales</b>		
6. Metzgeriaceae	7. Metzgeria	9. Metzgeria furcata (L.) Dumort.
7. Aneuraceae	8. Aneura	10. Aneura pinguis (L.) Dumort.
	9. Riccardia	11. Riccardia latifrons (Lindb.) Lindb. 12. Riccardia multifida (L.) Gray 13. Riccardia palmata (Hedw.) Carruth.
<b>5. Порядок Porellales</b>		
8. Radulaceae	10. Radula	14. Radula complanata (L.) Dumort.
9. Frullaniaceae	11. Frullania	15. Frullania dilatata (L.) Dumort.
10. Lejeuneaceae	12. Lejeunea	16. Lejeunea cavifolia (Ehrh.) Lindb.
<b>6. Порядок Ptilidiales</b>		
11. Ptilidiaceae	13. Ptilidium	17. Ptilidium ciliare (L.) Hampe 18. Ptilidium pulcherrimum (Weber) Vain.
<b>7. Порядок Jungermanniales</b>		
12. Pseudolepicoleaceae	14. Blepharostoma	19. Blepharostoma trichophyllum (L.) Dumort.
13. Trichocoleaceae	15. Trichocolea	20. Trichocolea tomentella (Ehrh.) Dumort.
14. Lepidoziaceae	16. Bazzania	21. Bazzania trilobata (L.) Gray
	17. Lepidozia	22. Lepidozia reptans (L.) Dumort.
15. Lophocoleaceae	18. Chiloscypus	23. Chiloscypus latifolius (Nees) J.J. Engel et R.M. Schust. 24. Chiloscypus minor (Nees) J.J. Engel et R.M. Schust. 25. Chiloscypus pallescens (Ehrh. Ex Hoffm.) Dumort. 26. Chiloscypus polyanthos (L.) Corda 27. Chiloscypus profundus (Nees) J.J. Engel et R.M. Schust.
16. Plagiochilaceae	19. Plagiochila	28. Plagiochila asplenioides (L. emend. Taylor) Dumort. 29. Plagiochila porelloides (Torr. Ex Nees) Lindenb.
17. Jamesoniellaceae	20. Jamesoniella	30. Jamesoniella autumnalis (DC.) Steph.

Семейство	Род	Вид
18. Cephaloziaceae	21. Cephalozia	31. <i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.
		32. <i>Cephalozia connivens</i> (Dicks.) Lindb.
		33. <i>Cephalozia lunulifolia</i> (Dumort.) Dumort.
		34. <i>Cephalozia pleniceps</i> (Austin) Lindb.
	22. <i>Nowellia</i>	35. <i>Nowellia curvifolia</i> (Dicks.) Mitt.
	23. <i>Odontoschisma</i>	36. <i>Odontoschisma denudatum</i> (Mart.) Dumort.
19. Cephaloziellaceae	24. Cephaloziella	37. <i>Cephaloziella divaricata</i> (Sm.) Schiffn.
		38. <i>Cephaloziella elachista</i> (J.B. Jack ex Gottsche et Rabenh.) Schiffn.
		39. <i>Cephaloziella hampeana</i> (Nees) Schiffn.
		40. <i>Cephaloziella rubella</i> (Nees) Warnst.
20. Scapaniaceae	25. <i>Crossocalyx</i>	41. <i>Crossocalyx hellerianus</i> (Nees ex Lindenb.) Meyl.
	26. <i>Isopaches</i>	42. <i>Isopaches bicrenatus</i> (Schmidel ex Hoffm.) H. Buch
	27. <i>Lophozia</i>	43. <i>Lophozia ascendens</i> (Warnst.) R.M. Schust.
		44. <i>Lophozia excisa</i> (Dicks.) Dumort.
		45. <i>Lophozia longiflora</i> (Nees) Schiffn
		46. <i>Lophozia ventricosa</i> (Dicks.) Dumort.
	28. <i>Orthocaulis</i>	47. <i>Orthocaulis attenuatus</i> (Mart.) A. Evans
	29. <i>Scapania</i>	48. <i>Scapania apiculata</i> Spruce
		49. <i>Scapania irrigua</i> (Nees) Nees
	30. <i>Schistochilopsis</i>	50. <i>Schistochilopsis incisa</i> (Schrad.) Konstant.
21. <i>Myliaceae</i>	31. <i>Mylia</i>	51. <i>Mylia anomala</i> (Hook.) Gray
22. Calypogeiaceae	32. Calypogeia	52. <i>Calypogeia integristipula</i> Steph.
		53. <i>Calypogeia muelleriana</i> (Schiffn.) Muell. Frib.
		54. <i>Calypogeia neesiana</i> (C. Massal. et Carestia) Muell. Frib.
23. <i>Jungermanniaceae</i>	33. <i>Liochlaena</i>	55. <i>Liochlaena lanceolata</i> Nees
24. <i>Geocalyceae</i>	34. <i>Geocalyx</i>	56. <i>Geocalyx graveolens</i> (Schrad.) Nees
25. <i>Gymnomitriaceae</i>	35. <i>Solenostoma</i>	57. <i>Solenostoma gracillimum</i> (Sm.) R.M. Schust.

#### Отдел Bryophyta

#### Класс Sphagnopsida

#### 8. Порядок Sphaginales

26. Sphagnaceae	36. Sphagnum	58. <i>Sphagnum angustifolium</i> (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen
		59. <i>Sphagnum balticum</i> (Russow) C.E.G. Jensen
		60. <i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.
		61. <i>Sphagnum centrale</i> C.E.G. Jensen
		62. <i>Sphagnum compactum</i> Lam. & DC
		63. <i>Sphagnum contortum</i> Schultz
		64. <i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.
		65. <i>Sphagnum fallax</i> (H.Klinggr.) H. Klinggr.
		66. <i>Sphagnum fimbriatum</i> Wilson
		67. <i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy & Molk.
		68. <i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) H. Klinggr.
		69. <i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow
		70. <i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.

Семейство	Род	Вид
		71. <i>Sphagnum obtusum</i> Warnst.
		72. <i>Sphagnum palustre</i> L.
		73. <i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.
		74. <i>Sphagnum platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst.
		75. <i>Sphagnum quinquefarium</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst.
		76. <i>Sphagnum riparium</i> Angstr.
		77. <i>Sphagnum rubellum</i> Wilson
		78. <i>Sphagnum russowii</i> Warnst.
		79. <i>Sphagnum squarrosum</i> Crome
		80. <i>Sphagnum subsecundum</i> Nees
		81. <i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Angstr.
		82. <i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow
		83. <i>Sphagnum wulfianum</i> Girg.
<b>Класс Andreaeopsida</b>		
<b>9. Порядок Andreaeales</b>		
27. Andreaeaceae	37. Andreaea	84. <i>Andreaea rupestris</i> Hedw.
<b>Класс Bryopsida</b>		
<b>10. Порядок Polytrichales</b>		
28. Polytrichaceae	38. Atrichum	85. <i>Atrichum angustatum</i> (Brid.) Bruch et al.
		86. <i>Atrichum tenellum</i> (Roehl.) Bruch et al.
		87. <i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv.
	39. Pogonatum	88. <i>Pogonatum nanum</i> (Hedw.) P. Beauv.
	40. Polytrichastrum	89. <i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G.L.Sm.
		90. <i>Polytrichastrum longisetum</i> (Sw. ex Brid.) G.L.Sm.
	41. Polytrichum	91. <i>Polytrichum commune</i> Hedw.
		92. <i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.
		93. <i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.
		94. <i>Polytrichum strictum</i> Brid.
<b>11. Порядок Tetraphidales</b>		
29. Tetraphidaceae	42. Tetraphis	95. <i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.
<b>12. Порядок Buxbaumiales</b>		
30. Buxbaumiaceae	43. Buxbaumia	96. <i>Buxbaumia aphylla</i> Hedw.
<b>13. Порядок Funariales</b>		
31. Funariaceae	44. Funaria	97. <i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.
	45. Physcomitrium	98. <i>Physcomitrium pyriforme</i> (Hedw.) Hampe
<b>14. Порядок Encalyptales</b>		
32. Encalyptaceae	46. Encalypta	99. <i>Encalypta streptocarpa</i> Hedw.
<b>15. Порядок Grimmiiales</b>		
33. Grimmiaceae	47. Bucklandiella	100. <i>Bucklandiella heterosticha</i> (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra
	48. Grimmia	101. <i>Grimmia muehlenbeckii</i> Schimp.
		102. <i>Grimmia pulvinata</i> (Hedw.) Sm.
	49. Niphotrichum	103. <i>Niphotrichum canescens</i> (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra

Семейство	Род	Вид
	50. Schistidium	104. Schistidium apocarpum (Hedw.) Bruch et al.
<b>16. Порядок Dicranales</b>		
34. Leucobryaceae	51. Campylopus	105. Campylopus flexuosus (Hedw.) Brid.
	52. Dicranodontium	106. Dicranodontium denudatum (Brid.) E. Britton
	53. Leucobryum	107. Leucobryum glaucum (Hedw.) Angstr.
35. Dicranaceae	54. Dicranella	108. Dicranella cerviculata (Hedw.) Schimp.
		109. Dicranella crispa (Hedw.) Schimp.
		110. Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.
		111. Dicranella varia (Hedw.) Schimp.
	55. Dicranum	112. Dicranum bonjeanii De Not.
		113. Dicranum flagellare Hedw.
		114. Dicranum majus Turner
		115. Dicranum montanum Hedw.
		116. Dicranum polysetum Sw.
		117. Dicranum scoparium Hedw.
		118. Dicranum spurium Hedw.
		119. Dicranum viride (Sull. & Lesq.) Lindb.
	56. Paraleucobryum	120. Paraleucobryum longifolium (Hedw.) Loeske
36. Ditrichaceae	57. Ceratodon	121. Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.
	58. Ditrichum	122. Ditrichum cylindricum (Hedw.) Grout
	59. Pleuridium	123. Pleuridium subulatum (Hedw.) Rabenh.
37. Pottiaceae	60. Barbula	124. Barbula unguiculata Hedw.
	61. Bryoerythrophyllum	125. Bryoerythrophyllum recurvirostrum (Hedw.) P.C. Chen
	62. Didymodon	126. Didymodon fallax (Hedw.) R.H. Zander
		127. Didymodon rigidulus Hedw.
	63. Syntrichia	128. Syntrichia ruralis (Hedw.) F. Weber & D. Mohr
	64. Tortella	129. Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr.
	65. Tortula	130. Tortula acaulon (With.) R.H. Zander
		131. Tortula lanceola R.H. Zander
	66. Weissia	132. Weissia controversa Hedw.
38. Fissidentaceae	67. Fissidens	133. Fissidens adianthoides Hedw.
		134. Fissidens bryoides Hedw.
		135. Fissidens osmundoides Hedw.
		136. Fissidens taxifolius Hedw.
<b>17. Порядок Splachnales</b>		
39. Meesiaceae	68.	137.
	69. Leptobryum	138. Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson
40. Splachnaceae	70. Splachnum	139. Splachnum ampullaceum Hedw.
<b>18. Порядок Orthotrichales</b>		
41. Orthotrichaceae	71. Orthotrichum	140. Orthotrichum affine Brid.
		141. Orthotrichum obtusifolium Brid.
		142. Orthotrichum pumilum Sw.
		143. Orthotrichum speciosum Nees
	72. Ulota	144. Ulota crispa (Hedw.) Brid.
<b>19. Порядок Hedwigiales</b>		

Семейство	Род	Вид
42. Hedwigiaceae	73. Hedwigia	145. Hedwigia ciliata (Hedw.) P. Beauv.
<b>20. Порядок Bryales</b>		
43. Bryaceae	74. Bryum	146. Bryum amblyodon Muell. Hal. 147. Bryum argenteum Hedw. 148. Bryum bimum (Schreb.) Turner 149. Bryum caespiticium Hedw. 150. Bryum capillare Hedw. 151. Bryum dichotomum Hedw. 152. Bryum moravicum Podp. 153. Bryum pallescens Schleich. ex Swaegr. 154. Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb. 155. Bryum turbinatum (Hedw.) Turner
	75. Rhodobryum	156. Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr.
44. Mielichhoferiaceae	76. Pohlia	157. Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. 158. Pohlia nutans (Hedw.) Lindb. 159. Pohlia wahlenbergii (F. Weber & D. Mohr) A.L. Andrews
45. Mniaceae	77. Mnium	160. Mnium hornum Hedw. 161. Mnium lycopodioides Swaegr. 162. Mnium stellare Hedw.
	78. Plagiomnium	163. Plagiomnium affine (Blandow ex Funck) T.J. Kop. 164. Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.J. Kop. 165. Plagiomnium elatum (Bruch et al.) T.J. Kop. 166. Plagiomnium ellipticum (Brid.) T.J. Kop. 167. Plagiomnium medium (Bruch et al.) T.J. Kop. 168. Plagiomnium rostratum (Schrad.) T.J. Kop. 169. Plagiomnium undulatum (Hedw.) T.J. Kop.
	79. Pseudobryum	170. Pseudobryum cinclidioides (Huebener) T.J. Kop.
	80. Rhizomnium	171. Rhizomnium punctatum (Hedw.) T.J. Kop.
46. Bartramiaceae	81. Philonotis	172. Philonotis fontana (Hedw.) Brid.
47. Aulacomniaceae	82. Aulacomnium	173. Aulacomnium androgynum (Hedw.) Swaegr. 174. Aulacomnium palustre (Hedw.) Swaegr.
<b>21. Порядок Hypnales</b>		
48. Fontinalaceae	83. Fontinalis	175. Fontinalis antipyretica Hedw.
49. Plagiotheciaceae	84. Herzogiella	176. Herzogiella seligeri (Brid.) Z. Iwats.
	85. Plagiothecium	177. Plagiothecium cavifolium (Brid.) Z. Iwats. 178. Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Bruch et al. 179. Plagiothecium laetum Bruch et al. 180. Plagiothecium latebricola Bruch et al. 181. Plagiothecium nemorale (Mitt.) A. Jaeger
50. Leucodontaceae	86. Leucodon	182. Leucodon sciuroides (Hedw.) Swaegr.
51. Hypnaceae	87. Hypnum	183. Hypnum cupressiforme Hedw.
52. Pylaisiadelphaceae	88. Platygyrium	184. Platygyrium repens (Brid.) Bruch et al.
53. Anomodontaceae	89. Anomodon	185. Anomodon attenuatus (Hedw.) Huebener 186. Anomodon longifolius (Brid.) Hartm.

Семейство	Род	Вид
		187. <i>Anomodon viticulosus</i> (Hedw.) Hook. & Taylor
54. Neckeraceae	90. <i>Homalia</i>	188. <i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Bruch et al.
	91. <i>Neckera</i>	189. <i>Neckera complanata</i> (Hedw.) Huebener
		190. <i>Neckera pennata</i> Hedw.
55. Climaciaceae	92. <i>Climacium</i>	191. <i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber & D. Mohr
56. Hylocomiaceae	93. <i>Hylocomium</i>	192. <i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch et al.
	94. <i>Pleurozium</i>	193. <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.
	95. <i>Rhytidiadelphus</i>	194. <i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.
		195. <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.
57. Lembophyllaceae	96. <i>Isoetecium</i>	196. <i>Isoetecium alopecuroides</i> (Lam. ex Dubois) Isov.
58. Brachytheciaceae	97. <i>Brachytheciastrum</i>	197. <i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen
	98. <i>Brachythecium</i>	198. <i>Brachythecium albicans</i> (Hedw.) Bruch et al.
		199. <i>Brachythecium campestre</i> (Muell. Hal.) Bruch et al.
		200. <i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.
		201. <i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.
		202. <i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Bruch et al.
		203. <i>Brachythecium salebrosum</i> (F. Weber & D. Mohr) Bruch et al.
	99. <i>Cirriphyllum</i>	204. <i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout
	100. <i>Eurhynchiastrum</i>	205. <i>Eurhynchiastrum pulchellum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen
	101. <i>Eurhynchium</i>	206. <i>Eurhynchium angustirete</i> (Broth.) T.J. Kop.
		207. <i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) Bruch et al.
	102. <i>Kindbergia</i>	208. <i>Kindbergia praelonga</i> (Hedw.) Ochyra
	103. <i>Oxyrrhynchium</i>	209. <i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske
		210. <i>Oxyrrhynchium speciosum</i> (Brid.) Warnst.
	104. <i>Pseudoscleropodium</i>	211. <i>Pseudoscleropodium purum</i> (Hedw.) M.Fleisch. ex Broth.
	105. <i>Sciuro-hypnum</i>	212. <i>Sciuro-hypnum oedipodium</i> (Mitt.) Ignatov & Huttunen
		213. <i>Sciuro-hypnum populeum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen
		214. <i>Sciuro-hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov & Huttunen
		215. <i>Sciuro-hypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov & Huttunen
59. Calliergonaceae	106. <i>Calliergon</i>	216. <i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.
		217. <i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.
	107. <i>Straminergon</i>	218. <i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. Ex Brid.) Hedenaes
	108. <i>Warnstorfia</i>	219. <i>Warnstorfia fluitans</i> (Hedw.) Loeske
60. Scorpidiaceae	109. <i>Hamatocaulis</i>	220. <i>Hamatocaulis vernicosus</i> (Mitt.) Hedenaes
	110. <i>Sanionia</i>	221. <i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske
	111. <i>Scorpidium</i>	222. <i>Scorpidium scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.
61. Pylaisiaceae	112. <i>Breidleria</i>	223. <i>Breidleria pratensis</i> (W.D.J. Koch ex Spruce)



Семейство	Род	Вид
		Loeske
	113. Callicladium	224. Callicladium haldanianum (Grev.) H.A. Crum
	114. Calliergonella	225. Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske
		226. Calliergonella lindbergii (Mitt.) Hedenas
	115. Homomallium	227. Homomallium incurvatum (Schrad. ex Brid.) Loeske
	116. Ptilium	228. Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.
	117. Pylaisia	229. Pylaisia polyantha (Hedw.) Bruch et al.
	118. Stereodon	230. Stereodon fertilis (Sendtn.) Lindb.
		231. Stereodon pallescens (Hedw.) Mitt.
62. Pseudoleskeaceae	119. Pseudoleskeella	232. Pseudoleskeella nervosa (Brid.) Nyholm
63. Leskeaceae	120. Leskea	233. Leskea polycarpa Hedw.
64. Thuidiaceae	121. Abietinella	234. Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch.
	122. Helodium	235. Helodium blandowii (F. Weber & D. Mohr) Warnst.
	123. Pelekium	236. Pelekium minutulum (Hedw.) Touw
	124. Thuidium	237. Thuidium assimile (Mitt.) A. Jaeger
		238. Thuidium delicatulum (Hedw.) Bruch et al.
		239. Thuidium recognitum (Hedw.) Lindb.
		240. Thuidium tamariscinum (Hedw.) Bruch et al.
65. Amblystegiaceae	125. Amblystegium	241. Amblystegium juratzkanum Schimp.
		242. Amblystegium serpens (Hedw.) Bruch et al.
	126. Campyliadelphus	243. Campyliadelphus chrysophyllus (Brid.) R.S. Chopra
	127. Campylidium	244. Campylidium sommerfeltii (Myrin) Ochyra
	128. Campyllum	245. Campyllum protensum (Brid.) Kindb.
		246. Campyllum stellatum (Hedw.) C.E.O. Jensen
	129. Cratoneuron	247. Cratoneuron filicinum (Hedw.) Spruce
	130. Drepanocladus	248. Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst.
		249. Drepanocladus polygamus (Bruch et al.) Hedenas
	131. Hygroamblystegium	250. Hygroamblystegium humile (P.Beauv.) Vanderp., Goffinet & Hedenas
		251. Hygroamblystegium tenax (Hedw.) Jenn.
		252. Hygroamblystegium varium (Hedw.) Moenk.
	132. Leptodictyum	253. Leptodictyum riparium (Hedw.) Warnst.
	133. Serpoleskea	254. Serpoleskea subtilis (Hedw.) Loeske
	134. Tomentypnum	255. Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske

В хвойных лесах Беларуси отдел печёночников (*Marchantiophyta*) включает 57 видов из 35 родов, 25 семейств, 7 порядков и 2 классов, не равноценных по объёму. В классе юнгерманиевых (*Jungermanniopsida*) – 53 вида из 31 рода, 22 семейств, 6 порядков, а в классе маршанциевых (*Marchantiopsida*) – лишь 4 вида из 4 родов, 3 семейств, 1 порядка, поскольку последние приурочены большей частью к открытым экотопам, наследуя тем самым исходную для них экологическую арены.

Таблица 4.3. – Показатели систематического разнообразия бриокомпонента хвойных лесов

Показатель	Хвойные леса		Сосняки		Ельники	
	Величина показателя	%	Величина показателя	%	Величина показателя	%
Число видов	<b>255</b>	-	207	-	208	-
Число родов	<b>134</b>	-	112	-	117	-
Число семейств	<b>65</b>	-	57	-	61	-
Число видов в 3 ведущих семействах	<b>60</b>	<b>23,5</b>	54	26,1	47	22,6
Число видов в 10 ведущих семействах	<b>134</b>	<b>52,5</b>	114	55,1	108	51,9
Число видов в ведущих семействах (с числом видов выше среднего)	<b>189</b>	<b>74,1</b>	160	77,3	139	66,8
Число видов в ведущих родах (с числом видов выше среднего)	<b>111</b>	<b>43,5</b>	97	46,9	99	47,6
Среднее число видов в семействе	<b>3,9</b>	-	3,6	-	3,4	-
Среднее число видов в роде	<b>1,9</b>	-	1,8	-	1,8	-
Среднее число родов в семействе	<b>2,1</b>	-	1,9	-	1,9	-
Число семейств с 1 видом	<b>30</b>	<b>46,2</b>	26	44,8	29	46,8
Число семейств с 2 видами	<b>6</b>	<b>9,2</b>	9	15,5	4	6,5
Число родов с 1 видом	<b>94</b>	<b>70,1</b>	82	72,6	75	63,6
Число родов с 2 видами	<b>15</b>	<b>11,2</b>	14	12,4	18	15,3
Число семейств с 1 родом	<b>39</b>	<b>60,0</b>	28	48,3	32	51,6

В составе отдела мхов (*Bryophyta*) в хвойных лесах представлено 198 видов из 99 родов, 40 семейств, 14 порядков, 3 классов: в классе сфагновых (*Sphagnopsida*) – 26 видов из 1 рода, в классе андреевых (*Andreaeopsida*) – 1 вид, в классе бриевых (*Bryopsida*) – 171 вид из 97 родов и 38 семейств, 12 порядков.

Из порядков печёночников в хвойных лесах по видовой насыщенности выделяется *Jugermanniales* (39 видов), из порядков мхов – *Hypnales* (84), *Dicranales* (33), *Bryales* (29), *Sphagnales* (26).

В лесах сосновой формации выявлено 207 видов из 112 родов, 57 семейств, 20 порядков, 5 классов, 2 отделов (81,2% видов бриофитов хвойных лесов Беларуси).

Печёночники сосняков – 41 вид из 25 родов, 20 семейств, 6 порядков, 2 классов. В классе юнгерманиевых – 37 видов из 21 родов, 17 семейств, 5 порядков, в классе маршанциевых – 4 вида из 4 родов, 3 семейств, 1 порядка.

Мхи сосняков – 166 видов из 87 родов, 37 семейств, 14 порядков, 3 классов. В классе сфагновых – 26 видов из 1 рода, в классе андреевых – 1 вид, в классе бриевых – 139 видов из 85 родов и 35 семейств, 12 порядков.

Из порядков в сосновых лесах по видовой насыщенности выделяются: у печёночников – *Jugermanniales* (28 видов), у мхов – *Hypnales* (64), *Sphagnales* (26), *Dicranales* (25), *Bryales* (24).

В еловых лесах выявлено 208 видов из 117 родов, 61 семейства, 20 порядков, 4 классов и 2 отделов (81,6% от числа видов в составе хвойных лесов Беларуси).

Печёночники ельников – 50 видов из 31 рода, 23 семейств, 7 порядков, 2 клас-

сов. В классе юнгерманиевых – 47 видов из 28 родов, 20 семейств, 6 порядков, в классе маршанциевых – 3 вида из 3 родов, 3 семейств, 1 порядка.

Мхи ельников – 158 видов из 86 родов, 38 семейств, 13 порядков, 2 классов. В классе сфагновых – 17 видов из 1 рода, в классе бриевых – 141 вид из 85 родов и 37 семейств, 12 порядков.

Из порядков мохообразных в еловых лесах по видовой насыщенности выделяются: у печёночников – *Jugermanniales* (33 вида), у мхов – *Hypnales* (73), *Dicranales* (27), *Bryales* (23), *Sphagnales* (17).

В целом бриокомпонент хвойных лесов Беларуси представлен 65 семействами, из которых 25 – печёночники (84,4% бриоразнообразия Беларуси), 40 – мхи (81,6%). Антоцеротовые не выявлены. В сосняках у печёночников – 20 семейств (80,8% бриоразнообразия Беларуси), у мхов – 37 (75,0%), в ельниках соответственно 23 (82,1%) и 38 (79,6%).

Для оценки биоразнообразия бриофитов данной территории следует привести средние данные по числу видов, приходящихся на 1 семейство, что составляет 3,9 (Таблица 4.3). Относительно отделов печёночников и мхов соответственно – 2,3 и 5,0. В целом по республике данный показатель равен соответственно 5,8, 3,5 и 7,0. В сосняках этот коэффициент по мохообразным равен 3,7, по печёночникам – 2,1, по мхам – 4,6. В ельниках среднее число видов приходящихся на 1 семейство у мохообразных в целом – 3,4, у печёночников – 2,2, а у мхов – 4,0. В сосняках видовая насыщенность семейств выше, чем в ельниках, а относительно отделов бриофитов хвойных лесов наблюдается большая степень «таксономической сборности» печёночников в сравнении со мхами, что свидетельствует о большем соответствии экологических условий в регионе для мхов, чем печёночников, а также для сосновых лесов сравнительно с еловыми. При этом поскольку сосна является довольно слабым доминантом, то в образуемых ею сообществах не проявляются жесткие конкурентные отношения, и эти экосистемы являются более открытыми для проникновения различных маловидовых таксономических групп (т.е. собраны 1-2-видовые таксоны) в отличие от ельников, где более выражены конкурентные отношения и таксономические группы более насыщены видами.

В хвойных лесах по числу видов выделяются семейства среди печёночников – *Scapaniaceae* (9 видов), *Cephaloziaceae* (7), *Lophocoleaceae* (5), *Aneuraceae* и *Cephaloziellaceae* (по 4 вида), среди мхов – *Sphagnaceae* (26 видов), *Brachytheciaceae* (19), *Amblystegiaceae* (15), *Dicranaceae* (13), *Mniaceae* (12), *Bryaceae* (11), *Polytrichaceae*, *Pottiaceae* (по 10), *Pylaisiaceae* (9), *Thuidiaceae* (6), *Plagiotheciaceae* (7), *Orthotrichaceae* и *Grimmiaceae* (по 5). В сосновых и еловых лесах по отдельности спектр ведущих семейств сходный с таковым хвойных лесов в целом. Десять ведущих семейств в составе бриокомпонента хвойных лесов объединяют 134 вида, что составляет 52,5% видовой представленности бриофитов. Такая тенденция характерна для многих флор мохообразных Северного полушария. Доля семейств с числом видов выше среднего высока и составляет 74,1% (в сосняках – 77,3%, в ельниках – 66,8%). Одно- и двувидовые семейства составляют более половины бриоразнообра-

зия хвойных лесов (55,4%; в сосняках – 60,3%, в ельниках – 53,3%).

Высокая степень участия в сложении бриокомпонента видов семейств *Sphagnaceae*, *Amblystegiaceae*, *Calliergonaceae* и *Thuidiaceae* соответствует повышенному увлажнению исследуемых биотопов, а значительная доля семейств *Brachytheciaceae*, *Bryaceae*, *Dicranaceae*, *Mniaceae*, *Orthotrichaceae*, *Polytrichaceae*, *Plagiotheciaceae* – высокому разнообразию экопической структуры лесов. Вместе с тем бриокомпонент сосновых лесов беден болотными видами бриевых мхов, характеризуясь преимущественно широким участием сфагновых в отличие от бриофлоры Беларуси в целом, что связано с более или менее выраженной олиготрофностью данных местообитаний. Место в составе бриокомпонентов сосновых, еловых и хвойных лесов в целом для каждого семейства отделов печёночников и мхов указано соответственно в таблицах 4.4 и 4.5.

Таблица 4.4. – Видовая насыщенность семейств печёночников

Семейство	Хвойные леса		Сосняки		Ельники	
	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре
<i>Aneuraceae</i>	4	4	4	2	4	4
<i>Calypogeaceae</i>	3	5	2	3	3	5
<i>Cephaloziaceae</i>	7	2	5	1	7	2
<i>Cephaloziellaceae</i>	4	4	4	2	2	6
<i>Conocephalaceae</i>	1	7	1	4	1	7
<i>Frullaniaceae</i>	1	7	0	0	1	7
<i>Geocalycaceae</i>	1	7	1	4	1	7
<i>Gymnomitriaceae</i>	1	7	1	4	0	0
<i>Jamesoniellaceae</i>	1	7	1	4	1	7
<i>Jungermanniaceae</i>	1	7	0	0	1	7
<i>Lejeuneaceae</i>	1	7	0	0	1	7
<i>Lepidoziaceae</i>	2	6	1	4	2	6
<i>Lophocoleaceae</i>	5	3	5	2	5	3
<i>Marchantiaceae</i>	1	7	1	4	1	7
<i>Metzgeriaceae</i>	1	7	0	0	1	7
<i>Moerckiaceae</i>	1	7	0	0	1	7
<i>Myliaceae</i>	1	7	1	4	0	0
<i>Pelliaceae</i>	3	5	2	3	3	5
<i>Plagiochilaceae</i>	2	6	1	4	2	6
<i>Pseudolepicoleaceae</i>	1	7	1	4	1	7
<i>Ptilidiaceae</i>	2	6	2	3	2	6
<i>Radulaceae</i>	1	7	1	4	1	7
<i>Ricciaceae</i>	2	6	2	3	1	7
<i>Scapaniaceae</i>	9	1	5	1	8	1
<i>Trichocoleaceae</i>	1	7	0	0	1	7

Таблица 4.5. – Видовая насыщенность семейств мхов

Семейство	Хвойные леса		Сосняки		Ельники	
	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре
<i>Amblystegiaceae</i>	15	3	12	3	13	2
<i>Andreaeaceae</i>	1	14	1	13	0	11
<i>Anomodontaceae</i>	3	12	0	0	3	9
<i>Aulacomniaceae</i>	2	13	2	12	1	11
<i>Bartramiaceae</i>	1	14	1	13	1	11
<i>Brachytheciaceae</i>	19	2	16	2	17	1
<i>Bryaceae</i>	11	6	8	6	8	5
<i>Buxbaumiaceae</i>	1	14	1	13	0	11
<i>Calliergonaceae</i>	4	11	4	10	1	11
<i>Climaciaceae</i>	1	14	1	13	1	11
<i>Dicranaceae</i>	13	4	11	4	10	3
<i>Ditrichaceae</i>	3	12	3	11	3	9
<i>Encalyptaceae</i>	1	14	1	13	1	11
<i>Fissidentaceae</i>	4	11	1	13	3	9
<i>Fontinalaceae</i>	1	14	0	0	1	11
<i>Funariaceae</i>	2	13	2	12	1	11
<i>Grimmiaceae</i>	5	10	5	9	3	9
<i>Hedwigiaceae</i>	1	14	1	13	1	11
<i>Hylocomiaceae</i>	4	11	4	10	4	8
<i>Hypnaceae</i>	1	14	1	13	1	11
<i>Lembophyllaceae</i>	1	14	0	0	1	11
<i>Leskeaceae</i>	1	14	1	13	1	11
<i>Leucobryaceae</i>	3	12	2	12	2	10
<i>Leucodontaceae</i>	1	14	1	13	1	11
<i>Meesiaceae</i>	1	14	1	13	0	11
<i>Mielichhoferiaceae</i>	3	12	2	12	3	9
<i>Mniaceae</i>	12	5	11	4	10	3
<i>Neckeraceae</i>	3	12	1	13	3	9
<i>Orthotrichaceae</i>	5	10	4	10	3	9
<i>Plagiotheciaceae</i>	6	9	6	8	6	7
<i>Polytrichaceae</i>	10	7	9	5	6	7
<i>Pottiaceae</i>	10	7	8	6	9	4
<i>Pseudoleskeellaceae</i>	1	14	1	13	1	11
<i>Pylaisiaceae</i>	9	7	7	7	9	4
<i>Pylaisiadelphaceae</i>	1	14	1	13	1	11
<i>Scorpidiaceae</i>	3	12	2	12	3	9
<i>Splachnaceae</i>	1	14	1	13	0	0
<i>Sphagnaceae</i>	26	1	26	1	17	1
<i>Tetraphidaceae</i>	1	14	1	13	1	11
<i>Thuidiaceae</i>	7	8	6	8	6	7

На родовом уровне бриокомпонент хвойных лесов в целом представлен 134 таксонами, из которых 35 родов – печёночники, 99 – мхи. На один род надотдела мохообразных хвойных лесов приходится 1,9 вида, относительно отделов печёночников и мхов соответственно – 1,6 и 2,0. В сосновых лесах представлено 112 родов, на каждый из которых в среднем приходится 1,8 вида (1,6 – у печёночников, 1,9 – у мхов), в еловых – 117 родов, на каждый из которых в среднем приходится 1,75 вида (1,6 – у печёночников, 1,8 – у мхов).

Среди печёночников наиболее представительны роды *Chiloscyphus* (5 видов), а также *Lophozia*, *Cephalozia* и *Cephaloziella* (по 4), среди мхов – *Sphagnum* (26 видов), за которым следуют *Bryum* (10), *Dicranum* (8), *Plagiomnium* (7), *Brachythecium* (6), *Plagiothecium* (5), *Thuidium*, *Sciuro-hypnum*, *Polytrichum*, *Orthotrichum*, *Fissidens*, *Dicranella* (по 4). Высокое положение этих родов характерно для переходных бореально-неморальных бриофлор. Спектр ведущих родов отдельно для сосновых и еловых лесов сходен с таковым хвойных лесов в целом. Четырнадцать ведущих родов мохообразных объединяют 95 видов бриофитов (37,3% от общего их состава). Роды с числом видов больше среднего объединяют 43,5% бриоразнообразия хвойных лесов Беларуси (в сосняках – 46,9% и ельниках – 47,6%).

Бриокомпонент хвойных лесов Беларуси характеризуется высоким положением в спектре родов *Sphagnum*, *Bryum*, *Dicranum*, *Plagiomnium*, *Brachythecium*, *Plagiothecium*, что свидетельствует о сравнительно высоком таксономическом разнообразии и соответствии его систематической структуры большинству бриофлор Севера Голарктики. По видовому разнообразию выделяются также роды *Thuidium*, *Sciuro-hypnum*, *Polytrichum*, *Orthotrichum*, *Fissidens*, *Dicranella*, *Chiloscyphus* и *Cephalozia*, что отражает биотопическое разнообразие данных лесов. Место в составе бриокомпонента сосновых и еловых, а также хвойных лесов в целом для каждого рода отделов печёночников и мхов указано соответственно в таблицах 4.6 и 4.7.

Таблица 4.6. – Видовая насыщенность родов печёночников

Род	Хвойные леса		Сосняки		Ельники	
	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре
<i>Aneura</i>	1	5	1	5	1	5
<i>Bazzania</i>	1	5	0	0	1	5
<i>Blepharostoma</i>	1	5	1	5	1	5
<i>Calypogeia</i>	3	3	2	4	3	3
<i>Cephalozia</i>	5	1	4	2	5	1
<i>Cephaloziella</i>	4	2	4	2	2	4
<i>Chiloscyphus</i>	5	1	5	1	5	1
<i>Conocephalum</i>	1	5	1	5	1	5
<i>Crossocalyx</i>	1	5	0	0	1	5
<i>Frullania</i>	1	5	0	0	1	5
<i>Geocalix</i>	1	5	1	5	1	5
<i>Isopachtes</i>	1	5	1	5	0	0

Окончание таблицы 4.6

Род	Хвойные леса		Сосняки		Ельники	
	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре
<i>Jamesoniella</i>	1	5	1	5	1	5
<i>Lejeunea</i>	1	5	0	0	1	5
<i>Lepidozia</i>	1	5	1	5	1	5
<i>Liochlaena</i>	1	5	0	0	1	5
<i>Lophozia</i>	4	2	3	3	4	2
<i>Marchantia</i>	1	5	1	5	1	5
<i>Metzgeria</i>	1	5	0	0	1	5
<i>Moerckia</i>	1	5	0	0	1	5
<i>Mylia</i>	1	5	1	5	0	0
<i>Nowellia</i>	1	5	1	5	1	5
<i>Odontoschisma</i>	1	5	0	0	1	5
<i>Orthocaulis</i>	1	5	0	0	1	5
<i>Pellia</i>	3	3	2	4	3	3
<i>Plagiochila</i>	2	4	1	5	2	4
<i>Ptilidium</i>	2	4	2	4	2	4
<i>Radula</i>	1	5	1	5	1	5
<i>Riccardia</i>	3	3	3	3	3	3
<i>Riccia</i>	1	5	1	5	1	5
<i>Ricciocarpos</i>	1	5	1	5	0	0
<i>Scapania</i>	1	5	1	5	1	5
<i>Schistochilopsis</i>	1	5	1	5	0	0
<i>Solenostoma</i>	1	5	0	0	1	5
<i>Trichocolea</i>	1	5	1	5	0	0

Таблица 4.7. – Видовая насыщенность родов мхов

Род	Хвойные леса		Сосняки		Ельники	
	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре
<i>Abietinella</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Amblystegium</i>	2	9	2	7	2	7
<i>Andreaeae</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Anomodon</i>	3	8	0	0	3	6
<i>Atrichum</i>	3	8	2	7	2	7
<i>Aulacomnium</i>	2	9	2	7	1	8
<i>Barbula</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Brachytheciastrum</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Brachythecium</i>	6	5	6	3	5	4
<i>Breidleria</i>	1	10	0	0	1	8
<i>Bryoerythrophyllum</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Bryum</i>	10	2	7	2	7	2
<i>Bucklandiella</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Buxbaumia</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Callicladium</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Calliergon</i>	2	9	2	7	1	8
<i>Calliergonella</i>	2	9	1	8	2	7
<i>Campyliadelphus</i>	1	10	1	8	1	8

Продолжение таблицы 4.7

Род	Хвойные леса		Сосняки		Ельники	
	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре
<i>Campylidium</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Campyllum</i>	2	9	1	8	2	7
<i>Campylopus</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Ceratodon</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Cirriphyllum</i>	1	10	0	0	1	8
<i>Climacium</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Cratoneuron</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Dicranella</i>	4	7	3	6	3	6
<i>Dicranodontium</i>	1	10	0	0	1	8
<i>Dicranum</i>	8	3	7	2	7	2
<i>Didymodon</i>	2	9	1	8	2	7
<i>Ditrichum</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Drepanocladus</i>	2	9	1	8	2	7
<i>Encalypta</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Eurhynchiastrum</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Eurhynchium</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Fissidens</i>	4	7	1	8	3	6
<i>Fontinalis</i>	1	10	0	0	1	8
<i>Funaria</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Grimmia</i>	2	9	2	7	2	7
<i>Hamatocaulis</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Hedwigia</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Helodium</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Herzogiella</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Homalia</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Homalothecium</i>	1	10	0	0	1	8
<i>Homomallium</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Hygroamblystegium</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Hygrohypnum</i>	3	8	2	7	2	7
<i>Hylacomium</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Hypnum</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Isothecium</i>	1	10	0	0	1	8
<i>Kindbergia</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Leptobryum</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Leptodictyum</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Leskea</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Leucobryum</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Leucodon</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Mnium</i>	3	8	2	7	3	6
<i>Neckera</i>	2	9	0	0	2	7
<i>Niphotrichum</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Orthotrichum</i>	4	7	4	5	2	7
<i>Oxyrrhynchium</i>	2	9	2	7	2	7
<i>Paraleucobryum</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Pelekium</i>	1	10	0	0	1	8
<i>Philonotis</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Physcomitrium</i>	1	10	1	8	0	0



Окончание таблицы 4.7

Род	Хвойные леса		Сосняки		Ельники	
	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре	Число видов	Место во флоре
<i>Plagiomnium</i>	7	4	6	3	6	3
<i>Plagiothecium</i>	5	6	5	4	5	4
<i>Platygyrium</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Pleuroidium</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Pleurozium</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Pogonatum</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Pohlia</i>	3	8	2	7	3	6
<i>Polytrichastrum</i>	2	9	2	7	2	7
<i>Polytrichum</i>	4	7	4	5	2	7
<i>Pseudobryum</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Pseudoleskeella</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Pseudoscleropodium</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Ptilium</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Pylaisia</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Rhizomnium</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Rhodobryum</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Rhytidiadelphus</i>	2	9	2	7	2	7
<i>Sanionia</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Schistidium</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Sciuro-hypnum</i>	4	7	3	6	4	5
<i>Scorpidium</i>	1	10	0	0	1	8
<i>Serpoleskea</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Sphagnum</i>	26	1	26	1	17	1
<i>Splachnum</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Stereodon</i>	2	9	2	7	2	7
<i>Straminergon</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Syntrichia</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Tetraphis</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Thuidium</i>	4	7	4	5	4	5
<i>Tomentypnum</i>	1	10	1	8	1	8
<i>Tortella</i>	1	10	0	0	1	8
<i>Tortula</i>	3	8	3	6	3	6
<i>Ulota</i>	1	10	0	0	1	8
<i>Warnstorfia</i>	1	10	1	8	0	0
<i>Weissia</i>	1	10	1	8	1	8

Относительно бриофлоры Беларуси в целом бриокомпонент хвойных лесов составляет 57,3% видовой представленности и 84,4% семейственной, а в ведущей десятке семейств отличается порядком их расположения: теряют свои позиции лидирующие во флоре Беларуси семейства *Pottiaceae* и *Bryaceae*, а их места занимают *Bryachytheciaceae*, *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*.

Сравнительный таксономический анализ бриокомпонентов сосняков и ельников показал слабое их отличие по видовой представленности таксонов всех уровней (Рисунок 4.1), несмотря на существенные экологические отличия формируемых ими

сообществ – сосняки в отличие от ельников формируются в большем диапазоне экотопов, азональны и представляют менее благоприятные условия (по микроклимату) для бриофитов.

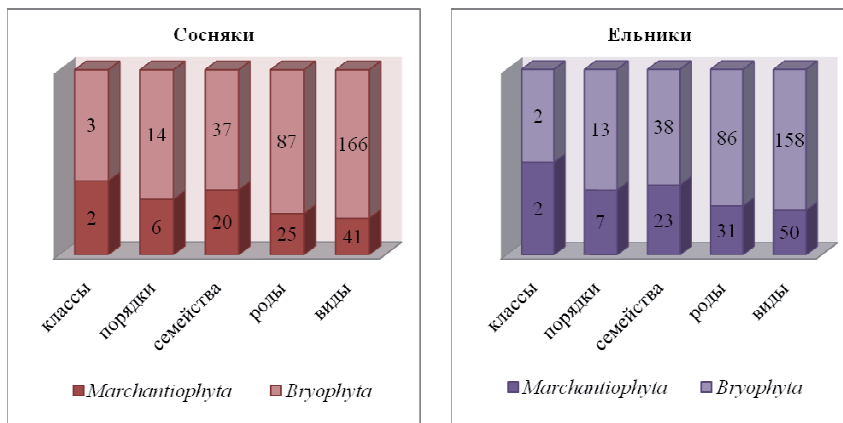


Рисунок 4.1. – Распределение числа таксонов в сосняках и ельниках, шт.

## Глава 5 ЭКОЛОГО-БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

### 5.1 Формы роста (биоморфы)

К.О. Улычна (1970), а вслед за ней М.Ф. Бойко (1999 б) обращают внимание на то, что термин «форма роста» («жизненная форма», «экобиоморфа») в бриологии являются понятием как морфологическим, так и экологическим. В связи с этим виды мохообразных с определенной формой роста можно рассматривать как показатель определенных экологических условий. К.О. Улычна полагает, что на основе анализа форм роста бриофитов можно дать определенную экологическую оценку той или иной растительной группировки и тех сукцессионных смен, которые наступают в растительном покрове. Согласно М.Ф. Бойко, жизненная форма отражает взаимодействие видов мохообразных с биотическими и абиотическими компонентами экосистем, представляя собой ответную реакцию вида на общие условия среды. По мнению Г.Ф. Рыковского (2011 а), первостепенное значение при этом имеет режим влажности, зависящий от теплового режима, степени освещенности, физико-химических свойств субстрата. Учет специфики биоморф, обусловленными жизненными стратегиями мохообразных, позволяет пролить свет на их роль и место в экосистемах. Кроме того, на основе изучения динамики биоморф бриофитов возможен мониторинг включающих их экосистем в целом (Шабета, Рыковский, 2014 а, 2015 а).

Всего у мохообразных хвойных лесов выделено 13 форм роста. Дерновина представлена настоящей, подушковидной, открытой и мутовчато-ветвистой; ковёр бывает плоским, вертикально-ветвистым и талломным; сплетение – перистоветвистым, разветвленно-ветвистым, слабоветвистым; подушка – собственно подушковой и дерновидной подушкой. Выделена также дендроидная форма.

В группе форм роста дерновина отмечена у 118 видов (42,9% разнообразия мохообразных хвойных лесов).

Настоящая дерновина представлена у 78 видов (28,4% от бриоразнообразия хвойных лесов), причем почти исключительно бриевых мхов и в основном акрокарпных. Это пионерные мхи из родов *Atrichum*, *Barbula*, *Bryum*, *Dicranella*, *Didymodon*, *Funaria*, *Physcomitrium*, *Tortula* и др., а также исконно лесные – виды родов *Dicranum*, *Eurhynchium*, *Fissidens*, *Mnium*, *Plagiomnium*, *Pohlia*, *Polytrichum*, *Rhodobryum*, *Rhizomnium*, *Tetraphis* и лугово-болотные, способные произрастать в лесах в условиях достаточного и избыточного увлажнения – *Aulacomnium palustre*, *Plagiomnium elatum*, *Plagiomnium ellipticum*, *Polytrichum strictum*, *Straminergon stramineum* и др., в основном относящиеся к эпигеидам. Из печёночников – это *Bazzania trilobata* и виды рода *Plagiochila*.

Подушковидная дерновина – у 12 видов бриевых мхов и 1 вида андреевых. Это виды родов *Aulacomnium*, *Bryum*, *Ceratodon*, *Dicranum*, *Fissidens*, *Paraleucobryum*,

*Philonotis*, *Pohlia*, *Syntrichia*, *Tortula*. Здесь представлены космополиты *Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, лесные – виды из родов *Bryum*, *Dicranum*, болотные – *Aulacomnium palustre*, *Fissidens osmundoides*, эпилиты – *Paraleucobryum longifolium* и др. Бриевые мхи – эпиксилы, эпифиты, эпигеиды и виды более широкой экологии. Андреевый мох *Andreaeae rupestris* – эпилит. Единственный представитель, характеризующийся биоморфой открытая дерновина, – *Buxbaumia aphylla*.

Мутовчато-ветвистая дерновина представлена исключительно у сфагновых мхов – 26 видов (9,5% разнообразия мохообразных хвойных лесов).

К группе форм роста ковер относятся 108 видов (39,1 % разнообразия мохообразных хвойных лесов), из них 20 видов печеночников и 88 видов мхов.

Доминирует такая форма роста, как плоский ковер (88 видов или 32,0 % разнообразия мохообразных хвойных лесов), в том числе у большинства печеночников (43 вида или 72,9 % печеночников хвойных лесов), а также у бриевых мхов (45 видов или 20,8 % разнообразия мхов хвойных лесов). Это мохообразные, произрастающие на гниющей древесине, коре живых деревьев, почве и виды более широкого диапазона в отношении субстратов, в основном лесной экологии.

Вертикально-ветвистый ковер образуют 9 видов. К ним относятся 2 печеночника-эпиксила (*Riccardia latifrons*, *Riccardia palmata*) и 7 видов бриевых мхов, представленных эпифитами, эпигеидами, эпиксилами (*Anomodon attenuatus*, *Brachythecium mildeanum*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Leucodon sciuroides*, *Plagiothecium cavifolium*, *Plagiothecium latebricola*, *Sanionia uncinata*).

Талломный ковер специфичен для печеночников (11 видов), у которых его образуют маршанциевые (*Conocephalum conicum*, *Marchantia polymorpha*, *Riccia canaliculata*, *Riccia sorocarpa*, *Ricciocarpos natans*) и юнгерманниевые (*Aneura pinguis*, *Lejeunea cavifolia*, *Metzgeria furcata*, виды рода *Pellia*).

Дендроидной формой роста характеризуются 4 вида. Это бриевые мхи, из которых данная форма наиболее выражена у *Climacium dendroides* и проявляется у *Brachythecium rivulare*, *Eurhynchium angustirete* и *Plagiomnium undulatum*.

Группа форм роста подушка отмечена у 10 видов бриевых мхов.

Собственно подушка свойственна 8 видам, из которых 5 – эпифиты (виды рода *Orthotrichum* и *Ulota crispa*), 2 – эпилиты (*Grimmia pulvinata*, *Schistidium apocarpum*) и 1 – эпигейд (*Leucobryum glaucum*). Все эти виды отвечают условиям равнинного рельефа умеренных широт, но *Leucobryum glaucum* – вид из рода тропического происхождения эпифитной экологии, адаптировавшийся к произрастанию на почве в лесных сообществах умеренных широт. Это форма роста в наибольшей мере способствует удержанию поглощенной атмосферной влаги в своей структуре.

Дерновидная подушка характерна для 5 видов мхов собственно эпилитной группы: *Bucklandiella heterosticha*, *Grimmia muehlenbeckii*, *Hedwigia ciliata*, *Niphotrichum canescens*, а также эпилиту *Schistidium apocarpum*, который образует дерновидные подушки наряду с собственно подушками. Выраженная ксероморфность данных видов в форме роста обеспечивает быстрое поглощение и некоторое

удержание влаги в капиллярах подушки, а также предохраняет от чрезмерного иссушения и механического разрушения совокупность побегов.

Сплетения, как и ковры, – продвинутая в эволюционном отношении форма роста, приспособленная к функционированию в условиях ослабленного освещения на почве под пологом сообществ, формируемых деревьями, а также при затенении крупными кустарничками и травами. Для эпигейдов лесной экологии основная сложность заключается не в отношении закрепления на субстрате, а в получении достаточной для нормального функционирования световой энергии, к чему и предназначена данная форма роста, тогда как удержание влаги в ее структуре – вторичное явление, тем более, если это касается болотных и заболоченных лесов.

Относительно более распространено и при этом только у бриевых мхов перисто-ветвистое сплетение, имеющееся у 16 видов. Это – обитатели сообществ болотных и заболоченных лесов (*Cratoneuron filicinum*, *Drepanocladus aduncus*, *Drepanocladus polygamus*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Helodium blandowii*, *Tomentypnum nitens*, *Warnstorfia fluitans*), а также лесные мезофильные мхи (*Hylocomium splendens*, *Pelekium minutulum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, виды рода *Thuidium*). За сферу этих экологических условий выходит *Abietinella abietina*, относящаяся к лугово-степным ксероморфным видам, т.е. внелесным, поселяющимся в открытых местах. Однако это – вторичная адаптация его лесного предшественника из рода *Thuidium*, к которому относили этот вид прежде (2011 б). Что касается таких видов, как *Thuidium assimile* и *Thuidium recognitum*, то они перешли преимущественно к произрастанию на сыроразнотравных лугах и луговинах, хотя не утратили связи и с исходными лесными сообществами, как отмечает этот же автор.

Разветвлённо-ветвистое сплетение образуют 12 видов мхов – обитателей болотных и заболоченных лесов (*Calliergonella cuspidata*, *Campylium protensum*, *Campylium stellatum*, *Hygroamblystegium humile*, *Hygroamblystegium tenax*) и мезофильных условий (*Campyliadelphus chrysophyllus*, *Campylidium sommerfeltii*, *Cirriphyllum piliferum*, *Oxyrrhynchium hians*, *Pseudoscleropodium purum*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus squarrosus*).

Слабоветвистое сплетение свойственно бриевому мху *Calliergonella lindbergii*, проявляется также у *Drepanocladus aduncus*, *Warnstorfia fluitans*.

Биоморфа сплетение в водной среде присуща гидрофитам родов *Fontinalis*, *Hygroamblystegium*, *Leptodictyum riparium*, печёночнику *Riccia fluitans*, факультативным гидрофитам *Drepanocladus aduncus*, *Drepanocladus sendtneri*.

Сравнительный анализ печеночников и мхов хвойных лесов по степени насыщенности видами форм роста показал, что печеночники представлены лишь 4 формами роста, из которых талломный ковер присущ только им, плоский ковер отмечается в равной степени как у печеночников, так и у мхов, в отношении вертикально-ветвистого ковра и настоящей дерновины различия со мхами незначительны (Рисунок 5.1). Такой ограниченный набор экоморф, вероятно, связан со спецификой организации печеночников, вызванной иными, чем у мхов, условиями их генезиса.

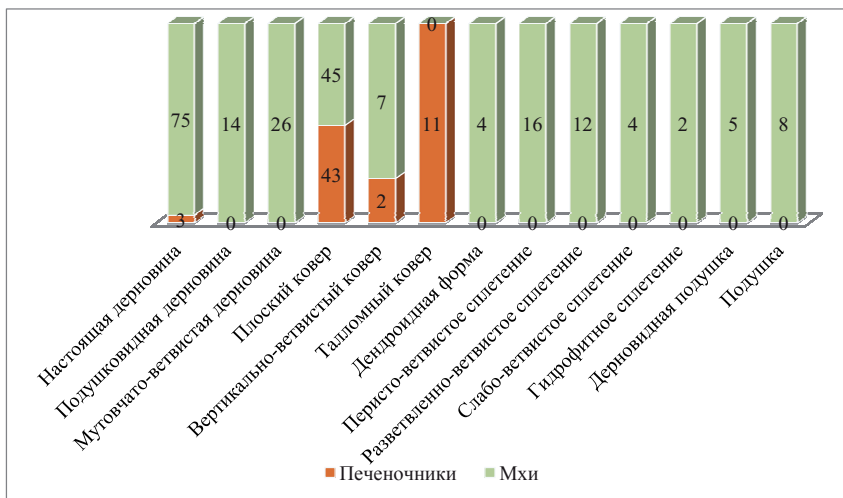


Рисунок 5.1. – Формы роста печеночников и мхов хвойных лесов по числу видов

Сравнение бриокомпонентов сосняков и ельников показывает, что при отсутствии резкого контраста в сосняках более представлены группы подушка и дерновина, в равной мере – вертикально-ветвистый ковер, дендронидная форма и перисто-ветвистое сплетение, реже – слабоветвистое и гидрофитное сплетения, плоский и талломный ковры (Рисунок 5.2), что отражает в сосняках более ксероморфные условия, а в ельниках – большее разнообразие биоморф, присущих печеночникам.

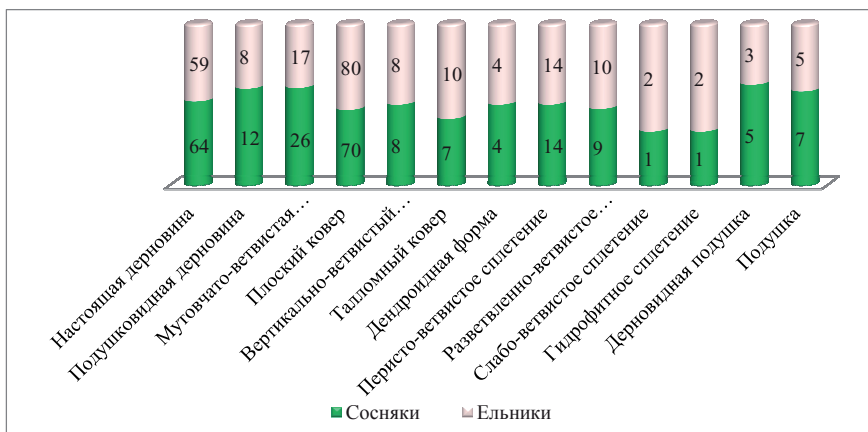


Рисунок 5.2. – Формы роста бриофитов сосновых и еловых лесов по числу видов

## 5.2 Жизненные стратегии

Широкое проявление у бриофитов пионерных свойств (эксплерентности) как производных от их основных жизненных стратегий, реализуемых зачастую благодаря исторически выработанным формам роста, способствует поселению этих растений в эконишах различных экосистем, а также освоению ими не только экониш, возникающих при антропогенном нарушении естественного растительного покрова, но и широкого спектра экониш антропогенного происхождения. Мохообразные, уклоняясь от конкуренции с более крупными сосудистыми растениями, активно используют разнообразные свободные экониши, возникающие в структуре сообществ сосудистых растений и их микроклимат. Без огромного разнообразия сосудистых растений не могло возникнуть и то большое формовое разнообразие, которое присуще мохообразным на территории материков в настоящее время (Рыковский, 2008). Для них общеклиматическая обстановка корректируется микроклиматом, обязанным функционированию эмбриофитов-диплонтот. С этим, как и с историческим фактором, связано формирование бриофитами обычно более обширных ареалов, чем у сосудистых растений (Абрамов, 1969 а-б; Herzog, 1924). Поэтому число космополитов среди бриофитов несопоставимо с таковым у сосудистых растений, а возраст бриофлор обычно превышает возраст соответствующих флор эмбриофитов-диплонтот (Бардунов, 1961). Важно еще и то обстоятельство, что жизненными стратегиями у мохообразных предопределяется выработка определенных форм роста (в связи с особенностями освоенных мест произрастания), которые могут иметь с этими стратегиями обратную связь. Жизненная стратегия определяет место и роль того или иного вида в экосистемах, взаимоотношения его с другими видами, его реакцию на воздействие абиотических факторов, характер и особенности роста, эколого-биологическую специфику вида (Рыковский, 2008).

**Бриовиоленты** – мохообразные, способные к энергичному развитию, захватывают и длительно удерживают территорию, в той или иной мере доминируют в фитоценозах, где сложились конкурентные отношения.

Основные жизненные стратегии мохообразных таковы, что не предполагают наличие среди них виолентот сопоставимых с сосудистыми растениями. Наиболее соответствуют этой биоморфе только сфагновые мхи (в хвойных лесах – 26 видов, из них в сосновых – 26, в еловых – 17), поскольку, разрастаясь, они вытесняют другие растения, в том числе бриевые мхи и печёночники, хотя часть последних более адаптировалась к произрастанию со сфагнумами, чем бриевые.

Сфагнумы могут формировать среду сообщества, когда образуют сплошной более или менее плотный покров, и здесь они выступают в качестве эдификаторов, определяя возможность поселения других высших растений. Это трансформация – от уклонения к доминированию вследствие социального образа жизни в специфических условиях, обязанных их жизнедеятельности.

В условиях хвойных лесов эдификаторами выступают чаще всего *Sphagnum fallax* и *Sphagnum magellanicum*. Из мохообразных хвойных лесов условно к брио-виолентам относим около 20 видов.

При определенных условиях сплошной покров способны образовывать бриевые мхи, характеризующиеся биоморфами настоящая дерновина (виды рода *Polytrichum*, *Dicranum polysetum*, *Plagiomnium affine*, *Aulacomnium palustre*), разветвленно-ветвистое сплетение (*Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus squarrosus*), перисто-ветвистое сплетение (*Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Abietinella abietina*), подушка и сходные с ней образования (*Leucobryum glaucum*, *Niphotrichum canescens*, *Syntrichia ruralis*), плоский ковёр (*Brachythecium albicans*), дендроидная форма (*Climacium dendroides*). Это большей частью лесные обитатели, но среди них также представлены бриофиты открытых местообитаний (опушек лесов, обочин дорог, троп, лугово-болотные и некоторые виды более широкой экологии относительно субстрата) – *Niphotrichum canescens*, *Syntrichia ruralis*, *Abietinella abietina*, *Brachythecium albicans*.

Из печёночников в роли локальных бриовиолентов могут выступать образующие талломные ковры крупные маршанциевые – *Marchantia polymorpha* и *Conocephalum conicum*, а также бриофиты формирующие плоские ковры, которые присущи юнгерманиевым – *Plagiochila porelloides* и *Trichocolea tomentella*. При этом, разрастаясь, указанные мохообразные могут вытеснять и другие бриофиты, что особенно касается космополита *Marchantia polymorpha*, у которой развита специальная усложненная система для закрепления на почвенных обнажениях.

Основным жизненным стратегиям бриофитов больше всего отвечают патиентность и эксплерентность.

**Бриопатиенты ценоитические** способны постоянно выносить давление более сильных конкурентов – сосудистых растений, ограничивающих развитие мохообразных в местах благоприятных для растений. Это наиболее крупная группа, включающая 152 вида, или 46,3% бриофитного разнообразия хвойных лесов (печёночников – 31, мхов – 121). В хвойных лесах они представлены в основном эпигеидами. Среди биоморф наиболее представительна сборная группа дерновина – 88 видов, или 51,5% (настоящая – 53 вида, или 31,0%, мутовчато-ветвистая – 26 видов, или 15,2%, подушковидная – 9 видов, или 5,3%), менее представительны группа ковры – 50 видов, или 29,2% (плоский – 39 видов, или 22,8%, талломный – 7 видов, 4,1%, вертикально-ветвистый – 4 вида, или 2,3%) и сплетение – 27 видов, или 15,8% (перисто-ветвистое – 15 видов, или 8,8%, разветвленно-ветвистое – 8 видов, или 4,7%, слабо-ветвистое – 4 вида, или 2,3%), реже встречаются дендроидная форма – 4 вида, или 2,3% и подушка – 2 вида, или 1,2% (собственно подушка и дерновидная – по 1 виду, или по 0,6%).

**Бриопатиенты экотопические**, уклоняясь от конкуренции, приспособились к таким неблагоприятным (стрессовым) условиям среды, как недостаточное или избыточное увлажнение, обедненное питание, дефицит тепла, света, перенасыщенность субстрата солями, высокая кислотность или щелочность. Сюда относятся обитатели



гниющей древесины, коры живых деревьев и кустарников, камней и различных субстратов антропогенного происхождения, а также водной среды. Основное большинство бриопацентов экотопических – сивлванты. Из биоморф в их составе наиболее представлены ковёр – 74 вида, или 53,6% (плоский – 61 вид, или 44,2%, вертикально-ветвистый – 7 видов, или 5,1%, талломный – 6 видов, или 4,3%), группы дерновина – 33 вида, или 23,9% (настоящая – 22 вида, или 15,9%, подушковидная – 11 видов, или 8,0%), сплетения – 19 видов, или 13,8% (перисто-ветвистое и разветвленно-ветвистое – по 8 видов, или по 5,8%, слабо-ветвистое – 1 вид, или 0,7%), подушка – 12 видов, или 8,7% (дерновидная – 7 видов, или 5,1%, собственно подушка – 5 видов, или 3,6%).

Бриопаценты экотопические охватывают почти весь спектр субстратов (кроме почвы) и в условиях хвойных лесов объединяют 124 вида или 37,8% бриофитного разнообразия хвойных лесов (печёночников – 34, мхов – 90). К бриопацентам гидрофитным относится 11 видов, из которых 3 – маршанциальные печёночники (водная форма – *Marchantia polymorpha*, гидрофиты *Riccia fluitans* и *Ricciocarpos natans*), 6 – бриевые мхи (истинные гидрофиты – виды рода *Fontinalis*, *Hygroamblystegium humile* и способные произрастать в водной среде – *Drepanocladus aduncus*, *Drepanocladus sendtneri*, *Leptodictyum riparium*, *Hygrohypnum luridum*) и 1 вид сфагнумов (*Sphagnum cuspidatum*), хотя к нему приближаются по уровню обводненности местообитаний и такие виды, как *Sphagnum riparium*, *Sphagnum obtusum*, виды из секции *Subsecunda* и др.

К **бриоэксплерентам** относятся виды мохообразных не обладающие выраженной конкурентной способностью, но способные к быстрому освоению свободных или вновь образовавшихся субстратов, но не в состоянии длительно удерживать за собой занятую территорию, хотя наиболее адекватны такой генеральной жизненной стратегии мохообразных как уклонение от конкуренции.

В хвойных сообществах они представлены 32-мя видами, в т.ч. печёночников – 10, мхов – 22. К ним относятся виды ряда родов, из которых более представительны роды *Bryum* (9 видов), *Cephaloziella*, *Dicranella* (4), *Atrichum* (3), *Didymodon* (2). В составе этой биоморфы также *Buxbaumia aphylla*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* и др. В числе этих видов, прежде всего, космополиты *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium*, *Funaria hygrometrica*, распространение которых по всем континентам планеты связывают в известной мере с антропогенной деятельностью, т.е. это как бы «синантропные» бриофиты. Действительно, данные виды характеризуются выраженной способностью к освоению нарушенных земель, в том числе, в результате антропогенных воздействий, из них своей убиквитностью особо выделяется *Ceratodon purpureus*, заселяющий разнообразные субстраты как природного, так и антропогенного происхождения, отличаясь высокой споровой продуктивностью.

В отношении биоморф у эксплерентов преобладают виды, относящиеся к группе настоящая дерновина – 21 вид, или 65,6% и ковёр – 11 видов, или 34,4% (плоский – 7 видов, или 21,9%, талломный – 4 вида, или 12,5%). Наибольшая представ-

ленность биоморфы дерновина у эксплерентов отвечает этой стратегии относительно мхов. В далеком историческом прошлом данная биоморфа, вероятно, была представлена у мхов чрезвычайно широко, что связано с характером их конкурентных отношений с сосудистыми растениями.

Сфагновые мхи, некоторые бриевые и маршанциальные печёночники демонстрируют переход от пациентности или эксплерентности (как следствия уклонения от конкуренции) к виолентности. Вместе с тем допустимо, что освоение экстремальных эконош бриофитами может быть не связано с уклонением от конкуренции, а явилось следствием реализации их экологического потенциала, связанного с особенностями их организации.

Сравнительный анализ распределения печеночников и мхов по жизненным стратегиям показал, что печеночники больше представлены бриоэксплрентами и бриопациентами экотопическими, тогда как бриовиолентность у них проявляется лишь у малой их доли (Рисунок 5.3), что связано со спецификой субстратной приуроченности печеночников. Сфагновые и некоторые представители бриевых мхов, а также маршанциевых печеночников демонстрируют переход от пациентности или эксплерентности (как следствие уклонения от конкуренции) к виолентности. Вместе с тем вполне возможно, что освоение экстремальных эконош бриофитами не связано с уклонением от конкуренции, а является следствием реализации их экологического потенциала, связанного с особенностями их организации (Шабета, Рыковский, 2015 а).

Отличия, хотя и слабые, в спектре жизненных стратегий бриофитов сосняков и ельников (Рисунок 5.4) в основном связаны с микроклиматическими предпочтениями печеночников, более выраженными в ельниках.

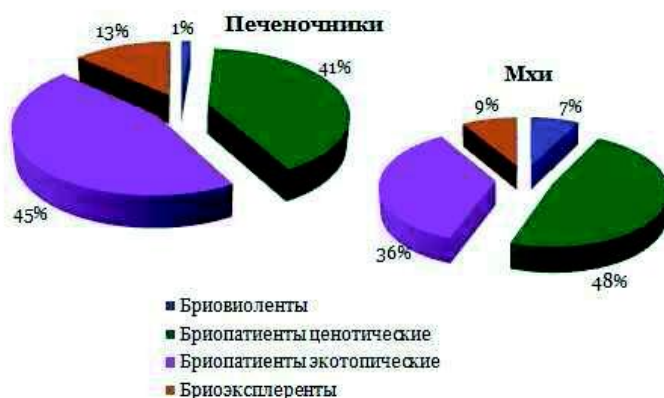


Рисунок 5.3. – Распределение печеночников и мхов хвойных лесов по жизненным стратегиям

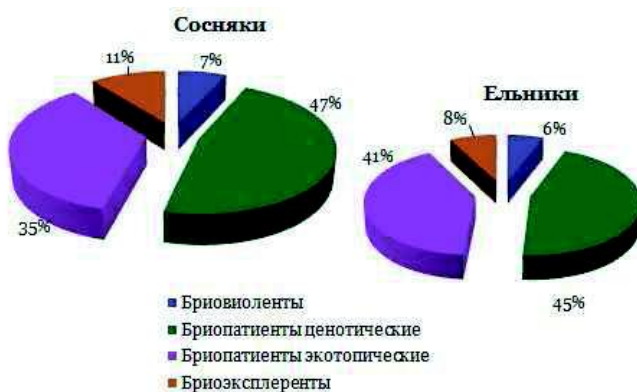


Рисунок 5.4. – Распределение бриофитов сосняков и ельников по жизненным стратегиям

### 5.3 Экоморфы по отношению к влажности и трофности субстрата (среды)

Будучи неотъемлемым компонентом растительного покрова в своей экологической структуре мохообразные отражают специфику их взаимодействия со средой. В связи с особенностями организации наибольшее значение для мохообразных в условиях лесных сообществ имеет показатель влагообеспеченности мест их произрастания. Анализ мохообразных по экоморфам в отношении влажности и трофности выявляет степень их соответствия местным условиям как индикаторов в современной экологической обстановке и в перспективе (Шабета, Рыковский, 2015 а). С этим связаны особенности заполнения бриофитами экологических ниш. Такая оценка бриофитов позволяет прогнозировать дальнейшее развитие их группировок в свете возможного изменения экологических условий во времени.

**Гидроморфы.** По отношению к такому важнейшему для мохообразных экологическому фактору как влажность бриофиты хвойных лесов представлены всеми гидроморфами известными во флоре Беларуси (Таблица 5.1). Наиболее выделяются здесь мезофиты – 98 видов (34,9%), которым заметно уступают по числу видов гигрофиты – 49 (17,4%), гигромезофиты – 40 (14,2%), ксеромезофиты – 38 (13,5%) и тем более гигрогидрофиты – 20 (7,1%), мезогигрофиты – 18 (6,4%), гидрофиты и мезоксерофиты – по 9 (по 3,2%).

В сосновых лесах спектр гидроморф в составе бриофитов таков: мезофиты – 33,2%, гигрофиты – 19,2%, ксеромезофиты и гигромезофиты – по 13,5%, гигрогидрофиты – 8,3%, мезогигрофиты – 6,1%, мезоксерофиты – 3,5%, гидрофиты – 2,6%; в еловых: мезофиты – 38,2%, гигрофиты – 16,7%, гигромезофиты – 15,4%, ксеромезо-

Таблица 5.1. – Распределение видов мохообразных хвойных лесов по гидроформам

Гидроформа	МОХООБРАЗНЫЕ						Печёночники						Мхи					
	Хвойные леса		Сосняки		Ельняки		Хвойные леса		Сосняки		Ельняки		Хвойные леса		Сосняки		Ельняки	
	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельняки	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельняки	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельняки
<i>Мезоксерофиты</i>	9	3,2	8	3,5	6	2,6	2	3,1	1	2,2	2	3,5	7	3,2	7	3,8	4	2,3
<i>Ксеромезофиты</i>	38	13,5	31	13,5	29	12,7	5	7,7	3	6,5	5	8,8	33	15,3	28	15,3	24	14,0
<i>Мезофиты</i>	98	34,9	76	33,2	87	38,2	19	29,2	13	28,3	15	26,3	79	36,6	63	34,4	72	42,1
<i>Гигро-мезофиты</i>	40	14,2	31	13,5	35	15,4	19	29,2	13	28,3	18	31,6	21	9,7	18	9,8	17	9,9
<i>Мезогигрофиты</i>	18	6,4	14	6,1	15	6,6	9	13,8	7	15,2	8	14,0	9	4,2	7	3,8	7	4,1
<i>Гигрофиты</i>	49	17,4	44	19,2	38	16,7	7	10,8	5	10,9	7	12,3	42	19,4	39	21,3	31	18,1
<i>Гигрогигрофиты</i>	20	7,1	19	8,3	11	4,8	2	3,1	2	4,3	1	1,8	18	8,3	17	9,3	10	5,8
<i>Гидрофиты</i>	9	3,2	6	2,6	7	3,1	2	3,1	2	4,3	1	1,8	7	3,2	4	2,2	6	3,5

Таблица 5.2. – Распределение видов мохообразных хвойных лесов по трофоформам

Трофоформа	МОХООБРАЗНЫЕ						Печёночники						Мхи					
	Хвойные леса		Сосняки		Ельняки		Хвойные леса		Сосняки		Ельняки		Хвойные леса		Сосняки		Ельняки	
	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельняки	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельняки	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельняки
<i>Эвтрофы</i>	41	16,6	25	12,4	37	18,4	9	16,7	5	12,5	9	18,8	32	16,6	20	12,3	28	18,3
<i>Мезоэвтрофы</i>	76	30,8	63	31,2	63	31,3	8	14,8	7	17,5	6	12,5	68	35,2	56	34,6	57	37,3
<i>Эвмезотрофы</i>	9	3,6	9	4,5	7	3,5	1	1,9	1	2,5	1	2,1	8	4,1	8	4,9	6	3,9
<i>Мезотрофы</i>	80	32,4	66	32,7	68	33,8	31	57,4	23	57,5	28	58,3	49	25,4	43	26,5	40	26,1
<i>Олигомезотрофы</i>	33	13,4	31	15,3	25	12,4	5	9,3	4	10,0	4	8,3	28	14,5	27	16,7	21	13,7
<i>Олиготрофы</i>	8	3,2	8	4,0	1	0,5	0	0,0	0	0,0	0	0,0	8	4,1	8	4,9	1	0,7

фиты – 12,7%, мезогигрофиты – 6,6%, гигрогидрофиты – 4,8%, гидрофиты – 3,1%, мезоксерофиты – 2,6% (Рисунок 5.5). Отсюда следует, что в составе бриокомпонента хвойных лесов выделяются мезофиты, в меньшей мере гигрофиты, гигромезофиты и ксеромезофиты, что отражает разнообразие экотопов.

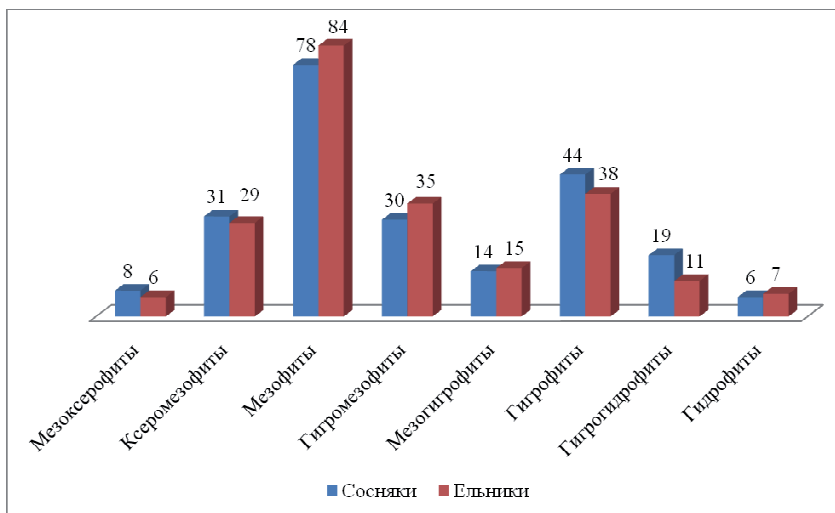


Рисунок 5.5. – Распределение видов бриофитов в сосняках и ельниках по гидроморфам

Наименее представительны крайние, экстремальные гидроморфы – мезоксерофиты и гидрофиты. К первым условно можно отнести мхи *Hypnum cupressiforme*, *Leucodon sciuroides*, *Orthotrichum speciosum*, *Polytrichum piliferum*, ко вторым – печёночники *Riccia fluitans*, *Ricciocarpus natans*, *Marchantia polymorpha* и мхи – *Drepanocladus aduncus*, *Fontinalis antipyretica*, *Leptodictyum riparium*, *Sphagnum cuspidatum*, *Warnstorfia fluitans*, хотя практически все эти виды могут являться и гигрофитами или гигрогидрофитами.

В хвойных лесах виды с высокой требовательностью к степени увлажнения составляют 10,3%, а с повышенной требовательностью к влаге – 23,8%, мезофитной ориентации – 49,1%, а с более или менее ксероморфной организацией – 16,7%. В сосняках: ксеромезофитов и мезоксерофитов – 17,0%, мезофитов и гигромезофитов – 46,7%, гигрофитов и мезогигрофитов – 25,3%, гигрогидрофитов и гидрофитов – 10,9%. В ельниках: ксеромезофитов и мезоксерофитов – 15,4%, мезофитов и гигромезофитов – 53,5%, гигрофитов и мезогигрофитов – 23,2%, гигрогидрофитов и гидрофитов – 7,9%. Более низкая доля группы мезофитов и гигромезофитов в сосняках по сравнению с ельниками и более высокая доля остальных групп отвечает большому разнообразию экотопов, заселяемых мохообразными, в лесах данной формации.

В составе бриофитов хвойных лесов преобладание менее требовательных к степени влажности среды гидроморф (мезоксерофиты, ксеромезофиты, мезофиты,

гигромезофиты – 65,8%) над более требовательными к этому фактору (мезогигрофиты, гигрофиты, гигрогидрофиты и гидрофиты – 34,2%) свидетельствует о соотношении соответствующих экотопов. В сосновых лесах данное соотношение таково: 63,8% и 36,2%, в еловых – 68,9% и 31,1% .

Представляет интерес также сопоставление распределения по гидроморфам отдельно печёночников и мхов. В хвойных лесах среди печёночников по числу видов выделяются мезофиты и гигромезофиты – по 19 видов (29,2%), им уступают мезогигрофиты – 9 видов (13,8%), гигрофиты – 7 видов (10,8%), ксеромезофиты – 5 видов (7,7%), мезоксерофиты, гигрогидрофиты и гидрофиты – по 2 вида (по 3,1%). Спектр гидроморф печёночников сосняков следующий: мезофиты и гигромезофиты – по 28,3%, мезогигрофиты – 15,2%, гигрофиты – 10,9%, ксеромезофиты – 6,5%, мезоксерофиты – 2,2%, гигрогидрофиты и гидрофиты – по 4,3%; ельников: гигромезофиты – 31,0%, мезофиты – 27,6%, мезогигрофиты – 13,8%, гигрофиты – 12,1%, ксеромезофиты – 8,6%, мезоксерофиты – 3,4%, гигрогидрофиты и гидрофиты – по 1,7%.

Среди мхов в хвойных лесах по числу видов среди гидроморф первое место занимают мезофиты (79 видов – 36,6%), на втором месте – гигрофиты (42 вида – 19,4%) и ксеромезофиты (33 вида – 15,3%), за ними следуют гигромезофиты (21 вид – 9,7%) и гигрогидрофиты (18 видов – 8,3%), мезогигрофиты (9 видов – 4,2%), мезоксерофиты и гидрофиты (по 7 видов – по 3,2%). Спектр гидроморф мхов сосняков таков: мезофиты – 34,4%, гигрофиты – 21,3%, ксеромезофиты – 15,3%, гигромезофиты – 9,8%, гигрогидрофиты – 9,3%, мезоксерофиты и мезогигрофиты – по 3,8%, гидрофиты – 2,2%; ельников – мезофиты – 42,1%, гигрофиты – 18,1%, ксеромезофиты – 14,0%, гигромезофиты – 9,9%, гигрогидрофиты – 5,8%, мезогигрофиты – 4,1%, гидрофиты – 3,5%, мезоксерофиты – 2,3%.

**Трофоморфы.** В составе бриофитов хвойных лесов представлены все экоморфы по трофности (Таблица 5.2). Из них наиболее представительны мезотрофы – 80 видов (в т.ч. 31 – печёночники и 49 – мхи), или 32,4%, за ними следуют мезоэвтрофы – 76 видов (в т.ч. 8 – печёночники, 68 – мхи), или 30,8%, эвтрофы – 41 (в т.ч. 9 – печёночники и 32 – мхи), или 16,6%; олигомезотрофы – 33 (в т.ч. 5 – печёночники и 28 – мхи), или 13,4%, эвмезотрофы – 9 (в т.ч. 1 – печёночники, 8 – мхи), или 3,6%. Олиготрофы представлены только мхами – 8 видов (3,2%). Если сгруппировать сходные трофоморфы мохообразных хвойных лесов, то эвтрофов и мезоэвтрофов совместно 47,4% видов, эвмезотрофов и мезотрофов – 36,0%, олигомезотрофов и олиготрофов – 16,6% видов.

В сосновых лесах спектр трофоморф следующий: эвтрофы – 25 видов (в т.ч. 5 – печёночники, 20 – мхи), или 12,4%, мезоэвтрофы – 63 вида (в т.ч. 7 – печёночники, 56 – мхи), или 31,2%, эвмезотрофы – 9 видов (в т.ч. 1 – печёночник, 8 – мхи), или 4,5%, мезотрофы – 66 видов (в т.ч. 23 – печёночники, 43 – мхи), или 32,7%, олигомезотрофы – 31 вид (в т.ч. 4 – печёночники, 27 – мхи), или 15,3%, олиготрофы – 8 видов (только мхи), или 4,0%. Совместно эвтрофов и мезоэвтрофов – 43,6% видов, эвмезотрофов и мезотрофов – 37,1%, олигомезотрофов и олиготрофов – 19,3% видов (Рисунок 5.6).

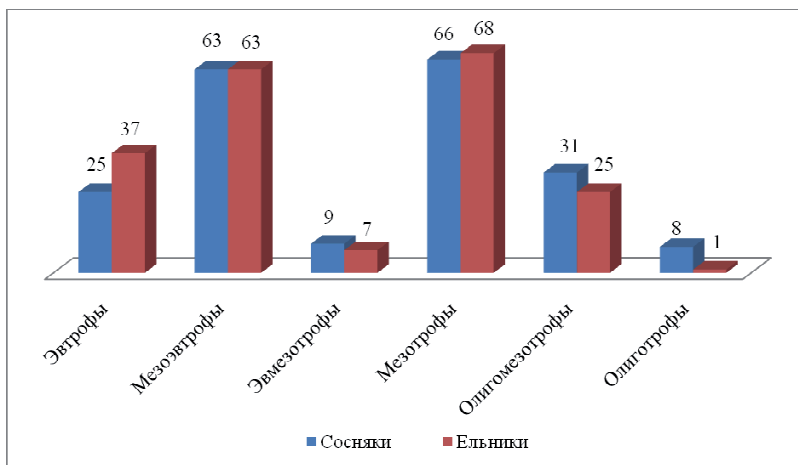


Рисунок 5.6. – Распределение видов бриофитов в сосняках и ельниках по трофоморфам

В еловых лесах спектр трофоморф следующий: эвтрофы – 37 видов (в т.ч. 9 – печёночники, 28 – мхи), или 18,4%, мезоэвтрофы – 63 видов (в т.ч. 6 – печёночники, 57 – мхи), или 31,3%, эвмезотрофы – 7 видов (в т.ч. 1 – печёночники, 6 – мхи), или 3,5%, мезотрофы – 68 видов (в т.ч. 28 – печёночники, 40 – мхи), или 33,8%, олигомезотрофы – 25 видов (в т.ч. 4 – печёночники, 21 – мхи), или 12,4%, олиготрофы – 1 бриевый мох, или 0,5%. Совместно эвтрофов и мезоэвтрофов – 49,8% видов, эвмезотрофов и мезотрофов – 37,3%, олигомезотрофов и олиготрофов – 12,9% видов (Рисунок 5.6). Соответственно в еловых лесах относительно сосновых выше доля участия видов групп эвтрофов и мезоэвтрофов, а доля олигомезотрофов и олиготрофов – значительно ниже, что отвечает трофической предпочтительности ели как лесобразующей породы.

Среди бриофитов хвойных лесов по численности видов выделяются мезотрофы и мезоэвтрофы. Довольно значительна также видовая представленность эвтрофов и олигомезотрофов. Распределение видов по крайним трофоморфам – эвтрофным и олиготрофным – существенно различно, так как это наиболее богатые и наиболее бедные местообитания. Соответственно, в последней трофоморфе и число видов мохообразных наименьшее. К олиготрофам относим *Sphagnum rubellum*, *Polytrichum piliferum* и др., а к эвтрофам – *Fissidens bryoides*, *Funaria hygrometrica*, *Fontinalis antipyretica*, *Pellia epiphylla*, виды родов *Chiloscyphus*, *Plagiomnium* и др.

Распределение печёночников хвойных лесов по трофоморфам следующее: мезотрофные – 31 вид (57,4%), эвтрофные – 9 (16,7%), мезоэвтрофные – 8 (14,8%), олигомезотрофные – 5 (9,3%), эвмезотрофные – 1 (1,9%). Спектр трофоморф отдельно у печёночников сосняков таков: мезотрофы (57,5%), мезоэвтрофы (17,5%), эвтрофы (12,5%), олигомезотрофы (10,0%), эвмезотрофы (2,5%); у печёночников ельников:

мезотрофы (58,3%), эвтрофы (18,8%), мезоэвтрофы (12,5%), олигомезотрофы (8,3%), эвмезотрофы (2,1%).

У мхов хвойных лесов распределение по трофоморфам таково: мезоэвтрофные – 68 видов (35,2%), мезотрофные – 49 (25,4%), эвтрофные – 32 (16,6%), олигомезотрофные – 28 (14,5%), эвмезотрофные и олиготрофные – 8 (4,1%). В сосняках спектр трофоморф у мхов: мезоэвтрофы (34,6%), мезотрофы (26,5%), олигомезотрофы (16,7%), эвтрофы (12,3%), эвмезотрофы и олиготрофы (по 4,9%); в ельниках: мезоэвтрофы (37,3%), мезотрофы (26,1%), эвтрофы (18,3%), олигомезотрофы (13,7%), эвмезотрофы (3,9%), олиготрофы (0,7%).

Соотношение трофоморф свидетельствует о благоприятности условий для формирования сообществ растений со сложной фитоценотической структурой.

По соотношению трофоморф проявляется значительная разница между мхами и печеночниками хвойных лесов: среди первых значительно преобладают мезоэвтрофные и близкие к ним эвтрофные виды, а среди печеночников – мезотрофы, что связано с особенностями субстратной приуроченности.

#### **5.4 Субстратная приуроченность**

В структуре лесных сообществ представлен ряд экониш, пригодных для заселения различными мохообразными. Это напочвенный покров, фрагментарно встречающиеся почвенные обнажения, гниющая древесина, кора живых деревьев и кустарников и их прикомлевая часть, а также различные каменистые субстраты (Рисунок 5.7). Синантропизм бриофитов вытекает в основном из их во многом пионерного образа жизни и из стратегии освоения тех мест произрастания, которые позволяют им уклониться от конкуренции с более сильными и крупными сосудистыми растениями. Благодаря малотребовательной к условиям закреплению на субстрате ризоидальной системе (в отличие от корневой системы сосудистых растений) мохообразные способны поселяться в разнообразных антропогенно нарушенных местах (ослабление конкуренции) или на субстратах антропогенного происхождения. Мохообразные эпилитной ориентации, освоившие в ходе эволюции орогенные скально-каменистые субстраты, в равнинных условиях Беларуси находят себе пристанище не только на силикатных валунах (следы четвертичных оледенений), но и на таких камневидных антропогенных образованиях, как бетонные, цементно-кирпичные и другие сооружения. Благодаря этому многие бриофиты поселяются на урбанизированных территориях, проявляя своего рода синантропность.



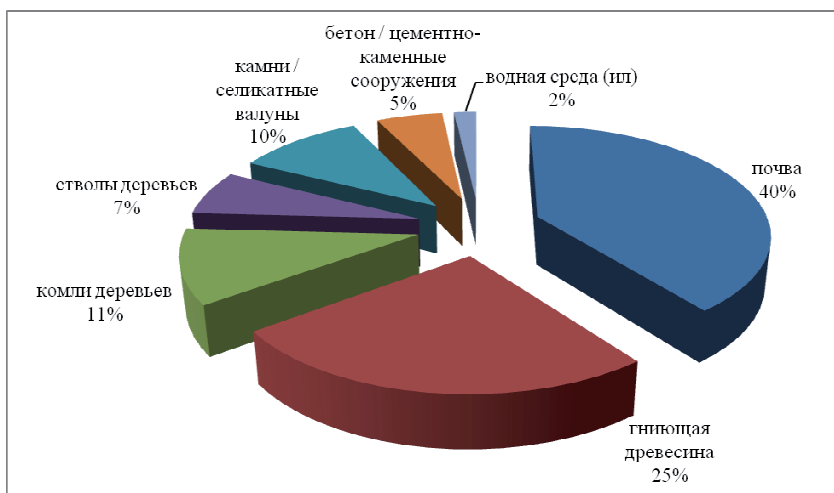


Рисунок 5.7. – Субстратная приуроченность бриофитов хвойных лесов

Мохообразные формируют своеобразный, экологически и пространственно обособленный компонент фитоценоза, со своей структурой, составом жизненных форм и взаимосвязями между видами. Бриогруппировки обладают высокой автономностью и характерны не столько для сообществ отдельных ассоциаций, сколько для сходных экотопов, представленных в широком круге растительных ассоциаций и даже формаций. В разных системах классификации растительности сообщества бриофитов часто выделялись в отдельные единицы (Александрова, 1969; Баишева, 2007; Корчагин, 1976; Лавренко, 1962; Норин, 1979; Сукачев, 1975; Юрцев, 1998; Braun-Blanquet, 1964; Du Rietz, 1965; Gams, 1932). Основоположник метода эколого-флористической классификации растительности Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964) считал, что в сложных сообществах, особенно лесных, имеются группы растений, не представляющие собой ярусы, но флористически и экологически отграниченные, произрастающие на специфических субстратах с особыми экологическими условиями (стволы, ветви, пни, выходы камней и др.). Они структурно и ценотически очень разнообразны и могут быть либо строго приурочены к одному типу леса, либо встречаться в пределах двух или нескольких (Braun-Blanquet, 1964; Корчагин, 1976). В процессе развития классификации растительности напочвенные, реже эпифитные группировки мохообразных стали рассматриваться как синузии (пространственно, экологически и флористически обособленные части фитоценоза). В настоящее время в Европе в качестве синузии классифицируются маловидовые группировки мохообразных, которые образуют почти сплошной покров в определенных лесных фитоценозах, их объединяют в отдельные союзы. Такие группировки не являются сообществами по Браун-Бланке, а виды напочвенных мхов описываются наравне с

сосудистыми растениями и иногда входят в состав диагностических блоков синтаксонов лесной растительности (Gams, 1932; Hubschmann, 1986; Laassimer, 1965). Содержание понятия «сообщество мохообразных» в бриосинтаксономии отличается от понятия «растительное сообщество» в традиционном понимании (Braun-Blanquet, 1964; Корчагин, 1976; Работнов, 1983; Сукачев, 1975). В этом контексте термины «сообщество мохообразных» и «синузия мохообразных» признаются равнозначными, и характеризуют достаточно автономные, пространственно отграниченные, занимающие экологически однородные условия группы бриофитов, выделенные на основе флористического критерия (Шестакова, 2004-2005). Некоторая расплывчатость определения и многообразие трактовок синузии приводит к разному пониманию объема синузиальных синтаксонов и затрудняет сопоставимость результатов исследований.

В связи со всем вышесказанным считаем важным проведение полного анализа по субстратам относительно бриокомпонента хвойных лесов в целом, а также сосняков и ельников в отдельности. На основании данной работы в дальнейшем для хвойных лесов Беларуси возможно выделение бриосинузий, которые могут послужить для углубленного изучения бриокомпонента по типам хвойных лесов и их прогнозной характеристики.

#### 5.4.1 Эпигенды

Судя по палеоботаническим свидетельствам бриофиты первыми из эмбриофитов осваивали сушу, заселяя прибрежные почвогрунты. Следовательно, все первичные бриофиты являлись эпигеидами, а освоение иных субстратов носит вторичный характер, что, вероятно, связано было с конкурентным давлением вышедших вслед за ними на сушу предшественников сосудистых растений.

Максимальному конкурентному давлению со стороны эмбриофитов-диплонтот подверглись исходные формы печёночников, что было связано с тропогенными условиями их формирования в дальнейшем. В результате для печёночников почва в основном перестала быть определяющим местом произрастания. Это приостановило повышение уровня их орнагографии, но обусловило «вспышку» их формообразования в результате адаптивной радиации в обстановке сильного давления К-отбора и оптимального для сосудистых растений климата. Мхи исторически имеют более позднее происхождение, чем печёночники и тем более, чем антоцеротовые, поскольку их исходные формы должны были проникнуть в условия относительно менее благоприятного для произрастания умеренного климата, имеющего неустойчивый, более переменный характер. Однако это же ограничило конкурентное давление на них сосудистых растений. Вообще при таком климате возникают более широкие экологические ниши, что явилось благоприятным для прогрессивного развития исходных форм мхов, усложнения их орнагографии в условиях произрастания на поч-

вогнутых, хотя и на повышенных гипсометрических уровнях. Именно такой экологической обстановке и отвечают основные признаки организации мхов.

Вообще органогRAFия мхов (за исключением экстремумов среды – сфагновых и андреевых) отражает важную роль в формировании их типовых признаков почвенной среды, как наземных, так и подземных органов. Однако в ходе адаптивной радиации они освоили широкий спектр мест произрастания с разнообразными субстратами. Несмотря на максимальное формовое разнообразие центральная группа мхов – бриевые – в наибольшей мере удержала типовые черты организации отдела мхов по структуре гаметофита, обусловившего в наибольшей мере прогрессивную структуризацию спорофита в аспекте обеспечения его элементами питания в условиях невысокого испарительного стресса и тем самым относительно автономное развитие этого поколения в жизненном цикле. Изложенные представления соответствуют монографическому исследованию Г.Ф. Рыковского (2011 б) и приводится здесь как необходимая преамбула для понимания специфики мохообразных в историческом аспекте.

Эпигейные мхи представляют наиболее гетерогенную группу, видовой состав, степень развития и характер размещения которой зависят от увлажнения, трофности и кислотности почвы, степени освещенности, развития древесного и травяно-кустарничкового ярусов и подстилки.

Хвойные леса на территории Беларуси относятся к древнейшим в голоцене, и именно в них почва является наиболее подходящим местом для произрастания мохообразных из группы бриевых и сфагновых мхов. В таком аспекте взаимоотношение мохового покрова с древостоем сложилось в их взаимной ценотической адаптации, восходя еще к третичному периоду. В настоящее время широко распространенные в хвойных лесах, особенно в сосновых, так называемые «боровые мхи» (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium* и др.) в третичный период практически отсутствовали на территории Беларуси. Их территориальная экспансия была предопределена перекрытием богатых третичных почв очень бедными органикой минеральными грунтами четвертичных отложений, принесенных покровными ледниками со Скандинавии, как горной страны.

**По таксономической структуре** в напочвенном покрове *хвойных лесов* отмечено 196 видов мохообразных из 98 родов, 48 семейств, 16 порядков, 6 классов, 2 отделов. Отдел печёночников (*Marchantiophyta*) представлен 44 видами из 27 родов, 20 семейств, 6 порядков, 2 классов. В классе юнгерманиевых (*Jungermannioopsida*) – 40 видов из 23 родов, 17 семейств, 5 порядков, а в классе маршанциевых (*Marchantiopsida*) – 4 вида из 4 родов, 3 семейств, 1 порядка. В составе отдела мхов (*Bryophyta*) – 152 вида из 71 рода, 28 семейств, 10 порядков, 2 классов. В классе сфагновых (*Sphagnopsida*) – 26 видов из 1 рода, в классе бриевых (*Bryopsida*) – 126 видов из 70 родов, 27 семейств, 9 порядков.

Более представительные роды – *Sphagnum* (26 видов), *Bryum* (8), *Dicranum* и *Plagiomnium* (по 7), *Brachythecium* (6). По числу видов выделяются семейства – *Sphagnaceae* (26), *Brachytheciaceae* (15), *Mniaceae* (12), *Dicranaceae* (11), *Polytricha-*

ceae (10), Pottiaceae и Bryaceae (по 9), Amblystegiaceae (8), Scapaniaceae, Thuidiaceae (по 6), Cephaloziaceae, Plagiotheciaceae и Pylaisiaceae (по 5).

В сосновых лесах в напочвенном покрове отмечено 169 видов мохообразных из 88 родов, 44 семейств, 15 порядков, 4 классов, 2 отделов. Отдел печёночников представлен 36 видами из 22 родов, 17 семейств, 5 порядков, 2 классов. В классе юнгерманниевых – 32 вида из 18 родов, 14 семейств, 4 порядков, а в классе маршанциевых – 4 вида из 4 родов, 3 семейств, 1 порядка. В составе отдела мхов – 133 вида из 66 родов, 27 семейств, 10 порядков, 4 классов. В классе сфагновых – 26 видов из 1 рода, – 1 вид, в классе бриевых – 105 видов из 65 родов, 26 семейств, 9 порядков.

Более представительные роды – *Sphagnum* (26), *Bryum* (7), *Brachythecium*, *Dicranum* и *Plagiomnium* (по 6). По числу видов выделяются семейства – *Sphagnaceae* (26), *Brachytheciaceae* (14), *Mniaceae* (11), *Dicranaceae* и *Polytrichaceae* (по 9), *Pottiaceae* и *Bryaceae* (по 8), *Amblystegiaceae*, *Scapaniaceae* и *Thuidiaceae* (по 6), *Plagiotheciaceae* (5). В общем, порядок распределения таксонов здесь аналогичен таковому хвойных лесов в целом.

В еловых лесах в напочвенном покрове представлено 155 видов мохообразных из 83 родов, 48 семейств, 14 порядков, 6 классов, 2 отделов. Здесь из отдела печёночников отмечено 37 видов из 23 родов, 21 семейства, 6 порядков, 2 классов. При этом в классе юнгерманниевых – 34 вида из 20 родов, 18 семейств, 5 порядков, а в классе маршанциевых – 3 вида из 3 родов, 3 семейств, 1 порядка. В составе отдела мхов выявлено 118 видов из 60 родов, 27 семейств, 8 порядков, 2 классов. Сфагновых мхов – 17 видов из 1 рода, бриевых – 101 вид из 59 родов, 26 семейств, 7 порядков.

Более представительные роды – *Sphagnum* (17 видов), *Dicranum* и *Plagiomnium* (по 6), *Brachythecium* и *Bryum* (по 5), а семейства – *Sphagnaceae* (17), *Brachytheciaceae* (13), *Mniaceae* (10), *Dicranaceae* (9), *Pottiaceae* (8), *Amblystegiaceae* (7), *Bryaceae* и *Polytrichaceae* (по 6), *Cephaloziaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Pylaisiaceae*, *Scapaniaceae* и *Thuidiaceae* (по 5).

Большее количество видов напочвенных бриофитов в сосновых лесах (169 видов) в сравнении с еловыми (155 видов) связано с широким спектром почвенных условий в сосняках (от сухих песчаных до олиготрофных болотных). Спектр родов бриофитов сосновых и еловых лесов сходный. В спектре семейств сосняков по сравнению с ельниками выделяется семейство *Polytrichaceae*, представители которого приспособлены к разнообразным экстремальным условиям среды, а в ельниках – такие семейства, как *Amblystegiaceae*, *Cephaloziaceae*, *Pylaisiaceae*, в напочвенном покрове более разнообразны, нежели в сосняках, что связано с более богатыми почвенными условиями.

Капрофилы представлены 1 видом *Splachnum ampullaceum*, который отмечен в сосновом лесу, хотя возможно его нахождение и в еловых сообществах. Другие виды рода *Splachnum* встречаются на территориях с более сильным влиянием Атлантики и возможность их нахождения в условиях Беларуси крайне низка.

**По жизненным стратегиям** в хвойных лесах более половины мохообразных, встречающихся на почве, относятся к бриопатиентам ценотическим (151 вид, или

55,7%), около четверти – бриопатиенты экологические (69 видов, или 25,5%). Бриоэксплеренты в хвойных формациях представлены 31 видом (11,4%). Бриовиоленты (20 видов) ограничены условиями почвенного субстрата и представляют 7,4% видового состава напочвенных бриофитов хвойных лесов.

Если рассматривать печёночники и мхи по отдельности, то около половины печёночников-эпигейдов хвойных лесов относится к бриопатиентам ценотическим (48,4%), немного им уступают бриопатиенты экотопические (33,9%), менее всего бриоэксплерентов (16,1%). Лишь 4 вида в определенных условиях способны вести себя как бриовиоленты (*Marchantia polymorpha*, *Conocephalum conicum*, *Plagiochila porelloides*, *Trichocolea tomentella*). У мхов-эпигейдов хвойных лесов спектр экологических стратегий сходен с таковым печёночников, с той разницей, что у мхов относительная представленность бриопатиентов ценотических несколько выше, чем у печёночников (57,9%), а у бриопатиентов экотопических – несколько ниже (23,0%). Бриоэксплерентами представлено 10% напочвенного видового состава мхов хвойных лесов. Существенным отличием по спектру экологических стратегий мхов от печёночников является несколько большее относительное участие бриовиолентов в составе спектра мхов (9,1%), что отвечает исторической приуроченности печёночников к несколько другим условиям, преимущественно к эпифитному и эпиксильному образу жизни. Наиболее характерными представителями данной стратегии среди мхов являются виды рода *Sphagnum*, способные преобразовывать места произрастания коренным образом, но также при определенных условиях в качестве бриовиолентов способны выступать и такие виды бриевых мхов, как *Aulacomnium palustre*, *Bryum argenteum*, *Calliergonella cuspidata*, *Ceratodon purpureus*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Scorpidium scorpioides*.

В сосновых лесах соотношение напочвенных мохообразных в целом по жизненным стратегиям следующее: бриопатиенты ценотические – 54,7% (129 видов) и экотопические – 25,4% (60), бриоэксплеренты – 11,9% (28), бриовиоленты – 8,1% (19). Соотношение напочвенных печёночников в лесах данной формации по жизненным стратегиям следующее: бриопатиенты ценотические – 43,1% и экотопические – 37,3, бриоэксплеренты – 17,6, бриовиоленты – 2,0. Напочвенные мхи по жизненным стратегиям распределяются следующим образом: бриопатиенты ценотические – 57,8% и экотопические – 22,2, бриоэксплеренты – 10,3, бриовиоленты – 9,7.

В еловых лесах среди напочвенных мохообразных по доле участия выделяются бриопатиенты ценотические – 55,4% (123 вида) и экотопические – 28,4% (63), бриоэксплеренты – 9,0 (20), бриовиоленты – 7,2 (16). Спектр экологических стратегий в лесах данной формации у напочвенных печёночников следующий: бриопатиенты ценотические – 51,9% и экотопические – 35,2, бриоэксплеренты – 11,1, бриовиоленты – 1,9; а у напочвенных мхов: бриопатиенты ценотические – 56,6% и экотопические – 26,2, бриовиоленты – 8,9, бриоэксплеренты – 8,3.

В сосновых лесах немного меньше степень участия бриопатиентов ценотических и экотопических, нежели в еловых, но несколько возрастает роль бриоэксплерентов и бриовиолентов, что отражает менее богатые условия произрастания в пер-

вых. Несколько большая доля бриовиолентов в сосновых лесах, чем в еловых, объясняется наличием в первых ряда видов рода *Sphagnum*, характерных только для олиготрофных сосновых лесов и встречающихся здесь в значительном обилии.

Спектр жизненных стратегий мхов-эпигейдов в сосновых и еловых лесах отвечает тенденции развития хвойных лесов в целом, лишь с той разницей, что доли бриоэксперентов и бриовиолентов в них очень близки, а в ельниках данный спектр нарушается за счет небольшого превалирования доли бриовиолентов над бриоэксперентами в связи с большей стабильностью экологических условий.

**Биоморфы или формы роста.** В хвойных лесах у напочвенных мохообразных имеются все представленные среди видов в составе бриофлоры Беларуси формы роста. По данному признаку мохообразные-эпигейды в составе данных лесов распределяются следующим образом: настоящая дерновина – 75 видов (34,6%), плоский ковёр – 56 (25,8), мутовчато-ветвистая дерновина – 26 (12,0), перисто-ветвистое сплетение – 15 (6,9), подушковидная дерновина – 11 (5,1), разветвлено-ветвистое сплетение и талломный ковёр – по 9 (по 4,1), вертикально-ветвистый ковёр – 5 (2,3), дендронидная форма – 4 (1,8), слабоветвистое сплетение – 3 (1,4), гидрофитное сплетение – 2 (0,9), дерновидная подушка и подушка – по 1 (по 0,5).

Напочвенные печёночники хвойных лесов представлены лишь тремя биоморфами: плоский ковёр – 34 вида (73,9%), талломный ковёр – 9, (19,6), настоящая дерновина – 3(6,5). Среди напочвенных мхов в хвойных лесах по видовой представленности выделяется среди форм роста настоящая дерновина – 72 вида (42,1%), которым значительно уступают мутовчато-ветвистая дерновина – 26 (15,2), плоский ковёр – 22 (12,9), перисто-ветвистое сплетение – 15 (8,8), подушковидная дерновина – 11 (6,4), разветвлено-ветвистое сплетение – 9 (5,3), вертикально-ветвистый ковёр – 5 (2,9), дендронидная форма – 4 (2,3), слабоветвистое сплетение – 3 (1,8), гидрофитное сплетение – 2 (1,2), дерновидная подушка и подушка – по 1 (по 0,6).

В сосновых лесах по спектру форм роста напочвенные мохообразные сходны с таковыми хвойных лесов в целом, лишь с некоторой разницей в доле участия отдельных форм роста: настоящая дерновина – 32,8% (62 вида), плоский ковёр – 26,5% (50), мутовчато-ветвистая дерновина – 13,8 (26), перисто-ветвистое сплетение – 7,4 (14), подушковидная дерновина – 5,3 (10), разветвлено-ветвистое сплетение и талломный ковёр по 3,7 (по 7), вертикально-ветвистый ковёр – 2,6 (5), дендронидная форма – 2,1 (4), слабоветвистое и гидрофитное сплетения, дерновидная подушка и подушка – по 0,5 (по 1).

Среди напочвенных печёночников в сосновых лесах доминирует плоский ковёр – 78,4% представлены и такие формы роста, как талломный ковёр – 18,9%, и настоящая дерновина – 2,7% (1 вид – *Plagiochila porelloides*). Спектр форм роста мхов-эпигейдов сосновых лесов сходный с таковым в хвойных лесах в целом, хотя и с небольшими отличиями в доле участия отдельных биоморф: настоящей дерновиной характеризуется 40,1% видовой представленности мхов лесов этой формации, мутовчато-ветвистой дерновиной – 17,1%, плоским ковром – 13,8%, перисто-ветвистым сплетением – 9,2%, подушковидной дерновиной – 6,6%, разветвлено-ветвистым

сплетением – 4,6%, вертикально-ветвистым ковром – 3,3%, дендроидной формой – 2,6%, слабоветвистым, гидрофитным сплетениями, дерновидной подушкой и подушкой – по 0,7%.

В еловых лесах спектр биоморф несколько отличается от такового в сосновых лесах и включает настоящую дерновину – 57 видов (33,3%), плоский ковёр – 48 (28,1), мутовчато-ветвистую дерновину – 17 (9,9), перисто-ветвистое сплетение – 13 (7,6), талломный ковёр – 8 (4,7), разветвлено-ветвистое сплетение – 7 (4,1), подушковидную дерновину – 6 (3,5), вертикально-ветвистый ковёр – 5 (2,9), дендроидную форму – 4 (2,3), слабоветвистое и гидрофитное сплетения – по 2 вида (по 1,2%), дерновидную подушку и подушку – по 1 (по 0,6).

Напочвенные печёночники в еловых лесах преимущественно характеризуются такой формой роста, как плоский ковёр (71,8%), тогда как талломным ковром – 20,5%, а настоящей дерновиной – 7,7%. Спектр биоморф мхов в еловых лесах несколько отличается от такового в сосновых и включает настоящую дерновину (40,9%), плоский ковёр (15,2), мутовчато-ветвистую дерновину (12,9), перисто-ветвистое сплетение (9,8), разветвлено-ветвистое сплетение (5,3), подушковидную дерновину (4,5), вертикально-ветвистый ковёр (3,8), дендроидную форму (3,0), слабоветвистое и гидрофитное сплетения (по 1,5), дерновидную подушку и подушку (по 0,8). У напочвенных мхов хвойных лесов в соответствии с их типовой структурой отсутствует такая форма роста, как талломный ковёр, характерная исключительно для печёночников.

Малое разнообразие форм роста печеночников (3) в сравнении со мхами (12) объясняется особым типом организации, связанным с их адаптацией в иных, нежели мхи в целом, климатических условиях. Относительно форм роста напочвенных мохообразных сосновые и еловые леса проявляют сходный характер, что связано с приуроченностью печеночников, более представленных в ельниках, преимущественно к гниющей древесине.

Из отмеченных в напочвенном покрове хвойных лесов мхов заслуживают особого внимания бриевые, в связи с их наиболее широким распространением и, чаще всего, преобладанием в напочвенном моховом покрове этих лесных сообществ. Еловые леса проявляют сходный характер относительно данных биоморф с сосновыми. Бриевых мхов, встречающихся на почве – 126 видов (82,9% от числа мхов), причем верхплодных – 72 (57,1%), а бокоплодных несколько меньше – 54 (42,9%). Из бриевых мхов только на этом субстрате выявлено 48 видов (38,1%), среди которых значительно преобладают верхплодные – 38 видов (79,2%), а бокоплодных лишь – 10 (20,8%). Совместно с преимущественно встречающимися на почве это составит 66 видов (52,4%), из них также существенно больше верхплодных (65,2%), чем бокоплодных (34,8%). Ограничено почвой и гниющей древесиной произрастание 52 вида (41,3% от числа бриевых мхов), среди которых значительно преобладание уже бокоплодных (69,2%) над верхплодными (30,8%). Видов, ограниченных в своем произрастании почвой, гниющей древесиной и корой живых деревьев, – 33 вида (26,2%), из которых еще больше преобладание бокоплодных мхов (75,8%) над верхплодными

(24,2%). На всех субстратах отмечено 26 видов (20,6% от всех мхов). Здесь также соизмеримо велико преобладание бокоплодных мхов (73,1%) над верхоплодными (26,9%). Что касается бриевых мхов, встречающихся только на почве и камнях, то их 46 видов (36,5%) и среди них, как и среди эпигейдов и в основном эпигейдов верхоплодных мхов больше (58,7%), чем бокоплодных (41,3%).

Следовательно, по соотношению видов верхоплодных и бокоплодных мхов выделяются две их группы: первая включает только эпигейды, в основном эпигейды и группу видов, ограниченных в своем произрастании почвой и камнями (преобладают верхоплодные), а вторая включает 3 группы: 1) виды, ограниченные в своем произрастании почвой и гниющей древесиной, 2) почвой, гниющей древесиной и корой живых деревьев и 3) наиболее пластичная – виды, заселяющие все субстраты (преобладают бокоплодные). Мохообразные, встречающиеся на почве, составляют 77,8% от общего числа видов бриофитов, выявленных в хвойных лесах на территории Беларуси.

В целом в составе биоморф эпигейдной фракции меньшинство видов ограничены в своем произрастании только этим субстратом, и представленность их главным образом акрокарпными видами исторически обусловлена связью эволюции мхов с напочвенным покровом лесов в условиях умеренного климата. Однако преобладающая часть видов отличается меньшей долей верхоплодных мхов, поскольку они обладают более широкой экологической амплитудой, что позволяет им заселять различные субстраты.

**Экоморфы.** Большое значение для эпигейдов имеет, прежде всего, степень влажности, а также трофности почв.

**Гидроморфы.** В хвойных лесах относительно такого важного для мохообразных экологического показателя как степень увлажнения среды произрастания наиболее представлены мезофиты – 30,4% (66 видов), им уступают гигрофиты – 22,6 (49), гигромезофиты – 14,7 (32), ксеромезофиты – 11,1 (24), наименее представлены гигрогидрофиты – 9,2 (20), мезогигрофиты – 8,3 (18) и гидрофиты – 3,7 (8). Отсутствуют только мезоксерофиты.

Если группировать бриофиты по близким гидроморфам, то ксеромезофитов здесь 11,1% (мезоксерофиты отсутствуют), совместно мезофитов и гигромезофитов – 45,1%, гигрофитов и мезогигрофитов – 30,9%, гигрогидрофитов и гидрофитов – 12,9%. В составе бриокомпонента около 2/3 видов, относящихся к менее требовательным к степени влажности среды гидроморфам (мезоксерофиты, ксеромезофиты, мезофиты, гигромезофиты – 56,2%) и около 1/3 более требовательных к этому фактору (мезогигрофиты, гигрофиты, гигрогидрофиты и гидрофиты – 43,8%).

Представляет интерес также сопоставление распределения по гидроморфам отдельно печёночников и мхов. Среди печёночников хвойных лесов по численности видов выделяются мезофиты – 28,6% и гигромезофиты – 26,5%, в меньшей степени представлены мезогигрофиты – 18,4%, гигрофиты – 14,3%, ксеромезофиты, гигрогидрофиты и гидрофиты – по 4,1%. Среди мхов хвойных лесов по численности видов выделяются мезофиты (31,0%) и гигрофиты (25,0%), в меньшей степени представле-



ны ксеромезофиты (13,1%), гигромезофиты (11,3%), гигрогидрофиты (10,7%), мезогигрофиты (5,4%), гидрофиты (3,7%).

*В сосновых лесах* спектр гидроморф напочвенных мохообразных сходный с таковым хвойных лесов в целом: мезофиты – 30,7% (58 видов), гигрофиты – 23,3 (44), гигромезофиты – 13,8 (26), ксеромезофиты – 11,6 (22), гигрогидрофиты – 10,1 (19), мезогигрофиты – 7,4 (14), гидрофиты – 3,2 (6). Из печёночников в сосновых лесах около трети – мезофиты (32,5%), тогда как гигромезофитов – 22,5%, мезогигрофитов – 17,5%, гигрофитов – 12,5%, ксеромезофитов, гигрогидрофитов, гидрофитов – по 5,0%. Из мхов в сосновых лесах: мезофитов – 30,2%, гигрофитов – 26,2, ксеромезофитов – 13,4, гигромезофитов и гигрогидрофитов – 11,4, мезогигрофитов – 4,7, гидрофитов – 2,7.

*В еловых лесах* спектр гидроморф мохообразных-эпигеидов несколько отличается от такового в сосновых лесах и включает мезофиты – 56 видов (32,7%), гигрофиты – 38 (22,2), гигромезофиты – 28 (16,4), ксеромезофиты – 17 (9,9), мезогигрофиты – 15 (8,8), гигрогидрофиты – 11 (6,4), гидрофиты – 6 (3,5). Из печёночников в этих лесах преобладают гигромезофиты – 29,3% и мезофиты – 24,4, за ними следуют мезогигрофиты – 19,5, гигрофиты – 17,1, ксеромезофиты – 4,9, гигрогидрофиты и гидрофиты – по 2,4. Из мхов в еловых лесах мезофитов – 35,4%, гигрофитов – 23,8, гигромезофитов – 12,3, ксеромезофитов – 11,5, гигрогидрофитов – 7,7, мезогигрофитов – 5,4, гидрофитов – 3,8.

Из выше рассмотренного следует, что в отношении сосновых и еловых лесов распределение напочвенных видов по гидроморфам сходно, за исключением ксероморфных видов, несколько выделяющихся по доле участия в сосновых лесах. Важно рассмотреть печеночников и мхов в отдельности. В сосновых лесах у печеночников наиболее представительны группы мезофитов и близких к ним гигромезофитов (55%), невелика доля ксеромезофитов (5%), тогда как у мхов преобладают мезофиты и гигрофиты (56,4%) при значительном участии ксеромезофитов (13,4%), что свидетельствует о большей широте экологической амплитуды относительно влажности мхов, в отличие от печеночников. Среди мхов ельников и сосняков наблюдается сходное распределение по гидроморфам, но у печеночников в ельниках в отличие от сосняков на первый план выходят гигромезофиты, что свидетельствует о том, что еловые леса более отвечают повышенной требовательности печеночников к условиям влажности среды.

**Трофоморфы.** *В хвойных лесах* по отношению к трофности субстрата у напочвенных мохообразных представлены все известные в составе бриофлоры Беларуси экорморфы. Из них по доле участия выделяются мезотрофы – 29,9% (59 видов) и мезоэвтрофы – 27,9 (55), в меньшей степени представлены эвтрофы – 18,8 (37), олиго-мезотрофы – 15,2 (30), эвмезотрофы – 4,6 (9), олиготрофы – 3,6 (7).

Если сгруппировать сходные трофоморфы, то к эвтрофам и мезоэвтрофам совместно относится около половины рассматриваемого бриоразнообразия (46,7% видов), эвмезотрофам и мезотрофам – 34,5%, олигомезотрофам и олиготрофам – 18,8% видов.

При рассмотрении печёночников и мхов в отдельности они в спектре трофоморф распределяются следующим образом: у печёночников мезотрофов – 47,7% (21 вид), эвтрофов – 20,5 (9), мезоэвтрофов – 18,2 (8), олигомезотрофов – 11,4 (5), эвмезотрофов – 2,3 (1), олиготрофы отсутствуют; у мхов мезоэвтрофов – 30,7% (47 видов), мезотрофов – 24,8 (38), эвтрофов – 18,3 (28), олигомезотрофов – 16,3 (25), эвмезотрофов – 5,2 (8), олиготрофов – 4,6 (7).

*В сосновых лесах* в спектре по трофности мохообразные-эпигеиды распределяются следующим образом: мезотрофы – 54 вида (31,6%), мезоэвтрофы – 50 (29,2%), олигомезотрофы – 29 (17,0%), эвтрофы – 22 (12,9%), эвмезотрофы – 9 (5,3%), олиготрофы – 7 (4,1%).

По сходным трофоморфам в сосняках к эвтрофам и мезоэвтрофам совместно относится менее половины рассматриваемого бриоразнообразия (42,1% видов), эвмезотрофам и мезотрофам – 36,8%, олигомезотрофам и олиготрофам – 21,1%.

При рассмотрении в отдельности печёночников и мхов в спектре трофоморфности печёночники распределяются следующим образом: мезотрофы – 52,8%, мезоэвтрофы – 19,4, эвтрофы – 13,9, олигомезотрофы – 11,1, эвмезотрофы – 2,8, олиготрофы отсутствуют; спектр мхов носит следующий характер: мезоэвтрофы – 31,9%, мезотрофы – 25,9%, олигомезотрофы – 18,5%, эвтрофы – 12,6%, эвмезотрофы – 5,9%, олиготрофы – 5,2%.

*В еловых лесах* по трофоморфам у напочвенных мохообразных преобладают мезотрофы – 47 видов (30,1%) и мезоэвтрофы – 44 (28,2), в меньшей степени представлены эвтрофы – 34 (21,8), олигомезотрофы – 23 (14,7), эвмезотрофы – 7 (4,5), олиготрофы – 1 (0,6).

По сходным трофоморфам в ельниках к эвтрофам и мезоэвтрофам совместно относится половина рассматриваемого бриоразнообразия, к эвмезотрофам и мезотрофам – 34,6% видов, олигомезотрофам и олиготрофам – 15,4%.

При рассмотрении в отдельности печёночников и мхов о спектре трофоморфности печёночники распределяются следующим образом: мезотрофы – 48,6%, эвтрофы – 24,3%, мезоэвтрофы – 16,2%, олигомезотрофы – 8,1%, эвмезотрофы – 2,7%, но олиготрофы отсутствуют; в спектре трофоморфности мхов: мезоэвтрофы – 31,9%, мезотрофы – 24,4%, эвтрофы – 21,0%, олигомезотрофы – 16,8%, эвмезотрофы – 5,0%, олиготрофы – 0,8%.

Следовательно, напочвенные печеночники представлены в основном мезотрофами, а мхи – мезоэвтрофами в связи низкой конкурентной способностью и стено-топностью первых по сравнению со вторыми и, соответственно, распространением их преимущественно на гниющей древесине, характеризующейся повышенной гигроскопичностью.

Относительно сосновых и еловых лесов среди мхов не наблюдается большого различия в спектре трофоморф, но среди печеночников в ельниках в два раза увеличивается доля эвтрофов и на треть уменьшается доля олигомезотрофов, что свидетельствует о большем соответствии условий по трофности для печеночников в ельниках.

**Географическая структура.** Поскольку территория Беларуси неоднородна в зональном отношении, то представляет интерес и анализ географической структуры бриокомпонента хвойных лесов, из которых сосновая формация – интразональная, а еловая – зональная. Здесь целесообразно и рассмотрение мохообразных-эпигейдов в отдельности.

*В хвойных лесах* почти две трети мохообразных-эпигейдов бореальные – 107 видов (51,9%), также выделяются неморальные – 31 (15,0%) и близкие к ним бореально-неморальные – 17 (8,3%) геоэлементы. Остальные геоэлементы менее представительны и среди них, с одной стороны, субарктические – 5 видов (2,4%) и субаркто-бореальные – 2 (1,0%), а с другой – аридные – 7 (3,4%), средиземноморско-неморальные и субсредиземноморско-неморальные – 5 (2,4%). К бриофитам горного генезиса относится – 23 вида (11,2%): это бореально-монтанные – 8 (3,9), неморально-монтанные – 7 (3,4), бореально-неморально-монтанные – 1 (0,5), субаркто-монтанные – 4 (1,9), субаркто-бореально-монтанные – 2 (1,0), аркто-альпийские – 1 (0,5); космополитов – 9 видов (4,4%).

В связи с большой филогенетической удаленностью важно рассмотрение географической структуры отдельно печёночников и мхов. К бореальным печёночникам-эпигеидам хвойных лесов относится 18 видов (40,9%), к неморальным – 6 (13,6%) и близким к ним бореально-неморальным – 7 (15,9), субсредиземноморско-неморальный – 1 вид (2,3%). Видов горного генезиса – 9 (20,5), космополитов – 3 (6,8). Не представлены здесь такие геоэлементы бриофлоры Беларуси как субарктический, субаркто-бореальный, аридный, средиземноморско-неморальный, субаркто-бореально-монтанный, аркто-альпийский. Среди мхов-эпигейдов хвойных лесов выделяются бореальные виды – 89 (54,9%), в меньшей мере неморальные – 25 (15,4%) и близкие к ним бореально-неморальные – 10 (6,2%). Присутствуют субарктические – 5 (3,1%) и субаркто-бореальные виды – 2 (1,2%), аридные – 7 (4,3%), средиземноморско-неморальные – 4 (2,5%), виды горного генезиса – 14 (8,6%), космополиты – 6 (3,7%). Всего видов неморальной ориентации – 39 (24,1%). Не представлены такие геоэлементы, как субсредиземноморско-неморальный, бореально-неморально-монтанный.

*В сосновых лесах* основные геоэлементы мохообразных-эпигейдов представлены бореальными – 93 вида (60,8%), неморальными – 26 (17,0%) и близкими к ним бореально-неморальными видами – 17 (11,1%). Субарктических и субаркто-бореальных видов – по 6 (3,9%), средиземноморско-неморальных и субсредиземноморско-неморальных – 5 (3,3%); видов горного генезиса – 18 (11,8%). Доля космополитов – 9 видов (5,9%).

Печёночники-эпигейды в сосняках представлены в большей степени бореальными видами (44,4%), несколько выделяются также неморальные (11,1%) и близкие к ним бореально-неморальные (19,4%) виды. Отмечен 1 субсредиземноморско-неморальный печёночник (2,8%), виды горного генезиса (13,9%), космополиты (8,3%). Всего видов неморальной ориентации – 33,3%. В общем, среди мхов-эпигейдов сосновых лесов более представительны бореальные виды (63,6%), выде-

ляются также неморальные (18,2%) и близкие к ним бореально-неморальные (8,3%). Присутствуют субарктические и субаркто-бореальные (по 5,0%), аридные (5,0%) и средиземноморско-неморальные (3,3%) виды, а также виды горного генезиса (10,7%) и космополиты (5,0%). Всего мхов неморальной ориентации 29,8%.

В еловых лесах сравнительно с сосновыми отсутствует аркто-альпийский геоэлемент. Основные геоэлементы мохообразных-эпигейдов представлены бореальными – 82 (57,7%), неморальными – 26 (18,3%) и близкими к ним бореально-неморальными – 14 (9,9%) видами. Меньшее участие в эпигейдном компоненте субарктических и субаркто-бореальных видов – 5 (3,5%), а также аридных – 6 (4,2%), средиземноморско-неморальных и субсредиземноморско-неморальных – 5 (3,5%). Видов неморальной ориентации – 45 (31,7%), горного генезиса – 21 (14,8%). Космополитов – 5 видов (3,5%).

Печёночники-эпигейды в ельниках представлены бореальными видами (40,5%), также, хотя и значительно менее по доле участия выделяются неморальные и бореально-неморальные (по 13,5%) виды. Присутствуют субсредиземноморско-неморальный вид (2,7%), ряд видов горного генезиса (24,3) и космополиты (5,4). Среди мхов-эпигейдов еловых лесов преобладают бореальные виды (61,5%). Выделяются также виды неморальной ориентации (31,3%): неморальные – 19,3% и близкие к ним бореально-неморальные – 8,3% и средиземноморско-неморальные – 3,7%. Присутствуют субарктические и субаркто-бореальные (по 4,6%), а также аридные (5,5%) виды. Видов горного генезиса – 11,0%, космополитов – 2,8%.

В сосновых и еловых лесах у напочвенных бриофитов основная географическая структура сходная и соответствует положению данных сообществ в умеренном поясе Голарктики, с некоторой разницей в доле участия видов горного генезиса в пользу ельников, что в какой-то мере отражает большее соответствие горным условиям еловых лесов в сравнении с сосновыми.

Сравнительный анализ по таксономической структуре, жизненным стратегиям, формам роста, экоморфам и геоэлементам показал значительную степень сходства напочвенных мохообразных сосновых и еловых лесов Беларуси. Особенности напочвенных бриофитов данных формаций связаны главным образом с более широкой экологической амплитудой сосновых лесов и соответственно более широким экологическим спектром их напочвенных мохообразных, чем и объясняется несколько большая видовая численность бриофитов в сосняках. Несмотря на то, что еловые леса сильно уступают сосновым по общей занимаемой площади и экологической амплитуде типов леса, довольно высокое видовое разнообразие мохообразных в ельниках объясняется большим богатством занимаемых ими эдафотопов и более четкой дифференциацией экониш.

#### 5.4.2 Эпиксилы

Вследствие специфики организации и вытекающих из нее основных жизнен-

ных стратегий – уклонения от конкуренции и связанное с этим повышение выносливости – мохообразные способны осваивать широкий спектр субстратов, где они не испытывают конкуренции со стороны более мощных представителей флоры – сосудистых, или трахеофитов – высших растений с господством в жизненном цикле спорофита. В лесных сообществах мохообразные поселяются на различных субстратах – почве, гниющей древесине и коре вегетирующих древесных растений.

Исторически мохообразные, прежде всего, произрастали в лесных условиях на почве, но затем в зависимости от прессинга трахеофитов вынуждены были осваивать менее благоприятный древесный субстрат – кору живых деревьев и гниющую древесину. При гниении древесины вследствие её частичной деструкции и связанной с этим повышением гигроскопичности и влагоёмкости данный субстрат более отвечает экологической специфике мохообразных, нежели кора живых деревьев и кустарников. Однако гниющая древесина как субстрат сохраняется значительно меньший период времени, чем кора вегетирующих древесных растений или почва в лесных условиях. Такая особенность разлагающейся древесины требует от мохообразных соответствующих определенных биологических свойств. Обыкновенно мохообразные-эпиксилы характеризуются обильным спороношением, к которому нередко добавляется специализированное вегетативное размножение.

Наиболее ярким примером в этом отношении во флоре Беларуси является бриевый мох *Tetraphis pellucida*, обладающий рядом специальных приспособлений для обеспечения возможности как ускоренно осваивать подходящий для него субстрат, так и достигать в ограниченный срок возобновления. Этот вид – один из древнейших представителей флоры бриевых мхов, характеризующийся набором приспособлений для обеспечения непрерывной своей жизнедеятельности на таком специфическом фрагментарно представленном субстрате хотя бы в пределах одного и того же лесного сообщества, но всё же путем переноса спор воздушными потоками *T. pellucida* может проникать и в более удаленные места. Действительно, данный вид отличается очень высокой споровой продуктивностью, несмотря на примитивность структуры его спорогона. Перистом *T. pellucida* предназначен для ограниченной сферы расселения спор. Тем не менее, наряду со спорами этот мох обильно образует специализированные органы вегетативного размножения и характеризуется наличием укороченных циклов развития. В последнее время тетрафисовые даже выделяют в отдельный класс отдела мхов – *Tetraphidopsida* (Ignatov et al, 2006). Возникновение этой группы относят к периоду палеозоя с сильно засушливым климатом, когда ряд видов мхов подвергся элиминации (Рыковский, 2011 б; Miller, 1982). В такой связи высокая степень специализации гаметофора у них сочетается с его мелкими размерами и относительной примитивностью структуры спорогона, в частности по механизму рассеивания спор.

В условиях умеренного климата Беларуси, как и средней полосы Восточной Европы в целом, значительное число видов мохообразных отмечается на гниющей древесине и коре с различной степенью разложения – от слабо до сильно разложившихся.

**Таксономическая структура.** Всего на гниющем древесном субстрате в хвойных лесах Беларуси отмечено 118 видов мохообразных из 77 родов, 44 семейств, 11 порядков, 4 классов, в том числе 40 видов – печёночники (из 27 родов, 19 семейств, 5 порядков, 1 класса) и 78 – мхи (из 50 родов, 25 семейств, 6 порядков, 3 классов). Среди эпиксиллов у печёночников представлен лишь класс *Jungermanniopsida*. Эта группа, в общем, более лабильна в отношении типов субстрата, чем представители *Marchantiopsida*.

Отсутствие на данном субстрате представителей последнего класса объясняется спецификой их адаптации к условиям климата средиземноморского типа, с чем связано их морфофизиологическое усложнение и специализация их гаметофита как реакция на прямое воздействие факторов абиотической среды (известная ее экстремальность), причем первоначально на почве, а впоследствии некоторые их представители освоили водную среду, что явилось реакцией на усиление аридизации, и редко каменистый субстрат. У мхов на этом субстрате представлен только класс *Bryopsida* (78 видов из 50 родов, 25 семейств, 6 порядков).

По числу видов из родов выделяются: *Brachythecium*, *Cephalozia*, *Dicranum*, *Plagiothecium* (по 5), *Chiloscyphus* (4), *Bryum*, *Calypogeia*, *Lophozia*, *Plagiomnium*, *Riccardia*, *Sciuro-hypnum*, *Thuidium* (по 3). Более представительны семейства: *Brachytheciaceae* (17), *Amblystegiaceae* (16), *Pylaisiaceae* (8), *Cephaloziaceae* (7), *Plagiotheciaceae*, *Scapaniaceae* (по 6), *Dicranaceae*, *Mniaceae* (по 5), *Aneuraceae*, *Lophocoleaceae* (по 4), *Bryaceae*, *Calypogeaceae*, *Thuidiaceae* (по 3).

В *сосновых лесах* на гниющей древесине отмечено 95 видов мохообразных из 65 родов, 38 семейств, 10 порядков, 4 классов, 2 отделов. Отдел печёночников представлен 29 видами из 19 родов, 15 семейств, 4 порядков, 1 класса. В составе отдела мхов – 66 видов из 46 родов, 23 семейств, 6 порядков, 1 класса.

Более представительные рода – *Brachythecium*, *Cephalozia*, *Dicranum*, *Plagiothecium* (по 5), *Chiloscyphus* (4), *Plagiomnium*, *Riccardia*, *Sciuro-hypnum*, *Thuidium* (по 3). По числу видов выделяются семейства – *Brachytheciaceae* (17), *Amblystegiaceae* (14), *Pylaisiaceae* (7), *Cephaloziaceae*, *Plagiotheciaceae* (по 6), *Dicranaceae*, *Mniaceae* (по 5), *Aneuraceae*, *Lophocoleaceae* (по 4), *Scapaniaceae*, *Thuidiaceae* (по 3).

В *еловых лесах* на гниющей древесине представлено 108 видов мохообразных из 65 родов, 38 семейств, 10 порядков, 4 классов, 2 отделов. Отдел печёночников включает здесь 37 видов из 24 родов, 16 семейств, 5 порядков, 1 класса. В составе отдела мхов – 71 вид из 47 родов, 23 семейств, 5 порядков, 1 класса.

По числу видов из родов выделяются: *Brachythecium*, *Cephalozia*, *Dicranum*, *Plagiothecium* (по 5), *Chiloscyphus* (4), *Calypogeia*, *Lophozia*, *Riccardia*, *Sciuro-hypnum*, *Thuidium* (по 3). Наиболее представительны семейства: *Brachytheciaceae* (17), *Amblystegiaceae* (14), *Pylaisiaceae* (8), *Cephaloziaceae* (7), *Plagiotheciaceae*, *Scapaniaceae* (по 6), *Dicranaceae*, (по 5), *Aneuraceae*, *Lophocoleaceae*, *Mniaceae* (по 4), *Calypogeaceae*, *Thuidiaceae* (по 3).

Относительно эксылльной фракции бриокомпонента сосновые леса уступают

по числу видов еловым, что связано с большим их соответствием экологическим условиям ельников нежели сосняков (выше степень увлажнения и более устойчивый микроклимат).

**Экоморфы.** По экологическим особенностям мохообразные, произрастающие на гниющих древесине и коре, образуют сборную группу. В ее составе бриофиты по широте экологической амплитуды значительно различаются – от видов с узкой экологической амплитудой (стенотопные) до широкой (политопные), т.е. экологически пластичные, способные заселять различные субстраты.

Бриофиты, исключительно или в основном произрастающие на гниющей древесине, или собственно эпиксилы среди отмеченных на данном субстрате немногочисленны (7,7%), из них только 1 бриевый мох – *Tetraphis pellucida*, к тому же не являющийся облигатным эпиксиллом, хотя мхи составляют 2/3 эпиксиллов, а печёночники – 1/3. Все собственно эпиксиллы – довольно мелкие организмы. При этом наиболее узкой экологической амплитудой здесь характеризуются именно печёночники. Исторический аспект в освоении гниющей древесины находит отражение и в составе бриофитов такого небольшого региона как Беларусь. Печёночники в связи со спецификой своей организации значительно раньше, чем бриевые мхи, освоили гниющую древесину, причем, возможно, в условиях древних дождевых тропических лесов. Бриевые же мхи как дериваты умеренного климата развивались без такого жесткого конкурентного давления сосудистых растений, как печёночники, и поэтому виды их характеризуются, в общем более широкими экологическими нишами, чем печёночники, во временном аспекте в отношении, в частности гниющей древесины.

Такая специфическая группа как настоящие эпифиты в хвойных лесах Беларуси представлена в известной мере на разлагающейся после отмирания древесных растений коре, иногда ещё и на гниющей древесине, составляя лишь 4,5% видовой представленности эпиксиллов хвойных лесов (*Lejeunea cavifolia*, *Radula complanata*, *Anomodon longifolius*, *Anomodon viticulosus*, *Homalia trichomanoides*, *Leucodon sciuroides* и др.). Данные виды, как и некоторые другие эпифиты, оказываются в роли эпиксиллов, удерживаясь некоторое время на стволах отмерших деревьев и на коре их пней.

Однако наиболее распространенные на гниющей древесине мохообразные представлены видами с широкой амплитудой в отношении субстратов. Из печёночников это *Chiloscyphus profundus* и *Ptilidium pulcherrimum*, способные произрастать и на других субстратах, в том числе на почве. Из мхов к таким видам относятся, прежде всего, *Hypnum curpessiforme*, *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum montanum*, *Dicranum scoparium*, *Herzogiella seligeri*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium laetum*, *Pohlia nutans*, *Pylaisia polyantha*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Sanionia uncinata* и некоторые другие.

Распределение печёночников и мхов на гниющей древесине в зависимости от степени ее разложения носит неодинаковый характер. У мхов это численное распределение не имеет значительных различий по стадиям: начало деструкции (1 стадия) – отмечено 32 вида, интенсивная деструкция (2 стадия) – 49, полная деструкция (3 ста-

дия) – 54 и окончание гумификации (4 стадия) – 46. Отмечено 14 видов исключительно бриевых мхов, произрастающих на всех стадиях разложения древесины. 0 стадия – свежееупавший ствол – характеризуется сохранением на некоторое время эпифитного бриокомпонента, а 5 – стадия земляного вала – распространением эпигеидов.

В связи с редкой встречаемостью в лесах трухлявой древесины, важно отметить виды, предпочитающие исключительно древесный субстрат на 4-ой стадии разложения, их – 9, среди них представлены только бриевые мхи. У печёночников на 1-ой стадии разложения древесины выявлено 4 вида, на 2-ой – 28, на 3-ей – 33 и на 4-ой – 10, т.е. наименее благоприятны для поселения печёночников слабо разложившаяся древесина и стадия окончания гумификации (Таблица 5.3).

Таблица 5.3. – Распределение мохообразных в зависимости от степени разложения гниющей древесины в хвойных лесах Беларуси

Вид	Стадии разложения древесины (Спирин, 2002)					
	0	1	2	3	4	5
1. <i>Aneura pinguis</i>			1			
2. <i>Bazzania trilobata</i>		1		1		
3. <i>Blepharostoma trichophyllum</i>			1	1	1	
4. <i>Calypogeia integristipula</i>				1	1	
5. <i>Calypogeia muelleriana</i>			1	1		
6. <i>Calypogeia neesiana</i>			1	1		
7. <i>Cephalozia bicuspidata</i>			1	1		
8. <i>Cephalozia catenulata</i>			1	1		
9. <i>Cephalozia connivens</i>				1	1	
10. <i>Cephalozia lunulifolia</i>				1		
11. <i>Cephalozia pleniceps</i>			1	1	1	
12. <i>Cephaloziella rubella</i>				1	1	
13. <i>Chiloscyphus minor</i>				1		
14. <i>Chiloscyphus pallescens</i>			1	1		
15. <i>Chiloscyphus polyanthos</i>			1	1		
16. <i>Chiloscyphus profundus</i>			1	1	1	
17. <i>Crossocalyx hellerianus</i>			1	1		
18. <i>Frullania dilatata</i>		1	1			
19. <i>Geocalyx graveolens</i>			1	1	1	
20. <i>Jamesoniella autumnalis</i>			1	1		
21. <i>Lejeunea cavifolia</i>		1	1			
22. <i>Lepidozia reptans</i>			1	1	1	
23. <i>Liochlaena lanceolata</i>			1	1	1	
24. <i>Lophozia ascendens</i>			1			
25. <i>Lophozia longiflora</i>			1	1		
26. <i>Lophozia ventricosa</i>				1		
27. <i>Moerckia flotoviana</i>				1		
28. <i>Mylia anomala</i>				1		
29. <i>Nowellia curvifolia</i>			1	1		
30. <i>Odontoschisma denudatum</i>				1		



Продолжение таблицы 5.3

Вид	Стадии разложения древесины (Спирин, 2002)					
	0	1	2	3	4	5
31. <i>Plagiochila asplenioides</i>			1			
32. <i>Plagiochila porelloides</i>			1			
33. <i>Ptilidium pulcherrimum</i>			1	1	1	
34. <i>Radula complanata</i>		1	1	1		
35. <i>Riccardia latifrons</i>			1	1		
36. <i>Riccardia multifida</i>				1		
37. <i>Riccardia palmata</i>			1	1		
38. <i>Scapania irrigua</i>				1		
39. <i>Schistochilopsis incisa</i>			1	1		
40. <i>Solenostoma gracillimum</i>			1			
41. <i>Amblystegium juratzkanum</i>		1	1			
42. <i>Amblystegium serpens</i>		1	1			
43. <i>Anomodon longifolius</i>		1	1			
44. <i>Anomodon viticulosus</i>		1	1	1	1	
45. <i>Atrichum angustatum</i>				1	1	
46. <i>Aulacomnium androgynum</i>				1	1	
47. <i>Brachythecium velutinum</i>		1	1	1	1	
48. <i>Brachythecium campestre</i>						
49. <i>Brachythecium mildeanum</i>				1	1	
50. <i>Brachythecium rivulare</i>			1		1	
51. <i>Brachythecium rutabulum</i>			1	1		
52. <i>Brachythecium salebrosum</i>		1	1	1		
53. <i>Bryum bimum</i>					1	
54. <i>Bryum capillare</i>				1	1	
55. <i>Bryum moravicum</i>					1	
56. <i>Callicladium haldanianum</i>		1	1	1	1	
57. <i>Calliergonella cuspidata</i>			1		1	
58. <i>Calliergonella lindbergii</i>					1	
59. <i>Campyliadelphus chrysophyllus</i>		1	1	1		
60. <i>Campylidium sommerfeltii</i>		1	1	1	1	
61. <i>Campylium protensum</i>					1	
62. <i>Campylium stellatum</i>				1		
63. <i>Campylopus flexuosus</i>				1		
64. <i>Ceratodon purpureus</i>		1	1	1	1	
65. <i>Cirriphyllum piliferum</i>				1	1	
66. <i>Cratoneuron filicinum</i>				1	1	
67. <i>Dicranum flagellare</i>			1	1	1	
68. <i>Dicranum montanum</i>			1	1		
69. <i>Dicranum polysetum</i>				1	1	
70. <i>Dicranum scoparium</i>		1	1	1	1	
71. <i>Dicranum viride</i>			1	1		
72. <i>Drepanocladus aduncus</i>			1	1		
73. <i>Drepanocladus polygamus</i>				1		
74. <i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>		1	1			
75. <i>Eurhynchium angustirete</i>			1	1		

Окончание таблицы 5.3

Вид	Стадии разложения древесины (Спирин, 2002)					
	0	1	2	3	4	5
76. <i>Fissidens adianthoides</i>				1	1	
77. <i>Fissidens osmundoides</i>				1	1	
78. <i>Herzogiella seligeri</i>			1	1	1	
79. <i>Homalia trichomanoides</i>		1	1			
80. <i>Homomallium incurvatum</i>		1	1			
81. <i>Hygroamblystegium humile</i>				1	1	
82. <i>Hygroamblystegium varium</i>		1	1			
83. <i>Hylocomium splendens</i>			1	1	1	
84. <i>Hypnum curpessiforme</i>		1	1	1	1	
85. <i>Isothecium alopecuroides</i>		1	1			
86. <i>Kindbergia praelonga</i>			1			
87. <i>Leptobryum pyriforme</i>					1	
88. <i>Leptodictyum riparium</i>		1	1	1		
89. <i>Leucodon sciurooides</i>		1	1			
90. <i>Mnium stellare</i>				1	1	
91. <i>Oxyrrhynchium hians</i>			1	1	1	
92. <i>Plagiomnium affine</i>			1	1		
93. <i>Plagiomnium cuspidatum</i>		1	1	1	1	
94. <i>Plagiomnium rostratum</i>				1		
95. <i>Plagiothecium cavifolium</i>					1	
96. <i>Plagiothecium denticulatum</i>				1	1	
97. <i>Plagiothecium laetum</i>		1	1	1	1	
98. <i>Plagiothecium latebricola</i>					1	
99. <i>Plagiothecium nemorale</i>					1	
100. <i>Platygyrium repens</i>		1	1	1		
101. <i>Pleurozium schreberi</i>				1	1	
102. <i>Pohlia nutans</i>			1	1	1	
103. <i>Polytrichastrum formosum</i>				1	1	
104. <i>Pseudoleskeella nervosa</i>		1	1	1		
105. <i>Ptilium crista-castrensis</i>					1	
106. <i>Pylaisia polyantha</i>		1	1	1	1	
107. <i>Rhizomnium punctatum</i>			1	1	1	
108. <i>Sanionia uncinata</i>		1	1	1	1	
109. <i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>		1	1	1	1	
110. <i>Sciuro-hypnum reflexum</i>		1				
111. <i>Sciuro-hypnum starkei</i>			1			
112. <i>Serpoleskea subtilis</i>		1	1	1	1	
113. <i>Stereodon fertilis</i>			1	1		
114. <i>Stereodon pallescens</i>		1	1	1	1	
115. <i>Tetraphis pellucida</i>			1	1	1	
116. <i>Thuidium assimile</i>		1	1			
117. <i>Thuidium delicatulum</i>		1	1	1		
118. <i>Thuidium tamariscinum</i>		1	1	1		

**Гидроморфы.** В хвойных лесах по влажности среды среди мохообразных-эпиксиллов выделяются мезофиты – 63 вида (48,5%), в меньшей степени представлены гигромезофиты – 22 (16,9%), гиgroфиты – 15 (11,5%), ксеромезофиты – 13 (10,0%), мезогигрофиты – 10 (7,7%), гиgroгидрофиты – 4 (3,1%), мезоксерофиты – 3 (2,3%). Вообще отсутствуют среди мохообразных-эпиксиллов гидрофитные формы. Среди печёночников преобладают гигромезофиты – 16 видов (35,6%), за ними следуют мезофиты – 13 (28,9%), мезогигрофиты – 6 (13,3%), ксеромезофиты и гиgroфиты – по 4 (по 8,9%), мезоксерофиты – 2 (4,4%), гиgroгидрофиты не представлены. Среди мхов преобладают мезофиты – 50 (58,8%), им значительно уступают гиgroфиты – 11 (12,9%), ксеромезофиты – 9 (10,6%), гигромезофиты – 6 (7,1%), гиgroгидрофиты и мезогигрофиты – по 4 (по 4,7%), и тем более мезоксерофиты – 1 (1,2%).

По группам относительно влажности совокупно преобладают менее требовательные к этому фактору виды – ксеромезофиты, мезофиты и гигромезофиты, составляющие 77,7%. Мезогигрофитов, гиgroфитов и гиgroгидрофитов совместно лишь 22,3%, что связано с невысокой или умеренной влагообеспеченностью субстрата.

В сосновых лесах среди мохообразных-эпиксиллов спектр гидроморф сходен с таким в хвойных лесах в целом: половина видового состава – мезофиты – 52 вида (50,0%), в меньшей степени представлены гигромезофиты – 17 (16,3%), гиgroфиты – 12 (11,5%), ксеромезофиты – 9 (8,7%), мезогигрофиты – 8 (7,7%), гиgroгидрофиты – 4 (3,8%), мезоксерофиты – 2 (1,9%). Среди печёночников преобладают гигромезофиты (35,5%), за ними следуют мезофиты (29,0%), мезогигрофиты (16,1%), гиgroфиты (9,7%), ксеромезофиты (6,5%), мезоксерофиты (3,2%). Среди мхов преобладают мезофиты (58,9%), им значительно уступают гигромезофиты (16,3%), гиgroфиты (11,5%), ксеромезофиты (8,7%), мезогигрофиты (7,7%), гиgroгидрофиты (3,8%), мезоксерофиты (1,9%).

По группам гидроморф менее требовательные к влажности виды (ксеромезофиты, мезофиты и гигромезофиты) преобладают – 76,9%, тогда как мезогигрофитов, гиgroфитов и гиgroгидрофитов совместно – 23,1%.

В еловых лесах среди мохообразных-эпиксиллов спектр гидроморф таков: несколько более половины видового состава – мезофиты – 59 видов (49,2%), в меньшей степени представлены гигромезофиты – 19 (15,8%), гиgroфиты и ксеромезофиты – по 13 (по 10,8%), мезогигрофиты – 9 (7,5%), гиgroгидрофиты – 4 (3,3%), мезоксерофиты – 3 (2,5%). Среди печёночников преобладают гигромезофиты (35,7%) и мезофиты (26,2%), за ними следуют мезогигрофиты (14,3%), гиgroфиты и ксеромезофиты (9,5%), мезоксерофиты (4,8%). Среди мхов спектр гидроморф несколько отличается от спектра сосновых и в целом хвойных лесов, преобладают мезофиты (61,5%), за ними следуют ксеромезофиты и гиgroфиты (по 11,5%), гигромезофиты и гиgroгидрофиты (по 5,1%), мезогигрофиты (3,8%), мезоксерофиты (1,3%).

По группам менее требовательные к влажности ксеромезофиты, мезофиты и гигромезофиты составляют 78,3%, тогда как мезогигрофитов, гиgroфитов и гиgroгидрофитов совместно – 21,7%.

При сравнении сосновых и еловых лесов по эпиксильной фракции бриокомпонента относительно гидроморф проявляется сходство в их спектрах при определенных различиях их таксономического состава.

**Трофоморфы.** В хвойных лесах по отношению к трофности из мохообразных-эпиксиллов доминируют мезотрофы – 53 (46,1%) и мезоэвтрофы – 38 (33,0%), в меньшей степени представлены эвтрофы – 14 (12,2%), олигомезотрофы – 8 (7,0%), эвмезотрофы – 2 (1,7%). Олиготрофы отсутствуют. Отдельно печёночники на 2/3 – мезотрофы – 25 видов (67,6%), также имеются мезоэвтрофы – 5 (13,5%), олигомезотрофы и эвтрофы – по 3 (по 8,1%), эвмезотрофы – 1 (1,3%). Среди мхов мезоэвтрофов – 33 вида (42,3%) и мезотрофы – 28 (35,9%), в меньшей степени представлены эвтрофы – 11 (14,1%), олигомезотрофы – 5 (6,4%), эвмезотрофов – лишь 1 (1,3%).

Мезотрофы и эвмезотрофы (47,8%), а также мезоэвтрофы и эвтрофы (45,2%) по группам составляют каждая около половину видов бриофитов. Группа олигомезотрофов и олиготрофов представлена наименее (7,0%). Среди мохообразных-эпиксиллов хвойных лесов отсутствуют олиготрофы – мохообразные бедных элементами питания субстратов, так как гниющая древесина является более благоприятным субстратом в отношении содержания элементов питания и влажности.

В сосновых лесах среди трофоморф мохообразных-эпиксиллов выделяются мезотрофы – 45 (47,9%) и мезоэвтрофы – 31 (33,0%), в меньшей степени представлены эвтрофы – 9 (9,6%), олигомезотрофы – 7 (7,4%), эвмезотрофы – 2 (2,1%). Отдельно среди печёночников значительно преобладают мезотрофы (71,4%), намного им уступают мезоэвтрофы (14,3%), олигомезотрофы (7,1%), эвтрофы и эвмезотрофы (по 3,6%). Среди мхов преобладают мезоэвтрофы (40,9%) и мезотрофы (37,9%), в меньшей степени представлены эвтрофы (12,1%), олигомезотрофы (7,6%), эвмезотрофы (1,5%).

Группа мезотрофов и эвмезотрофов составляет половину бриоразнообразия эпиксиллов сосновых лесов, а также немногим менее половины видов составляет группа мезоэвтрофов и эвтрофов (42,6%), а олигомезотрофов 7,4%.

В еловых лесах среди трофоморф мохообразных-эпиксиллов выделяются мезотрофы – 49 (46,7%) и мезоэвтрофы – 35 (33,3%), значительно меньше эвтрофов – 12 (11,4%), олигомезотрофов – 7 (6,7%), эвмезотрофов – 2 (1,9%). Отдельно среди печёночников 2/3 видов – мезотрофы (67,6%), им значительно уступают мезоэвтрофы (14,7%), эвтрофы (8,8%), олигомезотрофы (5,9%), эвмезотрофы (2,9%). Среди мхов преобладают мезоэвтрофы (42,3%) и мезотрофы (36,6%), меньше эвтрофов (12,7%), олигомезотрофов (7,0%), эвмезотрофов (1,4%).

Группы мезотрофов и эвмезотрофов (48,6%), а также мезоэвтрофов и эвтрофов (44,8%) составляют каждая почти половину видов бриофитов. Наименее представлена группа олигомезотрофов и олиготрофов (6,7%), что объясняется повышенным уровнем трофности субстрата.

При сравнении сосновых и еловых лесов по эпиксильному бриокомпоненту относительно трофоморф проявляется сходство в их спектрах при определенных различиях их таксономического состава.

**Географическая структура.** Географический анализ мохообразных-эпиксиллов *хвойных сообществ* показал, что в геоструктуре преобладают виды групп бореальных (43,0%) и неморальных (34,4%) геоэлементов. Это – бореальные – 54 вида (42,2%) и субаркто-бореальный – 1 (0,8%); неморальные – 26 (20,3%), бореально-неморальные – 16 (12,5%), средиземноморско-неморальные – 2 (1,6%). Достаточно широко представлена группа бриофитов горного генезиса – 23 вида (18,0%). Это неморально-монтанные – 12 видов (9,4%), бореально-монтанные – 7 (5,5%), бореально-неморально-монтанные – 2 (1,6%), субаркто-монтанный и субаркто-бореально-монтанный – по 1 (по 0,8%). Во флоре мохообразных-эпиксиллов хвойных лесов отмечены также субарктические – 2 вида (1,6%) и аридный – 1 (0,8%), а также группа космополитов – 3 (2,3%).

*В сосновых лесах* географическая структура мохообразных-эпиксиллов такова: преобладают виды групп бореальных – в целом 46 (43,8%) и неморальных – 38 (36,2%) геоэлементов, что сходно с показателями хвойных лесов в целом. В группе бриофитов горного генезиса – здесь 15 видов (14,3%). Отмечены кроме того субарктические – 2 вида (1,9%) и аридный – 1 (1,0%), а также группа космополитов – 3 (2,9%).

*В еловых лесах* географическая структура мохообразных-эпиксиллов такова: преобладают виды групп бореальных – 51 (43,2%) и неморальных – 40 (33,9%) геоэлементов, что сходно с показателями сосновых лесов. Достаточно широко представлена группа бриофитов горного генезиса – 23 вида (19,5%), заметно превосходя такую сосняков. Единичны виды субарктического и аридного геоэлементов (по 0,8%), и группа космополитов – 2 (1,7%).

Эпиксильные мохообразные – неотъемлемый компонент биоразнообразия хвойных лесов, их исторически сложившихся группировок, входящих в систему ландшафтов природного комплекса Беларуси. Из состава хвойных лесов мохообразные предпочтительно поселяются на гниющем колоднике в еловых сообществах в связи с тем, что ель избирает места с более влагообеспеченным режимом, и отличаются от сосновых большей тенистостью, что в известной мере благоприятно в связи с довольно стабильным режимом относительной влажности воздуха для ряда мхов и тем более печёночников, способных произрастать на данном субстрате. В составе мохообразных-эпиксиллов хвойных лесов к облигатным относятся только мелкие печёночники. Экологическая роль мохообразных, приуроченных к гниющему колоднику, заключается в том, что они, зачастую покрывая его почти сплошным ковром, препятствуют испарению влаги из этого субстрата и тем самым способствуют активной жизнедеятельности микроорганизмов, разлагающих древесину. Бриофиты, образуя гниющий колодник, создают благоприятные условия для прохождения циклов развития различных мелких представителей фаунистического комплекса.

### 5.4.3 Эпифиты

При рассмотрении формирования эпифитного компонента бриофлор следует уделить особое внимание такому узловому экотопу (Бардунов, 1961), как комель ствола деревьев. Именно в условиях этого экотопа сосредоточено наибольшее число видов мохообразных, встречающихся на коре деревьев. Здесь обычно кора более нарушенная, трещиноватая, с гумусом в трещинах, где также более задерживается влага и лесной опад. Полагаем, что данный тип экотопов исторически явился той зоной, которая способствовала переходу эпигейдных бриофитов к эпифитному образу жизни путем адаптации к произрастанию на коре деревьев. Определяющую роль в формировании эпифитного компонента могло сыграть конкурентное давление напочвенных сосудистых растений и обильный лиственный опад. Из лесных сообществ для возникновения эпифитного компонента по экологическим условиям наименее подходят хвойные леса. Этому не способствовали по своим свойствам их опад и физико-химические характеристики коры хвойных деревьев, затрудняющие поселение на ней эпигейдных мохообразных. По этим причинам в хвойных лесах мохообразные в основном не могли подняться выше комля ствола, но и здесь их видовой состав не богат.

Круг возможных претендентов на эпифитный образ жизни ограничивало и значительное подкисление хвойными деревьями и их опадом почвенной среды. Для перехода к эпифитизму недостаточным было и конкурентное давление сосудистых растений на почве до тех пор, пока не произошла широкая экспансия в хвойные леса покрытосеменных растений.

**Таксономическая структура.** В хвойных лесах на стволах и ветвях, а также комлях стволов деревьев и выступающих из почвы корнях отмечено 99 видов мохообразных из 66 родов, 40 семейств, 9 порядков, 3 классов, 2 отделов. В их числе 20 видов из 16 родов, 14 семейств, 4 порядков класса *Jungermanniopsida* отдела *Marchantiophyta* и 79 видов из 50 родов, 26 семейств, 5 порядков, 1 класса *Bryopsida* отдела *Bryophyta*.

По морфотипу гаметофора почти все эти печёночники – листостебельные и только один вид слоевищный (*Metzgeria furcata*). Среди мхов, как известно, слоевищные формы отсутствуют.

Из родов по числу видов можно выделить *Brachythecium*, *Plagiothecium* (по 5 видов), *Bryum*, *Dicranum*, *Orthotrichum* (по 4), *Chiloscyphus* (3 вида); из семейств – *Brachytheciaceae* (16 видов), *Plagiotheciaceae*, *Thuidiaceae* (по 6), *Amblystegiaceae*, *Bryaceae*, *Orthotrichaceae*, *Pylaisiaceae* (по 5), *Dicranaceae* (4), *Anomodontaceae*, *Mniaceae*, а также *Lophocoleaceae* и *Cephaloziaceae* (по 3).

В сосняках представлено 77 видов эпифитной экологии из 52 родов, 35 семейств, 8 порядков, 2 классов, 2 отделов, из них печёночников – 14 видов из 11 родов, 11 семейств, 3 порядков, мхов – 63 вида из 41 рода, 24 семейств, 5 порядков. Из родов по числу видов выделяются почти те же роды, что и в составе хвойных лесов в

целом: *Brachythecium*, *Plagiothecium* (по 5 видов), *Dicranum*, *Orthotrichum* (по 4), *Chiloscyphus* (3 вида); также обстоит дело и с семействами – *Brachytheciaceae* (14 видов), *Plagiotheciaceae* (6), *Amblystegiaceae*, *Thuidiaceae* (по 5), *Dicranaceae*, *Orthotrichaceae*, *Pylaisiaceae* (по 4), *Bryaceae*, *Mniaceae*, *Lophocoleaceae* (по 3).

В ельниках на коре деревьев представлено 93 вида из 64 родов, 38 семейств, 9 порядков, 2 классов, 2 отделов, из них печёночников – 19 видов из 15 родов, 13 семейств, 4 порядков, мхов – 74 вида из 49 родов, 25 семейств, 5 порядков. Из родов по числу видов более представительны *Brachythecium*, *Plagiothecium* (по 5 видов), *Dicranum* (4), а также *Bryum* и *Chiloscyphus* (по 3 вида); из семейств – *Brachytheciaceae* (16 видов), *Plagiotheciaceae*, *Thuidiaceae* (по 6), *Amblystegiaceae*, *Pylaisiaceae* (по 5), *Bryaceae*, *Dicranaceae* (по 4), *Anomodontaceae*, *Mniaceae*, *Orthotrichaceae*, *Lophocoleaceae* и *Cephaloziaceae* (по 3). Здесь тоже проявляется значительное сходство с сосняками.

**Анализ жизненных стратегий** бриоэпифитов и связанных с ними биоморф в хвойных лесах выявил преобладание бриопатиентов экотопических – 76 видов (60,3%), среди которых наиболее представительны бриофиты с формой роста плоский ковёр (около 61% от бриопатиентов экотопических), встречаются также – подушка, подушковидная и настоящая дерновина, вертикально-ветвистый и талломный ковры, разветвленно-ветвистое и настоящее сплетения и др. В меньшей степени среди мохообразных-эпифитов распространены бриопатиенты ценотические – 46 видов (36,5%), относящихся к таким формам роста, как настоящая дерновина, перистоветвистое и разветвленно-ветвистое сплетения, плоский ковёр, дендроидная форма, в меньшей степени вертикально-ветвистый ковёр, подушковидная дерновина и подушка. Менее всего бриоэкссплерентов и бриовиолентов – по 2 вида (по 1,6%), представленных такими формами роста, как разветвленно-ветвистое сплетение, плоский ковёр и настоящая дерновина. Совсем не представлены среди эпифитов бриопатиенты гидрофитные.

Что касается жизненных стратегий печёночников и мхов по отдельности, то у них наиболее представительны бриопатиенты экотопические (у печёночников – 57,7%, у мхов – 61,0%), значительно превосходящие числом бриопатиенты ценотические (у печёночников – 38,5%, у мхов – 36,0%) наименее представлены бриоэкссплеренты (у печёночников – 3,8%, у мхов – 1,0%) и бриовиоленты (у печёночников не представлены, у мхов – 2,0%).

В сосновых лесах по жизненным стратегиям среди бриоэпифитов также преобладают бриопатиенты экотопические (58,0%), им уступают бриопатиенты ценотические (38,0%), наименее представлены бриоэкссплеренты и бриовиоленты (по 2,0%). Отдельно у печёночников и мхов эта тенденция повторяется: бриопатиентов экотопических у печёночников – 61,1%, у мхов – 57,3%, ценотических у печёночников – 33,3%, у мхов – 39,0%, бриоэкссплерентов у печёночников – 5,6%, у мхов – 1,2%, бриовиолентов у мхов – 2,4%.

В еловых лесах по жизненным стратегиям среди бриоэпифитов доля бриопатиентов экотопических несколько выше, чем в сосняках (61,3%), а у бриопатиентов це-

нотических – такая же (38,0%), наименее представлены бриовиоленты (по 1,7%), а бриоэксперенты отсутствуют. Отдельно у печёночников и мхов тенденция повторяется: бриопациенты экотопические – у печёночников – 60,0%, у мхов – 61,7%, бриопациенты ценотические – у печёночников – 40,0%, у мхов – 36,2% и бриовиоленты – у мхов – 2,1%.

**Биоморфы, или формы роста.** В хвойных лесах анализ бриоэпифитов по биоморфам выявил преобладание такой жизненной формы, как плоский ковёр – 56 видов (50,0%), значительно менее представительна настоящая дерновина – 20 видов (17,9%). У меньшего числа видов имеются подушковидная дерновина – 9 (8%), перисто-ветвистое сплетение – 7 (7,6%), вертикально-ветвистый ковёр – 6 (5,4%), подушка – 5 (4,5%), разветвленно-ветвистое сплетение – 4 (3,6%), дендроидная форма – 3 (2,7%). Талломный ковёр представлен у печёночника *Metzgeria furcata*. Среди бриоэпифитов отсутствуют такие формы роста, как дерновидная подушка, мутовчато-ветвистая дерновина, слабоветвистое и гидрофитное сплетения.

У эпифитных печёночников и мхов проявляется своя специфика, связанная с их организацией и физиологией. У печёночников – только 3 формы роста: плоский ковёр – 17 видов (77,3%), настоящая дерновина – 3 (13,6%) и талломный ковёр – 2 (9,1%). У мхов же представлены эти (кроме талломного ковра) и все остальные формы роста. Распределение форм роста эпифитных мхов приблизительно совпадает с таковым у бриоэпифитов в целом: плоский ковёр – 39 (43,3%), настоящая дерновина – 17 (18,9%), подушковидная дерновина – 9 (10,0%), перисто-ветвистое сплетение – 7 видов (7,8%), вертикально-ветвистый ковёр – 6 (6,7%), подушка – 5 (5,6%), разветвленно-ветвистое сплетение – 4 (4,4%), дендроидная форма – 3 (3,3%).

В сосновых лесах по видовой представленности заметно выделяется плоский ковёр – 44 вида (50,6%), которому значительно уступает настоящая дерновина – 14 (16,1%) и в ещё большей степени – остальные биоморфы: подушковидная дерновина – 7 видов (8,0%), перисто-ветвистое сплетение и вертикально-ветвистый ковёр – по 6 (6,9%), подушка 4 (4,6%), разветвленно-ветвистое сплетение и дендроидная форма – 3 (3,4%). Талломный ковёр отсутствует. Отдельно печёночники представлены плоским ковром – 14 видов (93,3%), настоящей дерновиной – 1 (6,7%), а мхи – плоским ковром (41,7%), настоящей (18,1%) и подушковидной дерновинами (9,7%), перисто-ветвистым сплетением и вертикально-ветвистым ковром (по 8,3%), подушкой (5,6%), разветвленно-ветвистым сплетением и дендроидной формой (по 4,2%).

В еловых лесах спектр биоморф таков: плоский ковёр – 55 видов (51,9%), настоящая дерновина – 18 (17,0%), подушковидная дерновина – 8 (7,5%), перисто-ветвистое сплетение – 7 (6,6%), вертикально-ветвистый ковёр – 6 (5,7%), разветвленно-ветвистое сплетение – 4 (3,8), подушка и дендроидная форма – 3 (2,8%), талломный ковёр – 1 (0,9%). Отдельно печёночники представлены плоским ковром (76,2%), настоящей дерновиной (14,3%), талломным ковром (9,5%), а мхи имеют следующий спектр биоморф: плоский ковёр (45,9%), настоящая дерновина (17,6%), подушковидная дерновина (9,4%), перисто-ветвистое сплетение (8,2%), вертикально-ветвистый ковёр (7,1%), разветвленно-ветвистое сплетение (4,7%), подушка и дендроидная



форма (по 3,5%).

Спектры биоморф эпифитов (как мхов, так и печеночников) в сосняках и ельниках сходны, что связано с преимущественной приуроченностью бриоэпифитов лесов обеих формаций к листовенным породам как к более благоприятному субстрату.

**Экоморфы.** Что касается распределения бриофитов в качестве эпифитов относительно морфоструктур древесных растений, то на стволах отмечено 26 видов (14,9%), а при основании стволов – почти все бриофиты, произрастающие на коре, тогда как на корнях – более 40 видов.

Определяющее значение для поселения на коре мохообразных имеют физико-химические свойства субстрата, изменяющиеся с возрастом древесных растений, и характер микроклимата, а также характер крон, взаимное расположение деревьев и кустарников с соответствующими свойствами коры как субстрата для поселения мохообразных. Свойства коры хвойных деревьев, как уже выше отмечено, неблагоприятны для эпифитных мохообразных, причем сосны еще более, чем ели. Лиственные деревья существенно различны в качестве субстрата для бриофитов. Наименее для них подходит кора ольхи черной (*Alnus glutinosa*) и берез (*Betula spp.*). Легче осваиваются бриофитами кора осины (*Populus tremula*), ольхи серой (*Alnus incana*) и др.

Кора широколиственных деревьев более или менее благоприятна для освоения бриофитами, хотя, по крайней мере, физические свойства коры у разных видов широколиственных деревьев существенно различны. Кора дуба (*Quercus robur* и др.) и граба (*Carpinus betulus*) из-за своей плотности и твердости слабо влагоемкая, и поэтому на ней до определенного возраста данных пород деревьев поселяется ограниченное число видов мохообразных с пластичной экологией. Только на коре высоковозрастных деревьев дуба, граба и при влажном микроклимате в лесу мохообразные эпифиты обретают лучшие условия произрастания (Рыковский, 1980). Более отвечают требованиям эпифитных бриофитов кора ясеня (*Fraxinus excelsior*), клена (*Acer platanoides*), липы (*Tilia cordata*) и вязов (*Ulmus spp.*). Их кора достаточно влагопроницаемая, на ней легче закрепляются многие мохообразные, в том числе и крупные формы. Данные виды деревьев в наибольшей мере наследуют эпифитный компонент поздней третичной бриофлоры, хотя и носящий реэвакуационный в умеренных широтах Голарктики характер. Именно на этих деревьях чаще всего встречаются собственно эпифитные (настоящие) бриофиты, т.е. в основном или почти исключительно ведущие эпифитный образ жизни. К ним следует отнести 22 вида, из которых 4 – печеночники и 18 – бриевые мхи. Это представители родов *Orthotrichum*, *Ulota*, *Anotodon*, *Neckera*, *Frullania* и др. Однако на коре древесных растений наиболее распространены бриофиты с широкой экологической амплитудой – *Hypnum cupressiforme*, *Pylaisia polyatha*, *Dicranum montanum*, *Plagiomnium cuspidatum* и др.

Собственно эпифиты среди мохообразных наиболее пышно развиваются в лесных сообществах Беловежской пуши, находящейся на крайнем западе Беларуси, в связи с широкой представленностью здесь высоковозрастных широколиственных деревьев и наиболее благоприятными климатическими условиями на территории Беларуси (по уровню влажности и тепловому режиму). Вместе с тем этот лесной мас-

сив примерно расчленяется государственной границей с Польшей на западную неморальную и восточную бореальную части, что существенно отражается на видовом составе неморального элемента бриофлоры.

**Гидроморфы.** Для бриофитов важнейшую роль, как уже отмечалось ранее, играет степень влагообеспеченности мест произрастания, что связано с особенностями их структурно-функциональной организации. Ведя эпифитный образ жизни, бриофиты в умеренных широтах зачастую испытывают недостаток во влагообеспеченности. Это отражается на спектре их гидроморф.

*В хвойных лесах* виды с высокой требовательностью к степени увлажнения составляют 0,9%, а с повышенной требовательностью к влаге – 9,0%, тогда как доля обеих этих групп экморф в составе всей эпифитной бриофлоры Беларуси достигает 5,3%. Видов с более или менее ксероморфной организацией в составе эпифитов хвойных лесов несколько меньше (20,4%) по сравнению со структурой эпифитной бриофлоры Беларуси в целом (23,3%). Невелико различие в доле видов мезофитной ориентации среди бриоэпифитной фракции хвойных лесов (69,4%) и всей эпифитной бриофлоры республики (71,4%). Спектр гидроморф бриофитов хвойных лесов Беларуси таков: мезофиты – 60 видов (55,6%), ксеромезофиты – 19 (17,6%), гигромезофиты – 15 (13,9%), мезогигрофиты и гигрофиты – по 5 (49%), мезоксерофиты – 3 (2,8%), гигрогидрофиты – 1 (09%), гидрофиты отсутствуют. Доли гидроморф отдельно у эпифитных печёночников и мхов соответственно: мезоксерофиты – 8,3% и 1,2%, ксеромезофиты – 16,7% и 17,9%, мезофиты – 37,5% и 60,7%, гигромезофиты – 25,0% и 10,7%, мезогигрофиты – 12,5% и 2,4%, гигрофиты – 0% и 6,0%, гигрогидрофиты – 0% и 1,2%.

*В сосновых лесах* виды бриофитов, поселяющихся на коре древесных растений, с высокой требовательностью к степени увлажнения составляют 1,2%, а с повышенной требовательностью к влаге – 10,8%, с более или менее ксероморфной организацией – 17,9%, мезофитной ориентации – 70,2%. Спектр гидроморф таков: мезофиты – 48 видов (57,1%), ксеромезофиты – 13 (15,5%), гигромезофиты – 11 (13,1%), мезогигрофиты – 5 (6,0%), гигрофиты – 4 (4,8%), мезоксерофиты – 2 (2,4%), гигрогидрофиты – 1 (1,2%). Доли гидроморф отдельно у печёночников и мхов соответственно: мезоксерофиты – 6,3% и 1,5%, ксеромезофиты – 12,5% и 16,2%, мезофиты – 43,8% и 60,3%, гигромезофиты – 18,8% и 11,8%, мезогигрофиты – 18,8% и 2,9%, гигрофиты – 0% и 5,9%, гигрогидрофиты – 0% и 1,5%.

*В еловых лесах* виды с высокой требовательностью к степени увлажнения составляют 1,0%, а с повышенной требовательностью к влаге – 8,8%, с более или менее ксероморфной организацией – 21,6%, мезофитной ориентации – 68,6%. Спектр гидроморф: мезофиты – 56 видов (54,9%), ксеромезофиты – 19 (18,6%), гигромезофиты – 14 (13,7%), мезогигрофиты – 5 (4,9%), гигрофиты – 4 (3,9%), мезоксерофиты – 3 (2,9%), гигрогидрофиты – 1 (1,0%). Доли гидроморф отдельно у печёночников и мхов соответственно: мезоксерофиты – 8,7% и 1,3%, ксеромезофиты – 17,4% и 19,0%, мезофиты – 34,8% и 60,8%, гигромезофиты – 26,1% и 10,1%, мезогигрофиты – 13,0% и 2,5%, гигрофиты – 0% и 5,1%, гигрогидрофиты – 0% и 1,3%.

**Трофоморфы.** В хвойных лесах меньший контраст проявляется относительно трофоморф эпифитов, чем гидроморф. Слабее всего среди эпифитов представлена группа олигомезотрофных видов (8,4%), олиготрофы отсутствуют, тогда как в составе эпифитной бриофлоры страны их доля 6,4%. Малое или незначительное различие в доле среди эпифитов хвойных лесов и Беларуси в целом группы эвтрофные плюс мезоэвтрофные виды (соответственно 50,5% и 52,0%), а также группы мезотрофные плюс эвмезотрофные виды (соответственно 41,0% и 40,8%). При этом порядок расположения этих трех групп трофоморф одинаков по доле их участия в составе эпифитной фракции хвойных лесов и бриофлоры республики в целом. Спектр трофоморф бриоэпифитов хвойных лесов: мезоэвтрофы – 42 вида (44,2%), мезотрофы – 37 (38,9), олигомезотрофы – 8 (8,4), эвтрофы – 6 (6,3), эвмезотрофы – 2 (2,1). Доли трофоморф отдельно у печеночников и мхов соответственно: эвтрофы – 5,9% и 6,4%, мезоэвтрофы – 11,8% и 51,3%, эвмезотрофы – 0% и 2,6%, мезотрофы – 76,5% и 30,8%, олигомезотрофы – 5,9% и 9,0%. Наиболее значительные различия здесь по мезоэвтрофам (в пользу мхов) и по мезотрофам (в пользу печеночников).

В сосновых лесах среди эпифитов совместно эвтрофные и мезоэвтрофные виды составляют 48,7%, мезотрофные и эвмезотрофные – 43,4%, олигомезотрофные – 7,9%. Спектр трофоморф: мезоэвтрофы – 34 вида (44,7%), мезотрофы – 31 (40,8), олигомезотрофы – 6 (7,9), эвтрофы – 3 (3,9), эвмезотрофы – 2 (2,6). Доли трофоморф отдельно у печеночников и мхов соответственно: эвтрофы – 0% и 4,8%, мезоэвтрофы – 15,4% и 50,8%, эвмезотрофы – 0% и 3,2%, мезотрофы – 84,6% и 31,7%, олигомезотрофы – 0% и 9,5%. Различия здесь сходны с таковыми хвойных лесов в целом.

В еловых лесах среди эпифитов совместно эвтрофные и мезоэвтрофные виды составляют 50,6%, мезотрофные и эвмезотрофные – 40,4%, олигомезотрофные – 9,0%. Различие с сосновыми лесами в этом аспекте невелико. Спектр трофоморф: мезоэвтрофы – 39 видов (43,8%), мезотрофы – 34 (38,2), олигомезотрофы – 8 (9,0), эвтрофы – 6 (6,7), эвмезотрофы – 2 (2,2). Доли трофоморф отдельно у печеночников и мхов соответственно: эвтрофы – 6,3% и 6,8%, мезоэвтрофы – 12,5% и 50,7%, эвмезотрофы – 0% и 2,7%, мезотрофы – 75,0% и 30,1%, олигомезотрофы – 0% и 9,6%, что сходно с таковыми сосновых лесов.

Среди печеночников значительно преобладают мезотрофы, среди мхов – мезоэвтрофы, что связано с большей конкурентной способностью последних в сравнении с первыми в условиях произрастания на коре древесных растений.

Важным фактором для произрастания бриофитов на коре древесных растений являются ее физико-химические свойства на фоне определенного режима влажности. Трофность при этом не имеет определяющего значения.

**Географическая структура.** Географический анализ с уклоном во флорогенез по широтным элементам отражает некоторую особенность бриофитного компонента относительно данной региональной бриофлоры. Это проявляется в разнице долевого участия геоэлементов и их отдельных групп. В хвойных лесах среди эпифитов немного менее представительна группа элементов неморальной ориентации (47,5%) по сравнению со всей эпифитной бриофлорой Беларуси (51,7%). Доля представителей

бореального элемента несколько выше среди эпифитов хвойных лесов (38,4%) по сравнению с эпифитной бриофлорой республики (31,6%). Долевое участие группы элементов горного генезиса среди эпифитов в хвойных лесах несколько ниже (13,1%), нежели в эпифитном компоненте Беларуси в целом (15,9%). Космополиты представлены 1 видом. Спектр геоэлементов: бореальный – 38 видов (38,4%), неморальный – 32 (32,3%), бореально-неморальный – 13 (13,1%), неморально-монтанный – 7 (7,1%), бореально-монтанный – 4 (4,0%), средиземноморско-неморальный – 2 (2,0%), субаркто-монтанный, субаркто-бореально-монтанный и космополиты – по 1 виду (по 1,0%). Отсутствуют субарктический, субаркто-бореальный, аридный, субсредиземноморско-неморальный, бореально-неморально-монтанный, арктоальпийский геоэлементы. Комплекс видов неморальной ориентации заметно превосходит бореальный геоэлемент.

*В сосновых лесах* среди эпифитов в равной мере представлены группа элементов неморальной и бореальной ориентации (по 44,2%), присутствуют также группа элементов горного генезиса (10,4%) и космополиты (1,3%). Спектр геоэлементов: бореальный – 34 вида (44,2%), неморальный – 20 (26,0%), бореально-неморальный – 13 (16,9%), неморально-монтанный – 4 (5,2%), бореально-монтанный – 2 (2,6%), средиземноморско-неморальный, субаркто-монтанный, субаркто-бореально-монтанный и космополиты – по 1 (по 1,3%).

*В еловых лесах* среди эпифитов представлены группа элементов неморальной ориентации (47,3%), виды бореального элемента (37,6%), группа элементов горного генезиса (14,0%) и космополиты (1,1%). Спектр геоэлементов: бореальный – 35 видов (37,6%), неморальный – 29 (31,2%), бореально-неморальный – 13 (14,0%), неморально-монтанный – 7 (7,5%), бореально-монтанный – 4 (4,3%), средиземноморско-неморальный – 2 (2,2%), субаркто-монтанный, субаркто-бореально-монтанный и космополиты – по 1 (по 1,1%). Группа элементов неморальной ориентации превосходит бореальную. Это связано с тем, что эпифитная фракция бриокомпонента отражает более выраженную связь с третичной (миоценовой) бриофлорой.

#### 5.4.4 Эпилиты

Каменистый материал, который довольно обычен в хвойных лесах Беларуси на повышенных элементах рельефа (за исключением Полесья) не является их «генетическим» абиотическим компонентом. Однако, небольшие валуны, невысоко выступающие из почвы или с уплощенной поверхностью, со временем покрываются за счет лесного опада гумусом и тогда становятся обычными фрагментами в составе лесного экотопа, заселяясь типичными лесными бриофитами, как эпигеидами с широкой экологической амплитудой, так и мохообразными (чаще всего бриевыми мхами), обычно произрастающими на коре деревьев и гниющем валежнике. Чаще всего таким поселенцем из числа последних является экологически пластичный и поли-

морфный *Hypnum cupressiforme* – производный неморальной флоры.

**Таксономическая структура.** В хвойных лесах представлено 72 вида мохообразных, способных произрастать на камнях и бетонных сооружениях, из 49 родов, 25 семейств, 12 порядков, 3 классов, 2 отделов. Отдел печёночников (*Marchantiophyta*) представлен 2 видами (*Chiloscyphus profundus*, *Ptilidium pulcherrimum*) из 2 родов, 2 семейств, 2 порядков, 1 класса юнгерманиевые (*Jungermannioptida*). Из состава отдела мхов (*Bryophyta*) здесь 70 видов из 47 родов, 23 семейств, 10 порядков, 2 классов. В классе андреевых (*Andreaeopsida*) – 1 вид (*Andreaeae rupestris*), в классе бриевых (*Bryopsida*) – 69 видов из 46 родов, 22 семейств, 9 порядков. Наиболее представительные роды – *Bryum* (8 видов), *Brachythecium* (6), семейства – *Brachytheciaceae* (15 видов), *Bryaceae* (8), *Grimmiaceae* (5), *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, *Mniaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Thuidiaceae* (4).

В сосновых лесах на каменистом субстрате отмечено 64 вида мохообразных из 44 родов, 24 семейств, 12 порядков, 3 классов, 2 отделов. Печёночники представлены 2 видами (*Chiloscyphus profundus*, *Ptilidium pulcherrimum*). В составе отдела мхов (*Bryophyta*) – 62 вида из 42 родов, 22 семейств, 10 порядков, 2 классов. В классе андреевых (*Andreaeopsida*) – 1 вид (*Andreaeae rupestris*), в классе бриевых (*Bryopsida*) – 61 вид из 41 рода, 21 семейства, 9 порядков. Наиболее представительные роды – *Brachythecium* (6 видов), *Bryum* (5), семейства – *Brachytheciaceae* (13 видов), *Bryaceae*, *Grimmiaceae* (5), *Dicranaceae*, *Mniaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Thuidiaceae* (4).

В еловых лесах на каменистом субстрате встречается 59 видов мохообразных из 44 родов, 24 семейств, 10 порядков, 2 классов, 2 отделов. Отдел печёночников (*Marchantiophyta*) представлен 2 видами (*Chiloscyphus profundus*, *Ptilidium pulcherrimum*). Из состава отдела мхов (*Bryopsida*) – 57 видов из 42 родов, 22 семейств, 8 порядков, 1 класса бриевые (*Bryopsida*). Наиболее представительные роды – *Brachythecium* (5 видов), *Bryum* (5), семейства – *Brachytheciaceae* (13 видов), *Amblystegiaceae*, *Bryaceae*, *Plagiotheciaceae*, *Thuidiaceae* (по 4).

**Жизненные стратегии.** В хвойных лесах около половины мохообразных, способных произрастать на камнях и бетонных сооружениях, относятся к бриопациентам экотопическим (48,5%, в том числе и оба представителя отдела печёночников – *Chiloscyphus profundus*, *Ptilidium pulcherrimum*), немногим меньше – бриопациентов ценотических (44,4%, причем печёночник *Chiloscyphus profundus* может выступать и в роли бриопациента ценотического). Бриоэксплеренты (*Didymodon rigidulus*, *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*) и бриовиоленты (*Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) составляют соответственно 3% и 4% видового состава обитателей каменистого субстрата хвойных лесов.

Спектр эпилитных мохообразных сосняков относительно жизненных стратегий следующий: бриопациенты ценотические – 41 вид (46,6%) и экотопические – 40 (45,5%), бриоэксплеренты – 4 (4,5%) и бриовиоленты – 3 (3,4%); ельников – бриопациенты экотопические – 43 вида (50,6%) и ценотические – 37 (43,5%), бриовиоленты – 3 вида (3,5%), бриоэксплеренты – 2 вида (2,4%).

По спектру жизненных стратегий бриофиты-эпилиты сосновых и еловых лесов

сходны с таковыми мхов-эпилитов хвойных лесов в целом с небольшой разницей в долях участия, что объясняется длительной стабильностью каменистого субстрата во времени и при определенной зависимости его от условий окружающего лесного сообщества. Таковы – степень затенения и образования гумуса на поверхности камней.

**Формы роста.** В хвойных лесах у мохообразных, произрастающих на камнях не представлены такие формы роста, как мутовчато-ветвистая дерновина, талломный ковёр и слабоветвистое сплетение, известное у мохообразных других экотопов. Мохообразные-эпилиты хвойных лесов распределяются по формам роста следующим образом: настоящая дерновина – 28 видов (33,2%), плоский ковёр – 23 (27,4%), подушковидная дерновина – 10 (11,9%), перисто-ветвистое сплетение – 7 (8,3%), разветвленно-ветвистое сплетение, вертикально-ветвистый ковёр и дерновидная подушка – по 5 (по 6,0%), дендроидная форма – 3 (3,6%), подушка – 2 (2,4%), гидрофитное сплетение – 1 (1,2%), что связано с тем, что камни в хвойных лесах заселяют, наряду с собственно эпилитами, виды с широкой экологической амплитудой, чаще произрастающие на иных субстратах.

В сосновых лесах спектр форм роста эпилитных мохообразных сходный с таковым хвойных лесов в целом (с некоторой разницей в долях участия отдельных форм роста): настоящая дерновина – 23 вида (29,8%), плоский ковёр – 20 (26,0%), подушковидная дерновина – 8 (10,4%), перисто-ветвистое сплетение – 7 (9,1%), вертикально-ветвистый ковёр и дерновидная подушка – по 5 (6,5%), разветвленно-ветвистое сплетение и дендроидная форма – по 3 (по 3,9%), подушка – 2 (2,6%), гидрофитное сплетение – 1 (1,3%).

Еловые леса по спектру биоморф эпилитных бриофитов несколько отличаются от сосновых и хвойных лесов в целом: плоский ковёр – 21 вид (29,2%), настоящая дерновина – 19 (26,4%), перисто-ветвистое сплетение и подушковидная дерновина – по 7 (по 9,7%), разветвлено-ветвистое сплетение и вертикально-ветвистый ковёр – по 5 (по 6,9%), дерновидная подушка и дендроидная форма – по 3 (по 4,2%), подушка и гидрофитное сплетение – по 1 (по 1,4%).

**Экоморфы.** На естественном каменистом субстрате в хвойных лесах отмечено 48 видов мохообразных, из которых 2 – печёночники и 46 – мхи. В отличие от открытых экотопов в хвойных лесах складывается определенный более или менее устойчивый микроклимат с несколько повышенным уровнем влажности, а периодически опадающая хвоя не создает сплошного покрытия и не препятствует поселению мохообразных, в том числе и на каменистом субстрате. В южной части Беларуси (подзона широколиственно-сосновых лесов) каменистый материал естественного происхождения практически отсутствует, в том числе и в лесах, поскольку исторически осадочный чехол в Полесье сложен флювиогляциальными отложениями, лишенными в поверхностном слое каменистого материала. Лесные условия создают возможность поселения на камнях мохообразных различной экологии, способствуя занесению их почвой и впоследствии зарастанию. Из облигатных (по крайней мере, в Беларуси) эпилитов в этих лесах на силикатных валунах (поскольку выходящий на поверхность каменистый материал на территории Беларуси, принесенный четвер-

тичными покровными оледенениями со Скандинавии, почти исключительно силикатный) отмечено 9 видов – *Andreaeae rupestris*, *Bucklandiella heterosticha*, *Grimmia pulvinata*, *Grimmia muehlenbeckii*, *Hedwigia ciliata*, *Paraleucobryum longifolium*, *Schistidium apocarpum*, а на бетонных сооружениях (оборонительного характера и других) – *Encalypta streptocarpa*, *Tortella tortuosa*, *Bryum dichotomum*. Из настоящих эпифитов на камнях встречается 3 вида – *Homalothecium sericeum*, *Anomodon attenuatus*, *Dicranum viride*. Изредка на камнях поселяются в основном эпигейные мхи (11 видов) *Abietinella abietina*, *Brachythecium albicans*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium*, *Funaria hygrometrica*, *Niphotrichum canescens*, *Oxyrrhynchium speciosum*, *Polytrichum juniperinum*, *Syntrichia ruralis*, *Thuidium recognitum*. *Campyliadelphus chrysophyllus* встречается как на камнях, так и на гниющей древесине. Прочие виды – в более широком спектре субстратов. К эврифилам и близким к ним видам относятся – *Chiloscyphus profundus*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium campestre*, *Brachythecium rivulare*, *Brachythecium rutabulum*, *Brachythecium salebrosus*, *Bryum capillare*, *Ceratodon purpureus*, *Cirriphyllum piliferum*, *Dicranum montanum*, *Dicranum scoparium*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Eurhynchium angustirete*, *Fissidens adianthoides*, *Herzogiella seligeri*, *Hylocomium splendens*, *Hypnum cupressiforme*, *Leptobryum pyriforme*, *Leptodictyum riparium*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium cavifolium*, *Plagiothecium denticulatum*, *Plagiothecium latebricola*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Ptilium crista-castrensis*, *Pylaisia polyantha*, *Sanionia uncinata*, *Thuidium assimile*, *Thuidium delicatulum*.

Бриевые мхи на естественном каменистом субстрате в хвойных лесах представлены преимущественно плеврокарпными видами, но это преимущество над акрокарпными невелико (56,2%). На бетонных сооружениях I и II мировых войн в хвойных лесах отмечены *Brachythecium albicans*, *B. mildeanum*, *B. rivulare*, *B. rutabulum*, *B. salebrosus*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* и др. Только на искусственном скаловидном бетонном субстрате произрастают, в частности, *Encalypta streptocarpa*, *Brachythecium mildeanum*, *Bryum amblyodon*, *B. bimum*, *B. moravicum*, *B. pallens*, *B. dichotomum*, *Didymodon rigidulus*, *Mnium stellare* и др. Это в основном верхоплодные мхи. Однако данный субстрат в связи со своей карбонатностью не характерен для хвойных лесов в Беларуси, и поэтому отмеченные на нем мхи нами не анализируются.

**Гидроморфы.** В хвойных лесах относительно такого важного для мохообразных экологического показателя как степень увлажнения среды произрастания (каменистых местообитаний) представлены все гидроморфы: в наибольшей степени мезофиты – 31 вид (39,7%), в том числе печёночник *Chiloscyphus profundus*) и ксеромезофиты – 22 (28,2%), в их числе печёночник *Ptilidium pulcherrimum*), в наименьшей гигромезофиты – 8 (10,3%), мезоксерофиты – 6 (7,7%), гигрофиты – 5 (6,4%), гигрогидрофиты – 3 (3,8%), мезогигрофиты – 2 (2,6%) и гидрофиты – 1 (1,3%). Совместно ксеромезофитов и мезоксерофитов – 35,9%, мезофитов и гигромезофитов – 50,0%, гигрофитов и мезогигрофитов – 9,0%, гигрогидрофитов и гидрофитов – 5,1%. В со-

ставе бриофитов, произрастающих на каменистом субстрате, около 5/6 менее требовательных к степени влажности среды гидроморф (мезоксерофиты, ксеромезофиты, мезофиты, гигромезофиты – 85,9%) и около 1/6 более требовательных к этому фактору (мезогигрофиты, гигрофиты, гигрогидрофиты и гидрофиты – 14,1%).

*В сосновых лесах* спектр гидроморф эпилитных мохообразных сходный с таковым хвойных лесов в целом: мезофиты – 26 видов (38,3%) и ксеромезофиты – 20 (29,4%), гигромезофиты – 7 (10,3%), мезоксерофиты – 6 (8,8%), гигрофиты – 4 (5,9%), гигрогидрофиты – 3 (4,4%), мезогигрофиты – 2 (2,9%). Гидрофиты не представлены. По сходным гидроморфам распределение таково: ксеромезофитов и мезоксерофитов – 38,2%, мезомезофитов и гигромезофитов – 48,5%, гигрофитов и мезогигрофитов – 8,8%, гигрогидрофитов и гидрофитов – 4,4%.

*В еловых лесах* спектр гидроморф мохообразных-эпилитов несколько отличается от такового в сосновых и в целом хвойных лесах: мезофиты – 28 видов (43,1%), ксеромезофиты – 16 (24,6%), гигромезофиты – 7 (10,8%), гигрофиты – 5 (7,7%), мезоксерофиты и гигрогидрофиты – по 3 (4,6%), мезогигрофиты – 2 (3,1%), гидрофиты – 1 (1,5%). Совместно ксеромезофитов и мезоксерофитов – 29,2%, мезофитов и гигромезофитов – 53,9%, гигрофитов и мезогигрофитов – 10,8%, гигрогидрофитов и гидрофитов – 6,1%.

В сосновых лесах по сравнению с еловыми у бриэпилитов в спектре трофоморф наблюдается уменьшение доли видов с более влагообеспеченным режимом, что связано с менее влажным микроклиматом сосняков.

**Трофоморфы.** *В хвойных лесах* по отношению к трофности субстрата у мохообразных, способных произрастать на камнях и бетонных сооружениях, представлены все известные в составе бриофлоры Беларуси трофоморфы. Из них выделяются мезотрофы – 22 вида (32,8%) и мезоэвтрофы – 20 (29,9%), в меньшей степени представлены олигомезотрофы – 12 (17,9%), эвтрофы – 9 (13,4%), эвмезотрофы и олиготрофы – по 2 (3,0%). Если сгруппировать сходные трофоморфы, то к эвтрофам и мезоэвтрофам совместно относится почти половины рассматриваемого бриоразнообразия (43,3%), к эвмезотрофам и мезотрофам – 35,8%, олигомезотрофам и олиготрофам – 20,9%.

*В сосновых лесах* в спектр трофоморф мохообразных-эпигейдов распределяется следующим образом: мезотрофы – 19 (33,3%), мезоэвтрофы – 15 (26,3%), олигомезотрофы – 11 (19,3%), эвтрофы – 8 (14,0%), эвмезотрофы и олиготрофы – по 2 (3,5%). По сходным трофоморфам в сосняках к эвтрофам и мезоэвтрофам совместно относится несколько менее половины рассматриваемого бриоразнообразия (40,3% видов), эвмезотрофам и мезотрофам – 36,8%, олигомезотрофам и олиготрофам – 22,8% видов.

*В еловых лесах* по трофоморфам у эпилитных мохообразных преобладают мезотрофы и мезоэвтрофы – по 19 видов (по 33,9%), в меньшей степени представлены эвтрофы и олигомезотрофы – по 8 (по 14,3%), эвмезотрофы – 2 (3,6%). Олиготрофы отсутствуют. По сходным трофоморфам в ельниках, к эвтрофам и мезоэвтрофам совместно относится почти половина рассматриваемого бриоразнообразия (48,2% ви-



дов), эвмесотрофам и мезотрофам – 37,5%, олигомезотрофам и олиготрофам – 14,3% видов.

В сосновых лесах на каменистом субстрате несколько больше представлены бриофиты, приуроченные к бедным почвенным условиям, в отличие от ельников, где доля олигомезотрофов ниже, а олиготрофы не представлены вовсе, что коррелируется с более широкой амплитудой почвенных условий сосняков и связано с тем, что эпилиты в хвойных лесах в основном представлены эвритоппными бриофитами, являющимися, в том числе, и эпигеидами.

**Географическая структура.** В хвойных лесах почти половина мохообразных, способных произрастать на камнистых субстратах, представлены видами бореальной ориентации – 33 (44,6%), несколько выделяются неморальные – 12 (16,2%) и близкие к ним бореально-неморальные – 6 (8,1%) геоэлементы. Остальные геоэлементы менее представительны и среди них имеются, с одной стороны, единственный субаркто-бореальный вид (1,4%), а с другой – также единственный аридный (1,4%). К бриофитам горного генезиса здесь относится 15 видов (20,3%): бореально-монтанные – 7 (9,5%), субаркто-бореально-монтанные – 3 (4,1%), субаркто-монтанные и аркто-альпийские – по 2 (по 2,7%), неморально-монтанные – 1 (1,4%). Космополитов – 6 видов (8,1%). Не представлены на данных субстратах такие геоэлементы, как субарктический, средиземноморско-неморальный, субсредиземноморско-неморальный, бореально-неморально-монтанный.

В сосновых лесах основные геоэлементы мохообразных-эпилитов – бореальный – 29 (45,3%), неморальный – 8 (12,5%) и близкими к ним бореально-неморальный – 6 (9,4%). К субаркто-бореальному и аридному геоэлементам относится – по 1 виду (по 1,6%). Видов горного генезиса – 13 (20,3%), космополитов – 6 (9,4%).

В еловых лесах к основным геоэлементам мохообразных-эпилитов относятся бореальный – 29 видов (47,5%), неморальный – 11 (18,0%) и близкие к ним бореально-неморальный – 6 (9,8%) геоэлементы. Представлен также один субаркто-бореальный вид (1,6%). Видов горного генезиса – 11 (18,0%), космополитов – 3 (4,9%). В отличие от сосновых лесов в ельниках на данных субстратах отсутствуют представители аридного геоэлемента. Исходя из географической структуры эпилитного компонента сосновые леса – более открытые экосистемы для видов с широким экологическим диапазоном в сравнении с еловыми, о чем свидетельствует повышенное количество космополитов и наличие аридного геоэлемента.

Территория Беларуси в ее северной и средней частях, как известно, характеризуется обильной россыпью силикатного валунного материала ледникового происхождения, выступающего на дневную поверхность. Это особенно присуще лесным ценозам, распространенным на песчаной, а также на кислой почве различного гранулометрического состава. Данный субстрат в лесных ценозах в отношении зарастания бриофитами не следует абсолютно игнорировать, поскольку он имеет свои экологические особенности, в том числе микроклиматические, включающие преобладание среди эпилитов видов, выносящих затенение, в отличие от эпилитов открытых мест

обитания. Соответственно данная группа бриофитов указывает на границы нормы реакции данных стенотопных видов. Это должно быть учтено при экосистемном подходе. Иначе специфика мохообразных хвойных лесов Беларуси и их субстратное распределение будут учтены не в полной мере. Антропогенные сооружения в лесных сообществах также должны приниматься во внимание как места произрастания бриофитов, поскольку здесь проявляется действие микроклимата, обусловленного данным лесным сообществом.

Анализ субстратной приуроченности бриофитов хвойных лесов показал наибольшее соответствие экологическим условиям данных лесов групп эпигейдов и эпиксиллов. Виды мохообразных, являющиеся облигатными эпифитами и эпилитами слабо отражают специфику экологических условий хвойных лесов.

### **5.5 Лесотипологические особенности бриокомпонента**

Мохообразные в связи с особенностями своей организации больше, чем сосудистые растения, чувствительны к воздействию факторов экзогенной среды. Поэтому более отзывчивые виды из мохообразных на данные воздействия могут служить комплексными индикаторами экологических условий и их изменений. С помощью оценки состояния популяций данной группы эмбриофитов возможен долговременный мониторинг экологических систем в ходе сукцессионного процесса, превосходящий эффективность мониторинга на основе индикационных свойств сосудистых растений. Это связано со способностью мохообразных произрастать на различных субстратах, и к тому же у многих их представителей ярко выражены пионерные свойства. Мохообразные характеризуются такой спецификой реакции во взаимодействии с внешней средой, которой не обладают лишайники, также используемые как индикаторы факторов экзогенной среды.

Исследования, проведенные в Северной Америке, Центральной Европе и Скандинавии показали, что существует положительная взаимосвязь между высоким разнообразием бриофитов и крупными участками не нарушенных старовозрастных лесов, поскольку отдельные виды мохообразных имеют длительный цикл развития или зависят от специфических местообитаний и микроклимата, представленных только в таких лесах (Crites, Dale, 1995; Edwards, 1986; Vellak, Paal, 1999). Значительное количество редких видов мохообразных обнаруживается именно в старовозрастных лесных сообществах. Признанными индикаторами старовозрастных лесов считаются печеночники и особенно редкие эпиксиллы, распространение которых связано с наличием гнилой древесины различных степеней разложения и с размером участка леса. Сукцессии эпиксильной фракции бриокомпонента должны проходить непрерывно. Нарушение этого процесса, вероятно, и является основной причиной обедненности бриокомпонента современного лесного фонда Беларуси.

Одним из факторов, влияющих на разнообразие бриофитов, являются такие

нарушения лесных экосистем, как рубки (особенно сплошные), пожары и др. Это отражается на структуре растительности и ее видовом составе, снижая возраст древостоя, изменяя его состав и количество пригодных для бриофитов эконош. Нарушенные участки характеризуются наличием в основном эвритопных видов, имеющих широкое распространение на территории Беларуси, прежде всего пионерной экологии. Редкие виды в связи с их стенопотностью здесь отсутствуют. Сплошные вырубki древостоя и связанные с этим последующие микроклиматические изменения положительно влияют на развитие мохового покрова в формирующихся монодоминантных сообществах (в сосняках – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, в ельниках – *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*). Однако наряду с формированием моно- или олигодоминантных бриогруппировок на почве общее бриоразнообразие сокращается с исчезновением ряда прежних эконош (Абрамова, 1995; Гордеева и др., 1990).

Мохообразные играют ведущую роль на начальных стадиях колонизации сильно нарушенных экосистем, что связано с обильным их спороношением. Скорость, с которой происходит заселение нарушенных участков бриофитами, зависит от типа нарушенной растительности, интенсивности деструктивного фактора и от условий восстановления. На нарушенных рубками участках отмечается утрата многих ценогически связанных видов бриофитов, а широкое распространение получают виды со стратегиями бриоэксперентов и бриовиолентов. Здесь быстрее восстанавливаются группировки типичных лесных мхов в отличие от гарей, которые длительное время колонизируются лишь пионерными видами.

На начальной стадии восстановления после пожаров независимо от типа выгоревшей растительности первыми поселяются пирофильные виды со стратегиями бриовиолентов: *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum*, *Funaria hygrometrica*, *Marchantia polymorpha*, *Polytrichum piliferum*. Некоторые особенности восстановления бриофитов после пожаров отмечены рядом исследователей (Баишева, 2007; Игнатов, Игнатова, 2003). Быстрая регенерация из сохранившейся при пожаре подземной части отмечена у *Polytrichum commune*, *Polytrichastrum formosum*, *Dicranum scoparium* и у сфагновых мхов (Игнатов, Игнатова, 2003). *Ceratodon purpureus* быстро заселяет свободные местообитания благодаря обильному спороношению. Низкое общее бриоразнообразие после пожаров может сохраняться даже спустя десятки лет.

На нарушенных участках представлены как типичные лесные напочвенные виды (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), так и видами иной экологии (*Ceratodon purpureus*, виды родов *Atrichum*, *Polytrichum*, *Pogonatum*, *Fissidens*, *Bryum*, *Dicranella* и др.). По мере увеличения увлажнения мхи начинают доминировать в напочвенном покрове вплоть до образования сплошного его мощного покрытия в основном за счет высокого обилия *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*. В малонарушенных лесных сообществах на дренированных территориях преобладают представители таких семейств, как *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*,

*Brachytheciaceae*, *Bryaceae*, *Mniaceae*, *Hypnaceae*, *Polytrichaceae*, а на заболоченных – виды семейства *Sphagnaceae* (Шестакова, 2004). Возобновление мохового покрова быстрее всего проходит в условиях с высоким разнообразием микрорельефа, микроклимата и степени увлажнения.

Фактор нарушений в данном исследовании более подробно нами не рассматривается, т.к. главной задачей является характеристика наиболее типичных и сохранившихся хвойных сообществ, что необходимо для уточнения лесной типологии на территории Беларуси, тогда как нарушения в структуре сообществ не дают возможности четко выделить характерный бриокомпонент данных лесов.

Большинство бриофитов имеют широкую экологическую амплитуду, что выражается в их способности осваивать разные субстраты, и кроме того, в различных частях ареала один и тот же вид может встречаться в разных условиях среды. При индикационных исследованиях бриокомпонентов по типам хвойных сообществ особенно важно уделять внимание не столько отдельным видам, сколько их сочетаниям, являющимся результатом длительного совместного произрастания на определенном субстрате, что позволит исключить элемент случайности и повысит ценность индикаторных групп.

### 5.5.1 Характеристика бриокомпонентов серий типов леса

Сосновые леса (*Pineta silvestriae*) являются преобладающей лесной формацией на территории Беларуси (50,2% лесопокрытой площади). Древостои сосняков характеризуются следующими средними таксационными показателями: возраст 38 лет, бонитет П,3, полнота 0,71, запас 120 и прирост 3,14 м<sup>3</sup>/га. Фитоценозы ельников составляют около 10% от лесного фонда Беларуси и характеризуются следующими средними таксационными показателями: древесного яруса – возраст 43 года, бонитет I,3, полнота 0,65, запас 168 и прирост 3,91 м<sup>3</sup>/га. Условия местопроизрастания ели – богатые (супеси, суглинки, низинные болота) (Каропа, 2010; Лесной кадастр, 2008; Ловчий, 2012, Ловчий и др., 2009).

По экологическим особенностям сосняки подразделяются на суходольные (86,5%) – боры (на бедных подзолистых и дерново-подзолистых песчаных почвах), субори с елью или дубом (на более богатых и увлажненных дерново-подзолистых песчаных и супесчаных почвах) и болотные (на верховых и переходных болотах). Соответственно в этих экологических группах создателями фитоценозов выступают береза повислая, ель европейская, береза пушистая, осина, ольха черная, дуб. На юге Беларуси к сосне нередко примешивается дуб черешчатый. В.С. Гельтман (1982) разделил формацию сосновых лесов на четыре эдафически сопряженные субформации: собственно боры, елово-сосновые леса и их зональный аналог – дубово-сосновые, а также болотные. Суходольные сосняки представлены лишайниковым, вересковым, брусничным, мшистым, орляковым, кисличным, чер-

ничным и долгомошным типами. В состав группы болотных сосняков входят багульниковый, осоковый, осоково-сфагновый и сфагновый типы. В эту группу не включен сосняк приручечно-травяной, так как он разнороден (Юркевич, Ловчий, 1984). Выделяют основных 13 типов соснового леса и более чем 60 ассоциаций (Юркевич и др., 1979). Типы сосновых лесов этой формации располагаются в порядке возрастания влагообеспеченности почв (Таблица 5.4).

Таблица 5.4. – Видовая насыщенность лесов сосновой и еловой формаций по типам леса  
 Аббревиатуры: Coniferous forests: Cl cladinosum; Ca callunosum; Va vaccinosum; Pl pleuroziosum; Pt pteridiosum; Ox oxalidosum; Ae aegopodiosum; Ur urticosum; F filicosum; My myrtillosum; FH fontinale-herbosum; Po polytrichosum; Le ledosum; C caricosum; CS caricoso-sphagnosum; S sphagnosum.

	Количество видов по сериям типов леса, шт.															
	Cl	Ca	Va	Pl	Pt	Ox	Ae	Ur	F	My	FH	Po	Le	C	CS	S
PINETUM																
<i>Эдафотопы</i>	<i>A<sub>01</sub></i>	<i>A<sub>12</sub></i>	<i>A<sub>2</sub></i>	<i>A<sub>2B<sub>2</sub></sub></i>	<i>B<sub>2</sub></i>	<i>C<sub>2</sub></i>	-	-	-	<i>A<sub>3B<sub>3</sub></sub></i>	<i>B<sub>49</sub></i>	<i>A<sub>4</sub></i>	<i>A<sub>5</sub></i>	<i>A<sub>5</sub></i>	<i>A<sub>5</sub></i>	<i>A<sub>5</sub></i>
Marchantiophyta	2	3	2	14	6	11	-	-	-	24	19	15	16	17	20	6
Bryophyta	20	33	31	76	61	54	-	-	-	95	57	49	42	57	72	30
<b>Bryobionta</b>	<b>22</b>	<b>36</b>	<b>33</b>	<b>90</b>	<b>67</b>	<b>65</b>	-	-	-	<b>119</b>	<b>76</b>	<b>64</b>	<b>58</b>	<b>74</b>	<b>92</b>	<b>36</b>
PICEETUM																
<i>Эдафотопы</i>	-	-	<i>B<sub>2</sub></i>	<i>B<sub>29</sub></i>	<i>C<sub>2</sub></i>	<i>D<sub>2</sub></i>	<i>D<sub>3</sub></i>	<i>D<sub>4</sub></i>	<i>C<sub>4</sub></i>	<i>C<sub>3</sub></i>	<i>C<sub>49</sub></i>	<i>B<sub>4</sub></i>	-	<i>B<sub>5</sub></i>	<i>B<sub>5</sub></i>	-
Marchantiophyta	-	-	-	11	5	24	20	17	37	39	36	22	-	24	21	-
Bryophyta	-	-	12	53	37	113	74	50	82	95	107	53	-	43	48	-
<b>Bryobionta</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>12</b>	<b>64</b>	<b>42</b>	<b>137</b>	<b>94</b>	<b>67</b>	<b>119</b>	<b>134</b>	<b>143</b>	<b>75</b>	<b>-</b>	<b>67</b>	<b>69</b>	<b>-</b>
Доля общих видов (%)			32,4	37,5	45,3	40,3				55,2	50,0	54,4		42,4	49,1	
Коэффициент сходства видового состава по Л.И. Мальцеву (k)	-	-	-0,4	-0,3	-0,1	-0,2	-	-	-	0,1	0,0	0,1	-	-0,2	0,0	-

Еловые леса подразделяются на две эдафически замещающие субформации – монодоминантные еловые леса подзоны дубово-темнохвойных лесов и широколиственно-еловые характерные для подзоны широколиственно-сосновых лесов. Они же имеются и в подзоне елово-грабовых дубрав с той разницей, что площадь субформации монодоминантных ельников южнотаежного типа сокращается, а широколиственно-еловых лесов с примесью дуба черешчатого возрастает, причем в нижних ярусах фитоценозов примешивается граб обыкновенный. Для подзоны широколиственно-сосновых лесов (с ельниками в островных местообитаниях) и прилегающей к ней полосы подзоны елово-грабовых дубрав характерна сложная субформация кондоминантных широколиственно-черноольхово-еловых (полесских) лесов. К окраинам низинных и переходных болот приурочены своеобразные травяно-осоковые и осоково-сфагновые еловые леса, выполняющие очень важную водорегулирующую функцию, содействуя устойчивому переводу поверхностных вод в подземные. В подлеске и напочвенном покрове этих лесов преобладают растения-гигрофиты. Формация еловых

лесов представлена 12 типами леса (Юркевич и др., 1971) (Таблица 5.4).

Наименьшее число видов бриофитов отмечено в крайних сериях типов леса (ксероморфные – лишайниковый, вересковый, брусничный и олиготрофный – сфагновый) и минимально в ельнике брусничном (12 видов) и сосняке лишайниковом (22). Мшистая и орляковая, осоковая и осоково-сфагновая серии типов леса характеризуются повышенным бриоразнообразием в лесах сосновой формации (67-92 вида) сравнительно с еловой (42-69), что связано с большим соответствием экологических условий этих серий типов леса основным лесам. Высоким видовым разнообразием бриофитов характеризуются благоприятные для мохообразных по условиям увлажнения и трофности кисличная, черничная и прируечно-травяная серии типов леса с преобладанием количественных показателей в более характерных из хвойных сообществ для этих экологических условий лесах еловой формации (134-143 видов) относительно сосновой (65-119) (Рисунок 5.8-5.9).

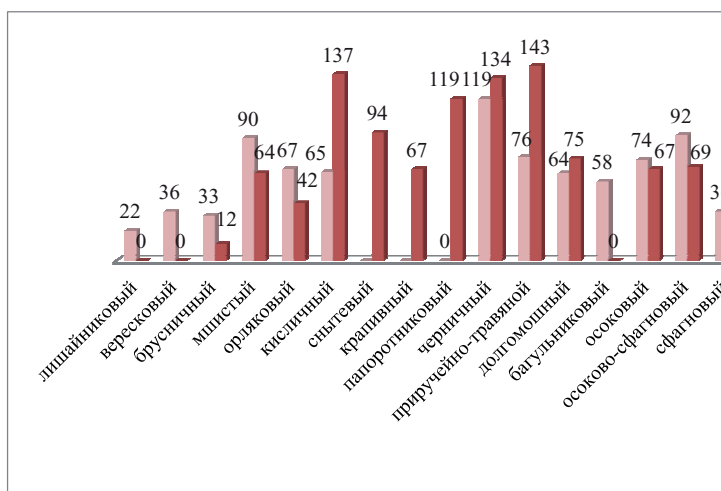


Рисунок 5.8. – Видовая представленность бриофитов по сериям типов хвойных лесов

Типичным представителем южнотаежных лесов и самым распространенным типом на территории Беларуси является сосняк мшистый, составляющий 46,3% лесов данной формации, тогда как ельник мшистой серии распространен незначительно (8,2%), а наиболее широко распространенным среди лесов еловой формации (51,9%) является коренной тип ельников – кисличный, являющийся малораспространенным (4,2%) типом среди лесов сосновой формации (Шабета, Рыковский, 2015 г). В мшистой серии типов леса по занимаемой площади сосняки несопоставимы по своему превосходству с ельниками, но несмотря на первенство в этом аспекте среди всех типов леса в Беларуси биоразнообразие мохообразных в данной серии не столь велико – по видовой представленности бриокомпонент сосняков превосходит таковой

ельников на 30%, а в кисличной серии, наоборот, уступает последнему более чем вдвое, наследуя его от предшествующих коренных еловых или дубовых лесов. Среди хвойных сообществ кисличный тип наиболее характерен для ельников и преобладает по занимаемой площади среди еловых лесов в условиях Беларуси, тогда как сосняк кисличный произведен (антропогенного происхождения) от еловых или дубовых лесов, что отражается в структуре его бриокомпонента. Существенно различен в рассматриваемых сериях типов леса состав экологических групп бриофитов в отношении трофности: в сосняке мшистом преобладают олигомезотрофы и в меньшей мере мезотрофы, а в ельнике мшистом главным образом представлены довольно требовательные к трофности виды. В отношении влажности в сосняке мшистом более, чем в ельнике, представлена ксерофитная группа бриофитов. Сосна как более слабый эдификатор, чем ель, менее влияет на микроклимат, формирующийся в данном типе растительного сообщества, и на его эдафотоп, но вместе с тем менее требовательна к экологическим условиям, что и отражает бриокомпонент данных сообществ.

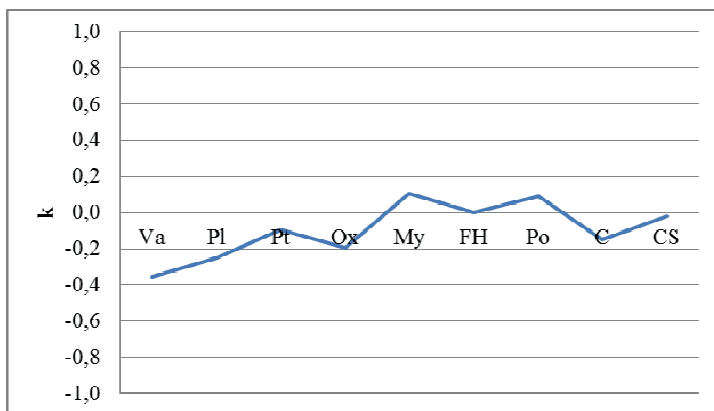


Рисунок 5.9. – Коэффициент сходства видового состава бриофитов по сериям типов хвойных лесов по Л.И. Малышеву (k)

Крапивный, папоротниковый и приручейно-травяной типы леса еловой формации на территории Беларуси представляют собой ряд низинного заболачивания, часто встречаются вблизи низинных болот и имеют ряд отличительных особенностей в структуре бриокомпонента, который является неотъемлемой частью данных растительных сообществ и в связи со своей низкой изученностью заслуживает особого внимания (Шабета, 2015 б). Здесь наибольшим видовым разнообразием характеризуется ельник приручейно-травяной – 143 вида (Рисунок 5.8), в меньшей степени ельник папоротниковый – 119, а наименьшим – ельник крапивный – 67, имеющий плотный травяной покров, вытесняющий бриофитов-эпигеидов.

### Лишайниковая серия

Не представлена среди ельников. **Сосняк лишайниковый** (беломошник) (*Pinetum cladinosum*) – редко встречающийся тип (0,8% площади сосновой формации), занимает повышенные участки рельефа, вершины всхолмлений и дюны, а в Полесье – аллювиальные наносные почвы вдоль р. Припять, приурочен к дерново-подзолистым, слабо развитым, бедным песчаным и сухим кислым почвам. Формируется в условиях наиболее слабого влагообеспечения эдафотоп. В напочвенном покрове в связи с сухостью условий местопроизрастания очень распространены растения-ксерофиты. Соответственно здесь фрагментарный и бедный по видовому составу моховой покров (Юркевич, Ловчий, 1984) – *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Ptilidium pulcherrimum*.

Нами для данного типа леса отмечено 22 вида (10,6% бриоразнообразия сосняков), в том числе 20 – мхи и 2 – печеночники, причем исключительно на почве. Это в основном олигомезотрофные и олиготрофные виды – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* (отмечены на всех пробных площадях с данным типом леса), во вторую очередь – *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, еще менее *Ceratodon purpureus*, *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis* и др. Если первые два вида обладают широкой экологической амплитудой, то остальные – ксероморфные, из которых последние два – аридной ориентации. Здесь представлены биоморфы – настоящая и подушковидная дерновины, разветвленно- и перисто-ветвистые сплетения. *Brachythecium albicans*, *Bryum argenteum*, *Buxbaumia aphylla*, *Dicranum spurium*, *Polytrichum piliferum*, *Syntrichia ruralis* из хвойных сообществ встречаются только в нарушенных сосняках (лишайниковый, вересковый, брусничный, мшистый, орляковый) и являются индикаторами сухих песчаных почв. *Atrichum undulatum* растет на почвенных обнажениях от умеренно до средне кислых, а *Dicranella heteromalla* предпочитает обнаженные, довольно сухие, песчаные или глинистые почвы от кислых до умеренно кислых, индицирует благоприятные условия для произрастания сосны и других менее требовательных пород. *Polytrichum piliferum* наиболее обилен на сухих кислых почвах или затененных почвенных обнажениях, где образует местами доминирующие колонии с другими видами бриофитов, в более влажных условиях растет и на камнях, покрытых гумусом.

### Вересковая серия

Не представлена среди ельников. **Сосняк вересковый** (*Pinetum callunosum*) – распространен незначительно (7,2%), формируется в несколько менее экстремальных условиях по режиму влажности и трофности и располагается по рельефу ниже лишайникового (повышенные плато, верхние части пологих склонов, имеющие выраженное всхолмление). Почвы кислые дерновоподзолистые, бедные, песчаные, несколько суховатые. Коренной сосняк вересковый как по рельефу и почвенно-грунтовым условиям, так и по особенностям напочвенного покрова располагается между лишайниковым и брусничным типами. В напочвенном покрове достаточно много ксерофитных видов, что обусловлено некоторой сухостью почвенно-



грунтовых условий. В геоботанических работах (Юркевич, Ловчий, 1984) для данного типа приводятся 16 видов бриофитов – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Polytrichum juniperinum*, *Ptilium crista-castrensis* и др. В мшисто-вересковой ассоциации на почве преобладают *Pleurozium schreberi* (напочвенное покрытие – 91%; обилие – 6 баллов), *Dicranum polysetum* (70; 4), *Polytrichum juniperinum* (5; 1), *Ptilium crista-castrensis* (2; 1), в бруснично-вересковой – *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Polytrichum juniperinum*, *Ptilium crista-castrensis*, и в вейниково-вересковой также широко представлены мхи.

Нами для этого типа отмечено 36 видов бриофитов (17,4%), из них мхов – 33 и печеночников – 3. Экологический состав их более разнообразный и сам моховой покров развит в большей степени. В 80% рассмотренных пробных площадей с данным типом леса и более представлены не только виды, характерные для сосняка лишайникового (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum juniperinum*, *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*, *Ceratodon purpureus*), но и проявляющие ксероморфность *Brachythecium albicans*, *Dicranum scoparium*, а также реже отмеченный нами *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, а остальные – мезофильные. В напочвенном покрове повсеместно представлены мезотрофы *Hylocomium splendens*, *Eurhynchiastrum pulchellum* и *Ptilium crista-castrensis*, а также мезоэвтроф *Plagiomnium affine* (по микропонижениям), на гниющей древесине и пнях – мезофильные и ксеромезофильные преимущественно мезотрофы – *Hypnum curpessiforme*, *Brachythecium salebrosum*, *B. rutabulum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Pohlia nutans*, *Pylaisia polyantha*, *Homomallium incurvatum*, единственный печеночник – *Ptilidium pulcherrimum*. На валунах на ряде пробных площадей отмечены *Schistidium apocarpum*, *Grimmia pulvinata*, *Orthotrichum speciosum*, *Hypnum curpessiforme*. Кроме прочих форм роста среди бриофитов заметно представлены плоский ковер и перисто-ветвистое сплетение. *Pleurozium schreberi* вместе с *Hylocomium splendens* отмечены на всех пробных площадях с данным типом леса и, будучи в большом количестве, указывают на кислую почву. *Leucobryum glaucum* выявлен на 30% обследованных пробных площадей с данным типом леса и может считаться надежным индикатором кислых почвенных условий в местообитаниях, где произрастает в изобилии. Как индикаторный вид предполагается только для менее требовательных к почвенным условиям типов леса.

### Брусничная серия

**Сосняк брусничный** (*Pinetum vacciniosum*) – редко встречающийся тип (0,7%), т.к. при разреживании полога этот тип деградирует и переходит в производный сосняк вересковый, расположен несколько ниже коренного сосняка верескового на небольших повышениях и пологих склонах со слабоволнистым рельефом на кислых дерново-подзолистых, свежих, рыхлопесчаных почвах. Влажность его эдафотопы немного больше, чем в сосняке вересковом, но все-таки дефицит влаги отражается на моховом покрове, который несколько разрежен и недостаточно развит. В геобота-

нических работах (Юркевич, Ловчий, 1984) для данного типа леса в пределах Беларуси приводятся 9 видов – *Dicranum scoparium*, *D. polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum juniperinum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. Во всех ассоциациях в изобилии представлены *Pleurozium schreberi* (82-99; 5-6) и *Dicranum polysetum* (63-96; 4-5), в связи с чем В.Н. Сукачев относил сосняк брусничный к группе сосняков-зеленомошников (Каропа, 2010).

Нами здесь отмечено 33 вида мохообразных (15,9%), из которых 2 – печеночники, 30 – бриевые мхи, 1 – сфагновый. Это преимущественно (отмечены на 85% пробных площадей и более) встречающиеся и в сосняке вересковым *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Brachythecium salebrosum*, *Hypnum curpessiforme*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, но здесь появляются уже *Dicranum montanum*, а по западинам – более требовательный к увлажнению мезогигрофит *Polytrichum commune*. Из упомянутых видов на гниющем колоднике произрастают *Hypnum curpessiforme*, *Dicranum montanum*, *D. scoparium*, *Brachythecium salebrosum*, *Sciuro-hypnum oedipodium*. В покрове преобладают олигомезотрофные мезофиты, а в отношении биоморф выделяются сплетения и дерновины, в числе которых подушковидные дерновины (у *Dicranum montanum*, *D. scoparium*, *Ceratodon purpureus*). *Paraleucobryum longifolium* из хвойных сообществ встречается только в сосняках брусничного и мшистого типов и является индикатором обедненных условий, произрастая на валунах.

**Ельник брусничный** (*Piceetum vacciniosum*) – редко встречающийся тип (0,4%), приурочен к повышенным местам с ровным или слабоволнистым рельефом. Характеризует самые бедные условия суходолов, в которых ель может создавать фитоценозы со своим господством. Почвы дерново-подзолистые, супесчаные, иногда песчаные с прослойками супеси, подстилаемые легким суглинком, свежие. В геоботанических работах (Юркевич и др., 1971) для вейниково-брусничной ассоциации приводятся *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, в чернично-брусничной добавляется *Ptilium crista-castrensis*, а в можжевельниково-брусничной – *Climacium dendroides* и *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Нами выявлено 12 видов исключительно бриевых мхов (5,3% бриоразнообразия ельников). Род *Dicranum* представлен 3 видами, а остальные 9 родов – одновидовые. Здесь преобладают *Pleurozium schreberi* и в меньшей мере *Dicranum polysetum*, в микропонижениях – *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, на гниющем валужнике – *D. montanum*, *D. scoparium*. Из ксероморфных видов встречается *Abietinella abietina*, признаки ксероморфизма имеют *Ceratodon purpureus*, *D. montanum*, *D. scoparium*, по западинам встречается гигромезофит *Climacium dendroides*. Преимущественно представлены олигомезотрофные ксеромезофиты и мезофиты с участием мезотрофных мезофитов. Биоморфы – различные сплетения, подушковидные дерновины, дендроидная форма. *Pleurozium schreberi* выступает как слабый бриовиолент, а остальные виды – ценотические и экотипические бриопатиенты.

## Мшистая серия

**Сосняк мшистый** (*Pinetum pleuroziosum*) является типичным представителем южнотаежных лесов и самым распространенным типом сосняков на территории Беларуси (46,3%). Приурочен к ровным или слегка волнистым, хорошо дренированным участкам рельефа с автоморфными дерново-подзолистыми песчаными почвами (более гумусированными, чем в предыдущих типах леса), иногда с легкосупесчаными, свежими. Благоприятнее для произрастания мохообразных местоположения с относительно более обеспеченным режимом влажности эдафотопы способствуют образованию сплошного мохового покрова, получающего нередко сильное развитие. При этом создаются оптимальные условия для тех мохообразных, которые можно назвать спутниками сосны в ее сообществе на незаболоченных, но не сухих минеральных почвах (Юркевич, Ловчий, 1984) – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Ptilium crista-castrensis* и др. Во всех ассоциациях преобладают *Pleurozium schreberi* (96-99; 6) и *Dicranum polysetum* (60-87, 4-5), встречается *Ptilium crista-castrensis* (26; 2).

Сосняк мшистый индицируют бореальные, мезофитные, в основном олигомезотрофные бриевые мхи, образующие основной фон напочвенного покрова. Нами здесь отмечено 90 видов мохообразных (43,5%), в том числе 14 – печеночники, 76 – мхи (кроме бриевых здесь отмечено и 2 вида сфагновых). Более представительны роды *Dicranum* (6 видов), *Brachythecium*, *Polytrichum* (по 3 вида) и затем – *Bryum*, *Plagiomnium* (по 2 вида), а в остальных 35 родах – по одному виду. Из печеночников встречаются *Chiloscyphus profundus*, *Lophozia longiflora*, *Nowellia curvifolia*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Radula complanata* и др., произрастающие на гниющем валежнике и пнях. В напочвенном моховом покрове на всех пробных площадях представлены, в первую очередь, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, затем *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, местами встречаются *Plagiomnium affine*, *P. cuspidatum*, *Polytrichastrum formosum*, *Eurhynchium angustirete*, *Bryum caespiticium*, *B. turbinatum*, *Atrichum undulatum*, *Thuidium assimile*, а по микропонижениям более влаголюбивые *Calliergonella cuspidata*, *Climacium dendroides*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Sphagnum capillifolium*, по относительно открытым склонам ксероморфные *Abietinella abietina*, *Brachythecium albicans*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Niphotrichum canescens*, *Polytrichum juniperinum*, *Syntrichia ruralis*. На гниющих валежнике и пнях отмечены *Hypnum curpessiforme*, *Stereodon pallescens*, *Dicranum montanum*, *D. scoparium*, *Amblystegium serpens*, *Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum*, *Herzogiella seligeri*, *Hygroamblystegium varium*, *Leskea polycarpa*, *Oxyrrhynchium hians*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium laetum*, *Pohlia nutans*, *Pylaisia polyantha*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum oedipodium*. Из биоморф преобладают настоящая дерновина, плоский ковер, перисто-ветвистое сплетение, но представлены и другие биоморфы. Из гидроморф здесь отсутствуют мезоксерофиты, гигрогидрофиты и гидрофиты. Преобладают олигомезотрофные и

мезотрофные виды, хотя имеются и мезоэвтрофные мезофиты. В целом в напочвенном моховом покрове представлены олигомезотрофные, в меньшей мере мезотрофные и еще менее мезоэвтрофные виды, в совокупности отвечающие степени трофности эдафотопы. *Rhytidiadelphus squarrosus* растет при широкой амплитуде условий местообитаний, встречается в разреженных лесах, переносит широкий спектр почвенной кислотности, хотя не типичен для чрезмерно кислых почв, индицирует места произрастания хвойных и других менее требовательных пород. *Pseudoscleropodium purum* – индикатор подходящих условий для произрастания более требовательных видов деревьев. *Campylopus flexuosus* является надежным индикатором кислых почвенных условий. *Polytrichastrum formosum* обычен на почвах от кислых до среднекислых, на местах, где растет в изобилии, индицирует благоприятные условия для произрастания ели.

**Ельник мшистый** (*Piceetum pleuroziosum*) в эдафическом ряду расположен несколько ниже брусничного, распространен незначительно (8,2%). Рельеф ровный или слабоволнистый, почвы дерново-подзолистые супесчаные, часто подстилаемые суглинком легким, свежие, несколько больше увлажненные, чем в брусничнике. В геоботанических работах (Юркевич и др., 1971) здесь приводятся *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum polysetum*, образующие сплошной покров, в сосново-мшистой ассоциации отмечены также *Polytrichum juniperinum*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium cuspidatum*, в бруснично-мшистой – *Hylocomium splendens*, *Rhodobryum roseum*, *Plagiomnium affine*, *P. undulatum*, в чернично-мшистой – *Polytrichum piliferum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Calliergonella cuspidata*, *Bazzania trilobata*.

Для бриофитов этот тип характеризуется относительно более благоприятными условиями. Нами здесь отмечено 64 вида бриофитов (30,4%), из которых 11 – печеночники, 53 – мхи, в т.ч. бриевых – 49, сфагновых – 4. Печеночники – исключительно юнгерманиевые, произрастающие в основном на гниющей древесине и пнях – *Calypogeia integristipula*, *Chiloscyphus profundus*, *Lepidozia reptans*, *Plagiochila porelloides*, *Ptilidium pulcherrimum* и др. Более представительны из мхов роды *Sphagnum*, *Brachythecium*, *Dicranum*, *Plagiomnium* (по 4 вида), а в остальных родах – по 1-2 вида. За малым исключением в моховом покрове – мезофиты и главным образом довольно требовательные к трофности субстрата. Индикаторами благоприятных условий произрастания являются в основном мезоэвтрофы *Cirriphyllum piliferum*, *Eurhynchium angustirete*, *Fissidens adianthoides*, *Funaria hygrometrica*, *Mnium hornum*, *Plagiochila porelloides*, *Plagiomnium affine*, *P. ellipticum*, *Rhodobryum roseum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. Олигомезотрофных видов немного – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum montanum*, *D. polysetum*, *Sphagnum russowii*. К эпигеидам относятся *Atrichum undulatum*, *Brachythecium mildeanum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Dicranum polysetum*, *Eurhynchium angustirete*, *Fissidens adianthoides*, *Funaria hygrometrica*, *Hylocomium splendens*, *Plagiochila porelloides*, *Plagiomnium affine*, *P. cuspidatum*, *P. ellipticum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichastrum formosum*, *P. longisetum*, *Rhodobryum roseum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, сфагновые мхи. На гниющих валежнике и пнях

произрастают *Amblystegium serpens*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum*, *Calypogeia integristipula*, *Chiloscyphus profundus*, *Hypnum curpessiforme*, *Lepidozia reptans*, *Mnium hornum*, *Orthotrichum speciosum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium laetum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Pylaisia polyantha*, *Sanionia uncinata*, *Tetraphis pellucida*. В составе биоморф представлены плоские ковры, настоящие и подушковидные дерновины, разветвлено- и перисто-ветвистые сплетения, мутовчато-ветвистые дерновины, иногда подушки. Жизненные стратегии – ценотические и экотопические пациенты и некоторые эксплеренты (*Atrichum undulatum*, *Funaria hygrometrica*). *Cirriphyllum piliferum* произрастает на богатых глинистых влажных почвах, часто встречается на тяжелых и известковых почвах и отсутствует на кислых, встречается и на почвенных обнажениях в тенистых лесах, как индикатор указывает на богатство почвы.

### Орляковая серия

**Сосняк орляковый** (*Pinetum pteridiosum*) – довольно распространенный тип (13,1%), занимает плоские повышения и верхние части склонов. Почвы слабокислые дерново-подзолистые, свежие, супесчаные или песчаные, иногда подстилаемые супесью рыхлой и даже легким суглинком. Наиболее сложный состав древостоя имеют дубняково-орляковая и елово-орляковая ассоциации, значительно проще – в чернично-орляковой, монодоминантны мшисто-орляковая и частично чернично-орляковая. Напочвенный покров значительно богаче, чем в вересковом и брусничном типах. Во многом сходен с сосняком мшистым, однако моховой покров здесь развит слабее, чем в последнем, хотя и почти сплошной. Его развитию препятствует обильно представленный орляк. В геоботанических работах (Юркевич, Ловчий, 1984) для данного типа приводятся 8 видов – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Climacium dendroides*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*. В мшисто-орляковой ассоциации более распространены *Pleurozium schreberi* (обилие 4 балла) и *Sciuro-hypnum oedipodium* (обилие 2 балла), а в чернично-орляковой – *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*.

В составе сосняка орлякового нами отмечено 67 видов мохообразных, из которых 61 – мхи (из них 58 – бриевые и 3 – сфагнумы) и 6 – печеночники. Из родов по своей видовой представленности несколько выделяются *Brachythecium* (4 вида), *Plagiomnium* и *Polytrichum* (по 2 вида), а в остальных родах – по одному виду. В отличие от сосняка мшистого здесь повсеместно отмечены такие виды, как *Brachythecium rivulare*, *Callicladium haldanianum*, *Plagiomnium elatum*, *Jamesoniella autumnalis*. В целом широко представлены, с одной стороны, ксероморфные виды (*Abietinella abietina*, *Brachythecium albicans*, *Polytrichum juniperinum*, *Syntrichia ruralis*), а с другой – гигроморфные (*Brachythecium rivulare*, *Climacium dendroides*, *Plagiomnium elatum*), но большинство видов – мезофиты. По трофоморфам виды охватывают весь их диапазон – от эвтрофной до олиготрофной с преобладанием олиго-мезотрофов и мезотрофов, а по жизненным стратегиям – главным образом пациенты. В составе биоморф – настоящая дерновина, плоский ковер, перисто-ветвистое и раз-

ветвленно-ветвистое сплетения, дендроидная форма и др.

**Ельник орляковый** (*Piceetum pteridiosum*) – распространен слабо (10,4%), располагается на повышениях и верхних частях склонов (небольшими участками) на дерново-подзолистых супесчаных почвах, подстилаемых суглинком, иногда глиной, более суховатых, чем в мшистом типе. В древостое значительная примесь сосны и дуба, присутствует граб (кроме северной подзоны). Здесь, как и в брусничнике, ель обладает пониженной фитоценотической устойчивостью. Этот тип во многом сходен с мшистым, но здесь обилен орляк. Значительным сходством характеризуются эти типы елового леса и по составу бриофитного компонента. В геоботанических работах (Юркевич и др., 1971) приводятся *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*, в зеленомошно-орляковой ассоциации еще и *Ptilium crista-castrensis*, а в сосново-орляковой – *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Нами отмечено 42 вида бриофитов (20,2%), из которых печеночников – 5, бриевых мхов – 35 и сфагновых – 2. Однако при этом в ельнике орляковом не отмечены *Amblystegium serpens*, *Brachythecium mildeanum*, *Fissidens adianthoides*, *Lepidozia reptans*, *Mnium hornum*, *Polytrichastrum longisetum*, характерные для мшистого типа. Вместе с тем здесь в отличие от последнего на большинстве пробных площадей отмечены *Dicranella heteromalla*, *D. crista*, *Plagiomnium elatum*. Различие данных типов ельников по специфическим (дифференциальным) видам, биоморфа которых в основном настоящая дерновина, не принципиально. Бриофиты здесь индицируют сходный уровень трофности эдафотопу с таковым ельника мшистого.

### Кисличная серия

**Сосняк кисличный** (*Pinetum oxalidosum*) малораспространенный тип (4,2%), располагается на плато, нижних частях склонов и у пологих подножий. Почвы более обеспеченные влагой и элементами питания хорошо дренированные, свежие, слабокислые дерново-подзолистые и бурые супесчаные и песчаные. В кисличной серии типов леса занимает крайнюю узкую полосу с менее плодородными почвами. Здесь сосна фитоценотически неустойчива, в северной и центральной подзонах сменяется чаще всего елью, а в южной – дубом, а также быстро замещается березой и осиной. Состав древостоя весьма сложный. В геоботанических работах (Юркевич, Ловчий, 1984) для данного типа приводятся 16 наиболее распространенных напочвенных видов – *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Brachythecium salebrosum*, *Calliergon cordifolium*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium affine*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sphagnum magellanicum*, *Sph. palustre*, *Sph. squarrosum* и др.

Бриокомпонент проявляет признаки наследования от предшествующих елового или реже от широколиственного леса. Здесь отмечено 65 видов мохообразных, из которых 11 – печеночники и 54 – мхи. Более представительны роды *Brachythecium*, *Dicranum*, *Plagiomnium* (по 3 вида), в остальных родах – по одному виду. Появляются неизвестные для предшествующих типов сосняков виды – гигрогидрофит *Calliergon giganteum*, гигрофит *Plagiomnium ellipticum*, а также *Kindbergia praelonga*, *Lepidozia*

*reptans*, *Cephalozia lunulifolia*, *Chiloscyphus pallescens*, *Geocalyx graveolens*, *Campylium stellatum*, *Rhodobryum roseum*, *Sciuro-hypnum reflexum*. В напочвенном фрагментарном моховом покрове на большинстве пробных площадей ксероморфные виды не отмечены, преобладают мезофиты, из более влаголюбивых видов присутствуют *Brachythecium rivulare*, *Leptodictyum riparium* *Plagiomnium elatum*, *P. ellipticum*, *Climacium dendroides* и др. На гниющих древесине и пнях встречаются *Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum*, *Campylidium sommerfeltii*, *Chiloscyphus profundus*, *Dicranum montanum*, *D. scoparium*, *Eurhynchium angustirete*, *Herzogiella seligeri*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium laetum*, *Pohlia nutans*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Radula complanata*, *Stereodon pallescens*, *Tetraphis pellucida* и некоторые другие. В экологическом ряду типов сосновых лесов в сторону увлажнения по значительной представленности печеночников выделяются данный и последующие типы. В предыдущих более сухих типах сосновой формации отсутствуют представленные в сосняке орляковом *Campylidium sommerfeltii*, *Rhodobryum roseum*. Диапазон по трофности простирается от эвтрофов до олигомезотрофов. Среди эпигеидов представлен ряд мезоэвтрофных и эвтрофных видов – показателей повышенной относительно предыдущих типов трофности субстрата. Преобладает биоморфа – плоский ковер и пациенты экологические над ценотическими.

Начиная с этого типа, в составе бриокомпонента всего гидроморфного ряда отмечена *Lepidozia reptans*, а такие виды как *Cephalozia lunulifolia*, *Chiloscyphus polyanthos*, *Geocalyx graveolens*, *Plagiochila porelloides* – кроме крайне бедного сосняка сфагнового. Помимо того здесь появляется *Kindbergia praelonga*, которая ассоциирована с влажными и тяжелыми почвами, хотя обнаруживается в широком спектре почвенных условий относительно кислотности.

**Ельник кисличный** (*Piceetum oxalidosum*) – коренной тип ельников, наиболее широко распространен (51,9%). Располагается на плато, нижних частях склонов и их пологих подножиях и характеризует оптимальные условия произрастания ели. Почвы отличаются большим богатством, дерново-подзолистые супесчаные или пылеватосуглинистые, нередко подстилаемые глиной, гумусированные, свежие. Состав древостоев сложный, часто с примесью широколиственных и мелколиственных пород. В геоботанических работах (Юркевич и др., 1971) здесь приводятся *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Plagiomnium cuspidatum*, для зеленомошно-кисличной ассоциации еще и *Climacium dendroides*, дубняково-кисличной – *D. scoparium*, *Polytrichum commune*, лещиново-кисличной – *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella lindbergii*.

По нашим данным этот тип занимает первое место по числу видов бриофитов. Его бриокомпонент наиболее богат по бриоразнообразию и включает 137 видов (66,2%), в том числе печеночников – 24, бриевых мхов – 105, сфагновых – 8. По числу видов выделяются роды *Sphagnum* (8 видов), *Brachythecium* (6), *Plagiomnium*, *Plagiothecium* (по 5), *Chiloscyphus*, *Bryum*, *Dicranum*, *Thuidium* (по 4 вида), *Fissidens* (3 вида), в остальных родах по 1-2 вида. Здесь появляется ряд видов не известных в предыдущих типах. Это мхи *Barbula unguiculata*, *Brachythecium rivulare*, *Bryoerythro-*

*phyllum recurvirostrum*, *Bryum moravicum*, *Callicladium haldanianum*, *Calliergonella cuspidata*, *Campylium stellatum*, *Cratoneuron filicinum*, *Dicranodontium denudatum*, *Dicranum viride*, *Didymodon fallax*, *Drepanocladus aduncus*, *Eurhynchium pulchellum*, *Fissidens bryoides*, *F. taxifolius*, *Fontinalis antipyretica*, *Herzogiella seligeri*, *Hygroamblystegium tenax*, *H. varium*, *Leptobryum pyriforme*, *Leptodictyum riparium*, *Mnium stellare*, *Neckera complanata*, *N. pennata*, *Oxyrrhynchium hians*, *O. speciosum*, *Pelekium minutulum*, *Plagiothecium cavifolium*, *P. denticulatum*, *P. latebricola*, *P. nemorale*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Sphagnum fallax*, *Sph. magellanicum*, *Sph. squarrosus*, *Thuidium assimile*, *Th. recognitum*, *Th. tamariscinum*, а также печеночники – *Bazzania trilobata*, *Blepharostoma trichophylla*, *Cephalozia lunulifolia*, *Chiloscyphus latifolius*, *Ch. polyanthos*, *Frullania dilatata*, *Jamesoniella autumnalis*, *Lejeunea cavifolia*, *Lophozia ventricosa*, *Metzgeria furcata*. Данные бриофиты индицируют повышенный уровень трофности эдафотопы. Биоморфы этих видов следующие: настоящая дерновина, плоский ковер, перисто- и разветвлено-ветвистые сплетения, дендроидная форма. По жизненным стратегиям среди данных видов преобладают бриопатиенты экотопические и ценотические, присутствуют бриоэксплеренты. Вообще в ельнике кисличном напочвенный моховой покров фрагментарный, в его составе мезофиты – *Atrichum undulatum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Dicranum polysetum*, *Eurhynchium angustirete*, *Fissidens taxifolius*, *Funaria hygrometrica*, *Hylocomium splendens*, *Kindbergia praelonga*, *Oxyrrhynchium hians*, *Plagiochila porelloides*, *Plagiomnium affine*, *P. cuspidatum*, *P. undulatum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichastrum formosum*, *P. longisetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhizomnium punctatum*, *Rhodobryum roseum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Rh. triquetrus*, а также более влаголюбивые бриофиты – гигрофиты и гигромезофиты – *Calliergonella cuspidata*, *Campylium stellatum*, *Chiloscyphus polyanthos*, *Climacium dendroides*, *Cratoneuron filicinum*, *Drepanocladus aduncus*, *Fissidens adianthoides*, *Marchantia polymorpha*, *Plagiomnium elatum*, *Sphagnum girgensohnii*, *Sph. palustre*, *Sph. squarrosus* и гидрофиты *Leptodictyum riparium* и *Fontinalis antipyretica*. Остальные бриофиты произрастают в основном на гниющих валежнике и пнях, причем наиболее распространен на данном субстрате *Hypnum curpessiforme*. На коре лиственных деревьев в данном типе встречаются ряд эпифитов (*Homalia trichomanoides*, *Neckera pennata*, *Radula complanata* и др.). *Fissidens taxifolius* индицирует тяжелые и богатые глинистые почвы; обычен в тенистых и влажных лесах на богатых хорошо увлажненных почвах от нейтральных до щелочных, на почвенных обнажениях.

### Снытевая серия

Не представлена среди сосняков. **Ельник снытевый** (*Piceetum aegopodiosum*) малораспространенный тип (2,9%), формируется в богатых и более влажных, чем кисличный тип условиях, где обильно развивается напочвенный покров из травянистых и других сосудистых растений, на понижениях и подножиях склонов на дерново-подзолистых, оглеенных, гумусированных, суглинистых или глинистых, более увлажненных, чем в кисличнике почвах. Древоустой с большой примесью широколи-



ственных пород, ольхи черной и березы. В Полесье этот тип замещается дубравой снытевой. В геоботанических работах (Юркевич и др., 1971) здесь приводятся *Hylocomium splendens*, *Climacium dendroides*, *Dicranum polysetum*, *Marchantia polymorpha*, в лещиново-снытевой ассоциации еще и *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum angustifolium*.

Бриофиты здесь представлены фрагментарно, нами в их составе выделено 94 видов (45,4%), в том числе 20 – печеночники и 74 – бриевые мхи. За немногим исключением отмеченные здесь в надпочвенном покрове виды мохообразных индицируют богатые по уровню трофности почвы. К ним относятся в основном мезоэвтрофные и эвтрофные мезогигрофиты и гигромезофиты *Conocephalum conicum*, *Geocalyx graveolens*, *Liochlaena lanceolata*, *Pellia epiphylla*, *Eurhynchium angustirete*, *Cirriphyllum piliferum*, *Plagiochila porelloides*, *Plagiomnium affine*, *P. cuspidatum*, *P. undulatum*, *P. ellipticum*, *Brachythecium rivulare*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Rhizomnium punctatum*, отмеченные на большинстве пробных площадях с данным типом леса. На гниющей древесине встречаются в основном мезотрофные мезофиты и гигромезофиты *Blepharostoma trichophyllum*, *Calyptogeia muelleriana*, *Cephalozia lunulifolia*, *Chiloscyphus profundus*, *Lepidozia reptans*, *Nowellia curvifolia*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Hypnum curpessiforme*, *Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum*, *Herzogiella seligeri*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Stereodon pallescens* и др. Бриофиты в этом типе еловых лесов относятся к биоморфам: настоящая дерновина, разветленно-ветвистое сплетение, плоский ковер, дендроидная форма. По жизненным стратегиям преобладают бриопатиенты ценотические.

### Крапивная серия

Не представлена среди сосняков. Крапивный, папоротниковый и приручейно-травяной серии типов леса представляют собой ряд низинного заболачивания и часто встречаются вблизи низинных болот. **Ельник крапивный** (*Piceetum urticosum*) – редко встречающийся тип (0,4%), располагается ниже ельника кисличного и часто примыкает к черноольшаникам (западины, долины речек и ручьев, пологие понижения или незначительные склоны). Почвы очень богатые, перегнойно-глеевые, перегнойно-карбонатные, супесчаные, подстилаемые суглинком, сырые, но хорошо дренированные и с проточным увлажнением. Примесь ясеня и ольхи черной здесь почти постоянна. В подзонах елово-грабовых дубрав и широколиственно-сосновых лесов эти почвы обычно заняты дубово-ясеневыми лесами. В геоботанических работах (Юркевич и др., 1971) для данного типа приводятся *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum polysetum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Polytrichum commune*, в разнотравно-крапивном еще и *Pleurozium schreberi*, *Climacium dendroides*, *Sphagnum capillifolium*.

Моховой покров развит незначительно. Нами отмечено 67 видов (32,9%), из которых печеночников – 17, бриевых мхов – 46 и сфагновых – 4. Преобладают роды *Plagiomnium* (5 видов), *Plagiothecium* (4), *Sphagnum*, *Cephalozia*, *Chiloscyphus*, *Dicranum* (по 3) в остальных родах по 1-2 вида. Повсеместно отмечены мезофиты *Atrichum undulatum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*,

*Hylocomium splendens*, *Plagiochila porelloides*, *Plagiomnium affine*, *P. cuspidatum*, *Eurhynchium angustirete*, гиетрофиты – *Cephalozia pleniceps*, *Conocephalum conicum*, *Brachythecium rivulare*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Calliergonella cuspidata*, *Calliergon cordifolium*, *Climacium dendroides*, *Drepanocladus aduncus*, *Leptodictyum riparium*, *Plagiomnium ellipticum*, *P. elatum*, *Polytrichum commune*, *Rhizomnium punctatum*, *Sphagnum palustre*, *Sph. squarrosum*. Бриокомпонент представлен в основном мезоэвтрофными и эвтрофными видами, а также биоморфами – настоящая дерновина, разветвленно- и перисто-ветвистые сплетения, плоский ковер, талломный ковер, мутвочато-ветвистая дерновина и дендроидная форма. Жизненные стратегии – в основном бриопатиенты ценотические. В совокупности бриофиты здесь соответствуют значительной степени трофности эдафотопы и повышенной влажности.

### Папоротниковая серия

Не представлена среди сосняков. **Ельник папоротниковый** (*Piceetum filicosum*) – малораспространенный тип (3,1%). Занимает пониженные местоположения и окраины низинных болот. Почвы менее плодородные и более увлажненные, чем в предыдущем типе, перегнойно-глеевые, подстилаемые супесью или суглинком, сырые, со средней проточностью грунтовых вод. Здесь увеличивается примесь мелколиственных пород, уменьшается доля дуба и ясеня. Напочвенный моховой покров фрагментарный, бриофиты обильно развиваются на гниющем валежнике. В геоботанических работах [0] для данного типа приводятся *Climacium dendroides*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, в зеленомошно-папоротниковой ассоциации еще и *Rhytidiadelphus triquetrus*, в разнотравно-папоротниковой – *Polytrichum commune*, в дубняково-папоротниковой – *Plagiomnium undulatum*.

Нами здесь отмечено 119 видов мохообразных (57,5%), из которых печеночников – 37, бриевых мхов – 75 и сфагновых – 7. По числу видов выделяются следующие роды: *Sphagnum* (7), *Plagiomnium* (6), *Dicranum* (5), *Cephalozia*, *Chiloscyphus* (по 4), *Calypogeia*, *Brachythecium*, *Bryum*, *Thuidium* (по 3), а в остальных родах по 1-2 вида. На микроповышениях и почве корневых выворотов елей поселяются экологически разнообразные бриофиты – бриопатиенты ценотические различной экологии. *Bazzania trilobata* – характерный спутник ели, имеющий южнополесскую дизъюнкцию. Предпочитает ельники с достаточным режимом увлажнения (кисличный, сытевый, папоротниковый и остальные типы с повышено влагообеспеченным режимом). Из печеночников в данном типе много показателей повышенной трофности субстрата, а также разнообразен состав эпиксиллов, эпигейдов и эпифитов. Наиболее часто отмечены *Aneura pinguis*, представители родов *Calypogeia*, *Cephalozia* и *Chiloscyphus*, *Conocephalum conicum*, *Geocalyx graveolens*, *Lophozia longiflora*, *Pellia endiviifolia*, *P. epiphylla*, *Trichocolea tomentella*. Разнообразны виды мхов эвтрофной ориентации – *Brachythecium rivulare*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Cirriphyllum piliferum*, *Plagiomnium elatum*, *P. undulatum* и некоторые другие. Впервые для ельников в этом типе появляется *Dicranum bonjeanii*. Из охраняемых видов

представлены *Cephalozia catenulata*, *Lophozia ascendens* и *Pseudobryum cinclidioides*. Из сфагновых мхов здесь представлены относительно более требовательные к трофности субстрата виды. В основном или только на гниющей древесине растут бриопатенты экотопические. Биоморфы – настоящая дерновина, плоский и талломный ковры, разветвлено- и перисто-ветвистые сплетения и дерновидная подушка. Бриофиты разнообразны по отношению к трофности эдафотопы, что связано с выраженностью микрорельефа.

### Черничная серия

**Сосняк черничный** (*Pinetum myrtillosum*) довольно распространенный тип (15,3%), занимает пониженные ровные местоположения, нижние части склонов и небольшие проточные западины, с хорошо выраженным нанорельефом и большей степенью увлажнения, чем предыдущие типы. Чаще всего примыкает к сосняку долгомошному. Преобладают влажные дерново-подзолистые, оглеенные, реже торфянисто-подзолисто-глеевые песчаные, еще реже супесчаные почвы. Монодоминантные встречаются редко, в елово-черничной ассоциации, отражающей особенности южно-таежных сосновых лесов; обязательным компонентом второго яруса является ель. В геоботанических работах (Юркевич, Ловчий, 1984) для данного типа приводятся 16 видов бриевых мхов – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium affine*, *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*, *Aulacomnium palustre*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, и др.), и 8 – сфагнумы (*Sphagnum capillifolium*, *Sph. angustifolium*, *Sph. girgensohnii*, *Sph. magellanicum*, *Sph. fallax* и др.). Во все ассоциациях этого типа преобладает *Pleurozium schreberi* (78-96; 5-6), в вейниково-черничной по понижениям отмечен *Sphagnum magellanicum*, а долгомошно-черничная в отношении напочвенного покрова проявляет сходство с сосняком долгомошным, здесь распространены *Polytrichum commune* (встречаемость 73%), в понижениях – *Sph. magellanicum*, *Sph. girgensohnii*, *Sph. fallax*.

Нами отмечено здесь максимальное для изученных типов сосняков число видов – 119 (57,5%), из которых 24 – печеночники (*Calypogeia integristipula*, *Chiloscyphus profundus*, *Ptilidium pulcherrimum* и др.) и 95 – мхи, в том числе 84 – бриевые и 11 – сфагновые. Бриофиты в основном покрывают почву, валежник и пни. По числу видов выделяются роды *Sphagnum* (11), *Chiloscyphus* и *Dicranum* (по 5), *Brachythecium*, *Dicranella*, *Orthotrichum*, *Plagiomnium*, *Plagiothecium* и *Thuidium* (по 4), а в остальных родах – по 1-3 вида. В связи с выраженностью микрорельефа по западинам часто отмечены гигрофитные мхи – *Calliergonella cuspidata*, *Polytrichum commune*, а также *Sph. fallax*, *Sph. girgensohnii*, *Sph. palustre*, *Sph. russowii*, *Sph. squarrosum*, *Sph. centrale*, *Sph. fimbriatum*, *Sph. subsecundum*, представляющие трофоморфы от олигомезотрофных до мезоэвтрофных. Кроме этих видов здесь появляются *Cephalozia elachista*, *Chiloscyphus minor*, *Odontoschisma denudatum*, *Pellia endiviifolia*, *Stereodon fertilis*, *Straminergon stramineum*, в западинах *Warnstorfia fluitans*. Характерны сочетания лесных мезофитов (в основном бриевые мхи) с гигрофитами (сфагновые и бриевые мхи). Эпигеиды – олигомезотрофы, мезотрофы, эв-

трофы, на гниющих валежнике и пнях – преимущественно мезотрофы. Биоморфы – настоящая дерновина, плоский ковер, разветвлено-ветвистое и перисто-ветвистое сплетения, мутовчато-ветвистая дерновина. По жизненным стратегиям сочетаются бриовиоленты с пациентами ценотическими и экотопическими. Совокупность бриофитов индицирует умеренную трофность и некоторую степень заболачивания эдафотопы. В экологическом ряду типов леса, начиная с черничного, в сторону увеличения увлажнения наблюдается значительное и далее возрастающее участие сфагновых мхов в напочвенном моховом покрове.

**Ельник черничный** (*Piceetum myrtillosum*) – довольно распространенный тип (19,8%), занимающий ровные пониженные местоположения с кочковатым нанорельефом на дерново-подзолистых (сильно оподзоленных), супесчаных или суглинистых, оглеенных, подстилаемых суглинком, влажных, иногда с признаками избыточного увлажнения почвах. Приурочен к несколько пониженным элементам рельефа и более увлажнен относительно также широко распространенного кисличного типа. Представляет более низкую ступень плодородия почв, несколько избыточно увлажненных. При увеличении сухости почв и снижении их богатства черничник сменяется мшистым типом, а затем брусничным, многие ассоциации которых являются производными от суборей. В геоботанических работах (Юркевич и др., 1971) здесь приводятся *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum polysetum*, в понижениях *Sphagnum girgensohnii*, в бруснично-черничной ассоциации – *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Climacium dendroides*, в березово-черничной – *Sph. capillifolium*. В Полесье отмечены также *Hylocomium splendens*, *D. scoparium*, *Sph. palustre*.

В связи с широким распространением данного типа биоразнообразие мохообразных в нем незначительно уступает таковому наиболее богатого по биоразнообразию ельника кисличного (64,7%). Всего здесь насчитывается 134 вида мохообразных, в том числе 39 – печеночники, 95 – мхи, в т.ч. 82 – бриевые мхи и 13 – сфагновые. Такое число видов печеночников – наибольшее в лесах еловой формации. По видовой представленности здесь выделяются роды *Sphagnum* (13), *Cephalozia*, *Dicranum*, *Plagiomnium* (по 5), *Chiloscyphus*, *Lophozia*, *Brachythecium*, *Bryum*, *Thuidium* (по 4), *Plagiothecium* (3), в остальных родах по 1-2 вида. В этом, а также приручейно-травяном типах отмечен такой редкий вид, как *Crossocalyx hellerianus*. Только в данном типе отмечены *Cephaloziella divaricata*, *C. rubella*, *Lophozia exciza*, *L. ventricosa*, *Orthocaulis attenuatus*, *Bryum turbinatum*, *Campylium stellatum*, *Drepanocladus polygamus*. В напочвенном моховом покрове численно преобладают отмеченные на большинстве пробных площадей с данным типом леса мезоэвтрофные и эвтрофные мезофиты *Eurhynchium angustirete*, *Plagiomnium affine*, *Plagiothecium nemorale*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Thuidium delicatulum*, *Th. tamariscinum*, *Atrichum undulatum*, *Bryum turbinatum*, а также более влаголюбивые – гигрофиты и гигромезофиты – *Brachythecium rivulare*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Climacium dendroides*, *Marchantia polymorpha*, *Pellia epiphylla*, *Plagiomnium ellipticum*, *P. undulatum*, *Polytrichastrum longisetum*, *Rhizomnium punctatum*, *Trichocolea tomentella*.

Кроме того, широко представлены олигомезотрофные и мезотрофные мезофиты – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum formosum*, а также гигромезофиты – *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*. Сфагновые мхи представляют трофоморфы от олигомезотрофных до мезоэвтрофных. Из биоморф более представительны дерновины настоящая и мутовчатоветвистая, плоский и талломный ковры, значительно менее – перисто- и разветвленно-ветвистые сплетения, вертикально-ветвистый ковер. Здесь присутствуют все 3 вида дендроидной биоморфы. По жизненным стратегиям преобладают ценотические бриопатиенты, которым заметно численно уступают экологические, единично представлены бриоэксплеренты. Бриовиолентность проявляют сфагновые мхи. Бриофиты индицируют повышенную трофность эдафотоп.

### Приручейно-травяная серия

**Сосняк приручейно-травяной** (*Pinetum fontinale-herbosum*) редко встречающийся тип (0,3%) в основном вблизи водотоков и характеризуется избыточным увлажнением с выраженным микрорельефом, увеличивающим набор экониш. В связи с мелиорацией происходит сокращение его площадей. Почвы перегнойно-глеевые, торфянисто-глеевые, подстилаемые породами разного механического состава (песок, супесь), очень сырые, проточные.

Бриокомпонент довольно богат – 76 видов, в том числе 19 – печеночники, 51 – бриевые и 6 – сфагновые мхи. По видовой представленности выделяются роды *Sphagnum* (6), *Plagiomnium* (4), *Brachythecium*, *Dicranum*, *Plagiothecium* (по 3 вида), а в остальных родах по 1-2 вида. В отличие от предыдущего типа здесь представлены такие печеночники, как *Cephalozia bicuspidata*, *Conocephalum conicum*, *Marchantia polymorpha*, *Pellia epiphylla*, *Plagiochila porelloides*, *Riccardia latifrons*, *R. palmata*. Среди них преобладают мезотрофы и мезоэвтрофы. Перечень бриевых мхов здесь пополняют *Barbula unguiculata*, *Brachythecium mildeanum*, *Bryum pallens*, *Calliergon cordifolium*, *Cratoneuron filicinum*, *Drepanocladus aduncus*, *Philonotis fontana*, *Plagiomnium undulatum*, *Plagiothecium denticulatum*, *P. nemorale*, *Rhizomnium punctatum*, *Sphagnum fimbriatum*. *Mnium hornum* является индикатором умеренно кислых почв. *Plagiomnium undulatum* обилен на глинистых нейтральных влажных почвах, часто встречается вблизи лесных ручьев; указывает на богатство почвы. Сфагнумы не играют существенной роли в напочвенном покрове и преимущественно являются мезотрофами. Для этого типа характерны гигрофиты в сочетании с мезофитами и ксеромезофитами. Значительная часть видов – мезоэвтрофы и эвтрофы, мезотрофы и меньше всего олигомезотрофов, что индицирует повышенную трофность эдафотоп. В составе биоморф наряду с плоскими коврами представлены талломные, настоящие дерновины и различного рода сплетения. Характерно отсутствие «боровых» мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*). Наряду с факультативными эпиксиллами имеются и облигатные. По жизненным стратегиям наблюдается сочетание бриовиолентов с бриопатиентами ценотическими и экологическими.

**Ельник приручейно-травяной** (*Piceetum fontinale-herbosum*) – редко встречающийся тип (0,6%), возле ручьев и речек, а также вблизи низинных болот с проточным режимом увлажнения. Почвы перегнойно-глеевые, подстилаемые песком или супесью, мокрые, обводнение среднепроточное. Здесь фитоценотически устойчива ольха черная, постоянно входящая в состав древостоя, примешиваются сосна, береза пушистая, а в менее заболоченных местах – дуб и ясень. В геоботанических работах (Юркевич и др., 1971) для данного типа приводятся *Climacium dendroides*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum commune*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. undulatum*, а в понижениях *Sphagnum*, в ольхово-приручейно-травяной ассоциации – *Ptilium crista-castrensis*, *Polytrichastrum formosum*, *Sph. magellanicum*, в папоротниково-приручейно-травяной – *Calliergonella lindbergii*, *Sph. angustifolium*, *Sph. centrale*, в таволгово-приручейно-травяной – *Sph. palustre*.

Бриофитный компонент богат, нами отмечено в его составе – 143 вида (69,1%), из которых 36 – печеночники, 107 – мхи, в т.ч. 93 – бриевые и 14 – сфагновые. По числу видов выделяются следующие роды: *Sphagnum* (14), *Plagiomnium* (6), *Dicranum* (5), *Cephalozia*, *Brachythecium*, *Thuidium* (по 4), *Pellia*, *Bryum*, *Fissidens*, *Plagiothecium* (по 3). Напочвенный моховой покров фрагментарный. В его составе повсеместно мезоэвтрофные и эвтрофные гигрофиты и гигромезофиты *Brachythecium rivulare*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Cephalozia bicuspidata*, *Conocephalum conicum*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Rhizomnium punctatum*, *Sphagnum squarrosum*, *Pellia epiphylla*, *Plagiomnium elatum*, *P. undulatum*, мезотрофные и олигомезотрофные гигрофиты – *Sphagnum fimbriatum*, *Sph. palustre*, *Sph. girgensohnii*, *Sph. fallax*, *Polytrichum commune*, мезофиты с различным отношением к трофности – *Dicranum polysetum*, *Plagiothecium nemorale*, *Polytrichastrum formosum*, *Plagiochila porelloides*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Thuidium delicatulum*, а также олигомезотрофные ксеромезофиты *Dicranum montanum*, *Polytrichum juniperinum*. На гниющем валежнике встречаются 14 видов, в том числе и печеночники – почти облигатные эпиксилы – *Riccardia latifrons*, *R. palmata*. Отсутствуют такие обычные мезофиты хвойных лесов, как *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*. Из биоморф преобладают настоящая дерновина, плоский ковер, представлены мутовчатоветвистая дерновина, талломный и вертикально-ветвистый ковры и др. Большинство видов – ценотические бриопатиенты. В своей совокупности бриофиты индицируют повышенную трофность эдафотопы.

#### Долгомошная серия

**Сосняк долгомошный** (*Pinetum polytrichosum*) имеет небольшое распространение (4,6%) узкими полосами на понижениях возле болот (ниже сосняков черничных) с выраженным нанорельефом при некоторой застойности увлажнения почв или узкими полосами окаймляет сосняки багульниковые на верховых болотах, а также в западинах с олиготрофным заболачиванием, на сильнокислых, сырых, среднепроточных, от дерново-подзолисто-глеевых до торфянисто-подзолисто-глеевых, песчаных, иногда супесчаных почвах. В напочвенном покрове наряду с мезофитами

распространены и растения-гигрофиты, что связано с некоторой заболоченностью, присущей этому типу. В геоботанических работах (Юркевич, Ловчий, 1984) для данного типа приводятся 18 видов – *Polytrichum commune* (основной индикатор типа, обильно представленный во всех ассоциациях и произрастающий подушками), *P. strictum*, *P. juniperinum*, *Polytrichastrum longisetum*, *Hylocomium splendens*, *Plagiothecium denticulatum*, *Pohlia nutans*, *Aulacomnium palustre*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Brachythecium rutabulum*, *Sphagnum capillifolium*, *Sph. angustifolium*, *Sph. magellanicum*, *Sph. palustre*, *Sph. fallax*, *Sph. squarrosum*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*.

Нами в сообществах этого типа выявлено 64 вида бриофитов (30,9%), из них 15 – печеночники, 37 – бриевые и 12 – сфагновые мхи. Здесь характерен олигомезотрофный гигромезофит *Polytrichum commune*, кроме повышенной влажности и плохой аэрации почвы индицирующий обедненные эдафотопы. Повсеместно отмечены также обычные «боровые» мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*), сочетаясь с гигрофитами (*Calliargon cordifolium*, *Leptodictyum riparium*, *Sphagnum squarrosum* и др.) и реже с гидрофитами в заполненных водой западинах (*Riccia fluitans*, *Ricciocarpos natans*, *Leptodictyum riparium*, *Sphagnum cuspidatum*, *Warnstorfia fluitans*). На гниющей древесине встречаются *Campylidium sommerfeltii*, *Chiloscyphus profundus*, *Dicranum scoparium*, *Herzogiella seligeri*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Stereodon pallescens* и др. *Cephalozia pleniceps* представлена в долгомошном, багульниковом, осоковом, осоково-сфагновом и приручейно-травяном сосняках. Из биоморф наиболее представлены настоящая дерновина и плоский ковер. Бриовиолентом является *Polytrichum commune*, а остальные – бриопатиенты ценотические и экотопические, в том числе гидрофитные (*Leptodictyum riparium*, *Riccia fluitans*, *Ricciocarpos natans*).

**Ельник долгомошный** (*Piceetum polytrichosum*) – распространен незначительными небольшими участками (полосами) ниже ельника черничного, возле болот, с выраженным нанорельефом (1,9%). Характерны дерново-торфянисто-подзолисто-глеевые супесчаные, иногда суглинистые почвы, подстилаемые в основном супесью, со среднепроточным увлажнением, сырые. По фитоценотической структуре близок к сосняку долгомошному. Приурочен к еще более пониженным элементам рельефа с некоторой застойностью увлажнения почвы, чем черничный тип. В геоботанических работах (Юркевич и др., 1971) для данного типа приводятся *Polytrichastrum longisetum*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *P. piliferum*, *Climacium dendroides*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sphagnum capillifolium*, *Sph. squarrosum*, *Sph. palustre*, *Sph. angustifolium*, в чернично-долгомошной ассоциации еще и *Rhytidadelphus triquetrus*.

Нами здесь выявлено 75 видов бриофитов (36,2%), из которых печеночников – 22, сфагновых мхов – 11 и бриевых – 42. Из родов по числу видов выделяются *Sphagnum* (11), а также *Chiloscyphus*, *Dicranum* (по 4), *Cephalozia*, *Thuidium* (по 3). В напочвенном моховом покрове наиболее обилён олигомезотрофный гигромезофит *Polytrichum commune*. Из более влаголюбивых видов повсеместно отмечены также

*Climacium dendroides*, *Fissidens adianthoides*, *Sphagnum capillifolium*, *Sph. squarrosum* и охраняемый *Pseudobryum cinclidioides*. На гниющей древесине представлены, прежде всего, *Hypnum curpessiforme*, затем *Brachythecium salebrosum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Dicranum montanum*, *D. scoparium*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiothecium laetum* и ряд мелких печеночников из родов *Calypogeia*, *Cephalozia*, *Chiloscyphus*, *Lepidozia* и др. Некоторые из эпиксиллов заходят на корневые лапы и комель ели. Сфагновые мхи характеризуются различным требованием к трофности субстрата. Биоморфы таковы: настоящая и подушковидная дерновины, плоские ковры, менее представлены сплетения, мутовчато-ветвистая дерновина и дендроидная форма. Бриовиолентом здесь является *Polytrichum commune*, а остальные – бриопатиенты.

### Багульниковая серия

Не представлена среди ельников. **Сосняк багульниковый** (*Pinetum ledosum*), малораспространенный тип (2,6%). Размещается на окраинах олиготрофных сфагновых болот и в отдельных впадинах среди долгомошников с мало- и среднемощными торфяными почвами, очень кислыми (рН 2,6-3,0). В геоботанических работах (Юркевич, Ловчий, 1984) для данного типа приводятся *Sphagnum angustifolium*, *Sph. magellanicum*, реже *Sph. fallax*. Только в голубично-багульниковой и сфагново-багульниковой ассоциациях отмечены *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*.

По нашим данным, бриокомпонент этого типа леса включает 58 видов (27,5%), из кото

0Орых печеночников – 16, бриевых мхов – 23, сфагновых – 19. В моховом покрове на всех пробных площадях с данным типом леса преобладают сфагновые мхи, преимущественно олигомезотрофные гигрофиты *Sphagnum fallax*, *Sph. magellanicum*, *Sph. angustifolium*, в меньшей мере отдельные дерновины образуют более требовательные к трофности гигрофиты *Sph. girgensohnii*, *Sph. palustre*, *Sph. squarrosum*. По кочкам встречаются мезофиты *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens* и гигрофит *Polytrichum strictum*, на гниющей древесине – *Dicranum scoparium*, *Plagiothecium laetum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Pylaisia polyantha*, *Sanionia uncinata*, *Tetraphis pellucida*. Доминируют олигомезотрофные мхи, индицирующие значительную обедненность эдафотопа. Из биоморф преобладает мутовчато-ветвистая дерновина. Сфагновые мхи как бриовиоленты сочетаются с бриевыми, выступающими в качестве бриопатиентов.

### Осоковая серия

**Сосняк осоковый** (*Pinetum caricosum*) малораспространенный тип (1,4%), приурочен к наиболее бедным низинным болотам. Почвы кислые (рН 3,1-3,4), торфяно-глеевые и торфяные маломощные слабопроточные с хорошо выраженным кочковатым нанорельефом. В геоботанических работах (Юркевич, Ловчий, 1984) для данного типа приводятся 13 видов – *Polytrichum commune*, *Sphagnum centrale*, *Sph. teres*, *Sph. fallax*, *Sph. magellanicum* и др.

Нами здесь отмечено 74 вида мохообразных (36,2%), в т.ч. печеночников – 17,



бриевых мхов – 40 и сфагновых – 17. Бриофиты в основном приурочены к повышенным микрорельефа (кочки) и гниющей древесине, характеризующейся повышенным видовым разнообразием при невысоком проективном покрытии. Фрагментарный почвенный моховой покров образуют преимущественно *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum strictum* и сфагновые мхи – *Sphagnum fimbriatum*, *Sph. palustre* и другие, характеризующиеся мезоэвтрофной и в меньшей мере олигомезотрофной ориентацией. В целом в покрове сочетаются в основном гигрофитные виды, относящиеся к мезоэвтрофам, эвмезотрофам и олигомезотрофам. На гниющей древесине и пнях отмечены *Brachythecium salebrosum*, *Calypogeia integristipula*, *Dicranum montanum*, *D. scoparium*, *Herzogiella seligeri*, *Hygroamblystegium humile*, *Lepidozia reptans*, *Leptodictyum riparium*, *Plagiothecium laetum*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Stereodon pallescens* и многие другие. Среди них значительным биоразнообразием характеризуются печеночники, имеющие преимущественно мезотрофную мезогигрофитную и гигрофитную ориентацию. Сфагновые мхи от олиготрофов до мезоэвтрофов, но преимущественно мезотрофы. Биоморфы мохообразных – дерновины настоящие и мутовчато-ветвистые, плоские ковры, различные сплетения, относящиеся к бриовиолентам или бриопатентам. Бриофиты индицируют значительную степень трофности эдафотоп.

**Ельник осоковый** (*Piceetum caricosum*) – редко встречающийся тип (0,3%) преимущественно на низинных болотах со слабопроточным режимом увлажнения. Занимает торфяно-глеевые и перегнойно-торфянисто-глеевые почвы. Состав древесной насыщенный сосной и березой пушистой больше, чем в предыдущем типе. Фитоценологически близок к соснякам и березнякам осоковым. В геоботанических работах (Юркевич и др., 1971) для данного типа приводятся *Sphagnum magellanicum*, *Sph. squarrosum*, *Sph. centrale*, *Polytrichum commune*, *Polytrichastrum formosum*, *Rhytidia-delphus triquetrus*.

Нами отмечено 67 видов (32,4%), в том числе печеночников – 24, бриевых мхов – 39 и сфагновых – 4. По числу видов несколько выделяются роды *Sphagnum*, *Chiloscyphus*, *Dicranum* (по 4), *Cephalozia*, *Plagiomnium*, *Thuidium* (по 3). Моховой покров слабо развит. В его составе почти повсеместно отмечены влаголюбивые мхи – мезоэвтрофные и эвтрофные гигрофиты и гигромезофиты *Calliergonella cuspidata*, *Calliergon cordifolium*, *Campylium stellatum*, *Climacium dendroides*, *Drepanocladus aduncus*, *Leptodictyum riparium*, *Plagiomnium ellipticum*, а также мезотрофные гигромезофиты – *Aulacomnium palustre*, *Dicranum bonjeanii*. Эпиксильный компонент богат видами печеночников, в основном имеющих мезотрофную и мезоэвтрофную ориентацию. Мохообразные представлены следующими биоморфами: настоящая и мутовчато-ветвистая дерновины, плоский и талломный ковры, разветвленно- и перистоветвистые сплетения, а также дендроидная форма. Большинство видов – бриопатенты ценологические, индицирующие достаточно высокую трофность эдафотоп, а также экотопические.

### Осоково-сфагновая серия

**Сосняк осоково-сфагновый** (*Pinetum caricoso-sphagnosum*) малораспространенный тип (3,3%), характерен для типичных переходных болот, развивается на торфяно-болотных почвах со слабопроточными и даже застойными водами (к условиям меньшей проточности грунтовых вод, чем сосняк осоковый). В геоботанических работах (Юркевич, Ловчий, 1984) для данного типа приводится 7 видов – *Sphagnum fallax*, *Sph. magellanicum*, *Sph. angustifolium*, *Sph. girgensohnii*, *Sph. centrale*, *Polytrichum commune*, *P. formosum*.

Нами здесь выявлено 92 вида бриофитов (44%), в т.ч. печеночников – 20, бриевых мхов – 49, сфагновых – 23. По числу видов выделяется род *Sphagnum* (23) и значительно ему уступающие *Dicranum* (5), *Cephalozia* и *Chiloscyphus* (по 4), *Brachythecium*, *Plagiomnium* (3), а в остальных родах по 1-2 вида. Данный тип выделяется максимальным биоразнообразием сфагнумов, преобладающих в моховом покрове, и, прежде всего, олигомезотрофы *Sphagnum magellanicum*, *Sph. angustifolium*, *Sph. fallax*, *Sph. capillifolium*, при значительном участии мезотрофов и мезоэвтрофов. Из бриевых мхов в напочвенном покрове представлены как гигрофитные (*Aulacomnium palustre*, *Brachythecium rivulare*, *Calliergon giganteum*, *Calliergonella cuspidata*, *Climacium dendroides*, *Dicranum bonjeanii*, *Plagiomnium elatum*, *P. ellipticum*, *Polytrichum strictum*, *Stramineogon stramineum*), так и мезофитные (*Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium affine*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*) бриофиты. Гигрофиты здесь доминируют как по числу видов, так и по степени участия в моховом покрове на всех пробных площадях с данным типом леса. Биоморфы эпигеидов в основном – дерновины – настоящие или мутовчато-ветвистые. На гниющей древесине отмечены *Brachythecium salebrosum*, *Chiloscyphus profundus*, *Plagiothecium laetum*, *Pyralisia polyantha*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Stereodon pallescens* и др. В качестве бриовиолентов здесь выступают сфагновые мхи, преимущественно индицирующие невысокую трофность эдафотопы.

**Ельник осоково-сфагновый** (*Piceetum caricoso-sphagnosum*) – редко встречающийся тип (0,1%). Распространен на переходных болотах со слабопроточным увлажнением. Почвы торфяно-болотные, сильнообводненные. В составе древостоя в примеси много сосны и березы пушистой. Экологически очень близок к соснякам и березнякам осоково-сфагновым, а по сравнению с осоковым характеризуется некоторой застойностью увлажнения. В геоботанических работах (Юркевич и др., 1971) для данного типа приводятся *Sphagnum centrale*, *Sph. magellanicum*, *Sph. palustre*, *Sph. compactum*, *Sph. capillifolium*, *Sph. squarrosum*. По микроповышениям – *Polytrichastrum longisetum*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Polytrichum juniperinum*, *Pleurozium schreberi*.

Моховой напочвенный покров развит значительно и состоит в основном из сфагновых мхов. Нами выявлено 69 видов бриофитов (33,3%), из которых печеночников – 21, бриевые мхи – 34, сфагновые – 14. По числу видов выделяются роды *Sphagnum* (14), *Dicranum* (5), *Cephalozia*, *Chiloscyphus* (по 4). Мхи в основном приурочены к кочкам (*Polytrichum commune*, *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium*

*splendens*) и валежнику (*Hypnum curpessiforme*, *Stereodon pallescens*, *Herzogiella seligeri*, *Plagiothecium laetum*). Доминирующие сфагновые мхи представлены олиго-мезотрофами *Sphagnum magellanicum*, *Sph. capillifolium*, *Sph. compactum*, *Sph. fallax*, *Sph. cuspidatum*, *Sph. flexuosum*, *Sph. russowii*, мезотрофами *Sph. girgensohnii*, *Sph. palustre*, *Sph. riparium*, *Sph. wulfianum* и мезоэвтрофами *Sph. centrale*, *Sph. contortum*, *Sph. squarrosum*, *Sph. teres*. К олиго-мезотрофам относится и бриевый мох *Polytrichum commune*. Из ельников только в этом типе представлен *Fissidens osmundoides*. Печеночники – преимущественно эпиксилы – мезотрофные гигромезофиты и гигрофиты. Из редких видов здесь представлены печеночник *Orthocaulis attenuatus* и мхи *Dicranum majus*, *Sphagnum riparium*, *Sphagnum wulfianum*. Из биоморф преобладает мутовчато-ветвистое сплетение. Сфагновые мхи выступают в качестве бриовиолентов, бриевые – бриопатентов ценотических и экопических. Состав мохового покрова отвечает невысокой трофности эдафотоп.

### Сфагновая серия

Не представлена среди ельников. **Сосняк сфагновый** (*Pinetum sphagnosum*), редко встречающийся тип (0,3%), развивается на олиготрофных (верховых) болотах с торфяно-болотными почвами различной мощности с сильно застойными водами. В багульниково-сфагновой и пушицево-сфагновой ассоциациях реакция торфа сильно-кислая (рН – 2,62-2,66). В геоботанических работах (Юркевич, Ловчий, 1984) для напочвенного покрова указывается сплошной ковер сфагновых мхов – *Sphagnum angustifolium*, *Sph. magellanicum*, *Sph. capillifolium*, *Sph. fallax*, *Sphagnum fuscum*, *Sph. rubellum*, а также отмечаются *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*.

Нами здесь выявлено 36 видов бриофитов (17,4%), из них 6 – печеночники и 30 – мхи (13 – сфагновые и 17 – бриевые). Сплошной покров повсеместно образуют сфагновые мхи с преобладанием олиго-мезотрофов *Sphagnum fallax*, *Sph. magellanicum*, *Sph. angustifolium*, при участии олиготрофов. По краю вкрапливаются отдельные мезоэвтрофы (*Sph. palustre*, *Sph. papillosum*, *Sph. subsecundum* и др.). Из печеночников характерно присутствие *Cephalozia connivens* и *Mylia anomala*. На кочках встречаются мезофитные мхи – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, на склонах кочек гигрофиты – *Aulacomnium palustre* и *Bryum pseudotriquetrum*, участие которых невелико. В моховом покрове доминируют сфагновые мхи – олиго-мезотрофные гигрофиты, являющиеся бриовиолентами, а бриевые мхи представлены ценотическими бриопатентами. Основная биоморфа – мутовчато-ветвистая дерновина. Бриовиоленты индицируют низкую степень трофности эдафотоп.

## 5.5.2 Анализ по экологически сходным группам типов леса

Значительный блок видов (35,3% от числа мохообразных хвойных лесов Беларуси) отмечен либо только в сосновых, либо только в еловых сообществах (Шабета, 2014 б). Эти виды по-существу можно отнести к специфичным (дифференциальным) для формаций сосновых, с одной стороны, или еловых лесов, с другой. В сосняках дифференциальных видов – 47, из которых печеночники – 7, мхи – 40 (*Andreaeopsida* – 1, *Sphagnopsida* – 9 и *Bryopsida* – 30); в ельниках – 43, из них печеночники – 12, мхи – 31 (исключительно *Bryopsida*).

Спектр гидроморф дифференциальных мохообразных сосняков: мезофиты – 10 видов, гигромезофиты – 3, мезогигрофиты – 3, гигрофиты – 9, гигрогидрофиты – 8, гидрофиты – 1, ксеромезофиты – 9 и мезоксерофиты – 4 (совместно мезофитов и гигромезофитов – 13, мезогигрофитов и гигрофитов – 12, гигрогидрофитов и гидрофитов – 9, ксеромезофитов и мезоксерофитов – 13); ельников: мезофиты – 20, гигромезофиты – 6, мезогигрофиты – 2, гигрофиты – 6, гигрогидрофиты – 1, гидрофиты – 2, ксеромезофиты – 6, мезоксерофиты отсутствуют (совместно мезофитов и гигромезофитов – 26, мезогигрофитов и гигрофитов – 8, гигрогидрофитов и гидрофитов – 3, ксеромезофитов – 6).

Спектр трофоморф дифференциальных мохообразных сосняков: эвтрофы – 3, мезоэвтрофы – 13, эвмезотрофы – 2, мезотрофы – 11, олигомезотрофы – 11, олиготрофы – 6 (совместно эвтрофов и мезоэвтрофов – 16, эвмезотрофов и мезотрофов – 13, олигомезотрофов и олиготрофов – 17); ельников: эвтрофы – 16, мезоэвтрофы – 13, мезотрофы – 13 (совместно эвтрофов и мезоэвтрофов – 29).

Спектр геоэлементов дифференциальных мохообразных сосняков: бореальный – 24, неморальный – 8, бореально-неморальный – 3, бореально-монтанный – 3, субаркто-бореально-монтанный – 1, субаркто-монтанный – 2, субарктический – 1, аркто-альпийский – 2, аридный – 1, космополиты – 3 (совместно бореальных, неморальных и бореально-неморальных видов – 35, видов горного генезиса, включающих бореально-монтанный, субаркто-бореально-монтанный, субаркто-монтанный и аркто-альпийский геоэлементы – 8, субарктических и аридных видов – по 1); ельников: бореальный – 14, неморальный – 16, бореально-неморальный – 1, средиземноморско-неморальный – 1, аридный – 1, бореально-монтанный – 4, неморально-монтанный – 5, субаркто-монтанный – 1, аркто-альпийский – 1 (совместно видов неморальной ориентации – 18, бореальной ориентации – 14, видов горного генезиса, включающих бореально-монтанный, неморально-монтанный, субаркто-монтанный и аркто-альпийский геоэлементы – 11).

Сравнительный анализ специфичных (дифференциальных) мохообразных сосняков и ельников по отношению к увлажнению среды показал в сосняках достаточно равномерное распределение бриофитов, а в ельниках – преобладание количества видов-мезофитов и гигромезофитов, малое количество ксеромезофитов и отсутствие мезоксерофитов.

Относительно трофических групп дифференциальные виды сосняков распределены более менее однородно, тогда как в ельниках выделяются виды-показатели богатых питательными веществами субстратов, реже встречаются мезотрофные виды и отсутствуют виды-индикаторы обедненных питательными веществами и бедных почв. Такие показатели отвечают степени богатства занимаемых этими лесами эдафотопов.

Дифференциальные виды бриокомпонента еловых лесов – индикаторы достаточно благоприятных лесорастительных условий для произрастания доминирующих компонентов хвойных лесных сообществ относительно влажности среды и трофности субстрата по сравнению с сосновыми лесами, где дифференциальные виды индицируют более широкую экологическую амплитуду сосновых лесов, как по влажности, так и по трофности, включая экстремумы этих факторов.

Географический состав дифференциальных видов бриокомпонентов сосновых и еловых сообществ также достаточно показателен. Среди них бореальных видов в 3 раза больше, чем неморальных, в числе видов горного генезиса отсутствуют неморально-монтанные. Дифференциальные виды мохообразных еловых лесов в географическом отношении характеризуются преобладанием видов неморальной ориентации над бореальными, а около половины видов горного генезиса здесь представлены неморально-монтанным геоэлементом.

Наиболее соответствуют экологическим условиям данных лесов группы эпигидов и эпиксиллов, тогда как облигатные эпифиты и эпилиты слабо отражают специфику экологических условий хвойных лесов. Монодоминантные эпиксилльные сообщества мохообразных отмечаются в старых малонарушенных хвойных и смешанных лесах и, прежде всего, отражают ненарушенные высоковозрастные лесные сообщества.

Бриокомпонент сосновых и еловых лесов отражает специфику их экологических условий. Сосновым лесам присущ довольно широкий спектр по влажности среды и трофности субстрата: от сухих песчаных холмов до крупных торфяных болот. Они не требовательны к влажности и стабильности микроклимата (Погребняк, 1955, Ярошенко, 1969, Юркевич и др., 1979, 1984, Сукачев, 1972, Тихомиров, 2005). Это способствует распространению в сосновых лесах мохообразных с различной экологией, возрастанию видового разнообразия пионерных групп и наличие видов, выносящих экстремальные условия окружающей среды, но ограничивает произрастание стенотопных видов.

Ель обыкновенная требовательна к влажности среды и трофности субстрата, и растет на свежих супесчаных и суглинистых почвах, но хорошо переносит условия избыточного проточного увлажнения, осушенных торфяно-глеевых и торфяных почв с хорошей аэрацией и др., и вместе с тем не переносит сухость воздуха, застой влаги в почве и резкое изменение режима ее влажности (Погребняк, 1955, Ярошенко, 1969, Юркевич и соавт., 1971, 1979, Сукачев, 1972, Тихомиров, 2005). Такие экологические условия благоприятны для произрастания многих видов мохообразных, в том числе стенотопных.

При всем этом большинство бриофитов в составе хвойных лесов встречается как в сосновых, так и в еловых сообществах.

Специфичные (дифференциальные) для сосновых и еловых лесов виды бриофитов (включая виды редкие для территории Беларуси) отражают для хвойных лесов в пределах Беларуси экологические условия и историю растительности.

Для хвойных лесов интегральными (объединяющими, верными) видами I-го порядка (встречаются во всех типах лесов сосновой и еловой формаций) являются эпигейды *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum montanum*, эпиксил *Tetraphis pellucida* и виды с широкой экологией *Ptilidium pulcherrimum*, *Dicranum scoparium*, *Pohlia nutans*.

Интегральные виды II-го порядка (встречаются во всех типах за исключением самых бедных: *piceetum vacciniosum* и *pinetum cladinosum* и *sphagnosum*) – виды широкой экологии *Brachythecium salebrosum*, *Hypnum curpessiforme*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pylaisia polyantha*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, эпигейды *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, эпифит *Orthotrichum speciosum*.

Интегральные виды III-го порядка (встречаются во всех типах за исключением наиболее сухих: *piceetum vacciniosum*, *pinetum cladinosum* and *callunosum*) – эпигейды *Leucobryum glaucum*, *Marchantia polymorpha*, *Climacium dendroides*, *Polytrichastrum formosum*, эпиксилы *Chiloscyphus profundus*, *Dicranum flagellare*, *Herzogiella seligeri*, *Plagiothecium laetum*, *Stereodon pallescens*, и эпифит *Radula complanata*.

Интегральными для отдельных экологических групп (встречаются в более сухих типах леса: *cladinosum*, *callunosum*, *vacciniosum*, *pleuroziosum*, *pteridiosum*) являются виды – *Abietinella abietina*, *Bryum argenteum*, *Buxbaumia aphylla*, *Polytrichum piliferum*, *Syntrichia ruralis*.

Среди бриофитов хвойных лесов представлены также экологически менее пластичные виды, которые интегрируют только определенные группы типов леса.

**Сосновые леса.** Для центральной части экологического ряда типов леса сосняков (т. е. *pinetum vacciniosum*, *pleuroziosum*, *pteridiosum*, *oxalidosum*) характерно присутствие мезотрофных мезофитов *Callicladium haldanianum*, *Leptobryum pyriforme*, *Plagiothecium denticulatum*, *Polytrichastrum longisetum*; эвтрофных мезогигрофитов *Thuidium assimile*, *Th. recognitum*; эвтрофных и мезотрофных гигрофитов *Aulacomnium palustre*, *Brachythecium rivulare*, *Calliergonella cuspidata*, *Chiloscyphus polyanthos*, *Leptodictyum riparium*.

Интегральными (общими) видами для типов леса с сухими или суховатыми, неустойчиво увлажненными почвами (в экологическом ряду от *pinetum cladinosum*, до *pinetum pteridiosum*) являются ксеромезофиты *Abietinella abietina*, *Brachythecium albicans*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Bryum argenteum*, *Niphotrichum canescens* (обитатели сухих лугов и светлых лесов) и др.

Экологический спектр сравнительно влажных лесов (от *pinetum oxalidosum* до *pinetum polytrichosum*), производных от темнохвойных лесов, характеризуется мезотрофными и эвмезотрофными гигрофитами, такими как, *Cephalozia lunulifolia*, *Chiloscyphus pallescens*, *Geocalyx graveolens*, *Plagiomnium ellipticum*.

Типы леса с большим увлажнением, чем *pinetum myrtillosum*, характеризуются присутствием гигрофитов, в том числе олигомезотрофов *Odontoschisma denudatum*, *Sphagnum fallax*, *S. russowii*, мезотрофов *Chiloscyphus minor*, *Sphagnum centrale*, *S. fimbriatum*, *S. girgensohnii* и мезоэвтрофов *Pellia endiviifolia*, *Drepanocladus aduncus*, *Fissidens adianthoides*, *Sphagnum squarrosum*.

В экологическом ряду типов леса сосняков, начиная с *pinetum fontinale-herbosum*, вместе с увеличением влажности и трофности, возрастает количество гигрофитов. Они включают общие мезоэвтрофные и эвтрофные виды влажных лесов и болот – мезогигрофиты и гигромезофиты *Cephalozia pleniceps*, *Scapania irrigua*, *Riccardia latifrons*, *R. palmata*, *Dicranum bonjeanii*, *Mnium hornum*, гигрофиты *Rhizomnium punctatum*, *Pseudobryum cinclidioides*, гигрогидрофиты *Cratoneuron filicinum*, *Sphagnum riparium*) и гидрофиты *Philonotis fontana*, *Riccia fluitans*.

В наиболее увлажненных типах леса сосняков (в экологическом ряду от *pinetum caricosum*), появляются типичные обитатели болота: гигрофиты и гигрогидрофиты *Riccardia multifida*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Sph. contortum*, *Sph. obtusum*, *Sph. platyphyllum*, а от *pinetum polytrichosum* и в более влажных местообитаниях, увеличивается разнообразие эпиксильных видов, включая многие печеночники.

Только в осоковом и осоково-сфагновом типах леса (*pinetum caricosum* и *caricoso-sphagnosum*) отмечены обитатели эвтрофных болот гигрофиты *Aneura pinguis*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Helodium blandowii*, *Sphagnum contortum*, *Sph. obtusum*, *Sph. platyphyllum*, *Tomentypnum nitens* и др.

Показателями типов леса с заболоченными и бедными почвами (*pinetum ledosum* и *sphagnosum*) являются обитатели олиготрофных болот гигрофиты *Cephalozia connivens*, *Mylia anomala*, *Sphagnum balticum*, *Sph. flexuosum*, *Sph. fuscum*, *Sph. rubellum* и др.

Видовой состав бриофитов олиготрофных типов леса сосняков (с экстремальными экологическими условиями в отношении бриофитов – ксероморфные *pinetum cladinosum* и *callunosum*, а также гидрофитный *pinetum sphagnosum*) среди хвойных лесов характерен только для данных типов леса.

Если в сосняках представлено 11 видов бриевых мхов, встречающихся лишь в диапазоне от лишайникового до орлякового типов, т.е. более или менее ксероморфных, то в ельниках виды, ограниченные таким диапазоном типов леса, вообще отсутствуют. Это отличительный признак типов леса еловой формации, по крайней мере, на территории Беларуси.

**Еловые леса.** Виды, распространенные в еловых лесах по всему спектру типов леса (исключая только ксероморфный тип *riceetum vacciniinum*): эпигиды *Plagiochila porelloides*, *Calliergon cordifolium*, *Eurhynchium angustirete*, *Plagiomnium ellipticum*, *Polytrichastrum longisetum*, *Polytrichum commune*, *Rhizomnium punctatum*, *Sph. girgensohnii*, *Sph. palustre* и эпиксилы *Chiloscyphus pallescens*, *Lepidozia reptans*, *Nowellia curvifolia*.

В экологическом ряду типов елового леса вдоль градиента увеличения влажности до *riceetum myrtillosum* (и реже – *polytrichosum*) встречаются эвтрофные и мезо-

трофные виды *Trichocolea tomentella*, *Amblystegium serpens*, *Anomodon longifolius*, *Atrichum undulatum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium rutabulum*, *Campyloidium sommerfeltii*, *Cirriphyllum piliferum*, *Fissidens adianthoides*, *Funaria hygrometrica*, *Homomallium incurvatum*, *Plagiomnium affine*, *P. undulatum*, *Pylaisia polyantha*, *Rhodobryum roseum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum oedipodium*.

Начиная с кисличного типа (oxalidosum), в ельниках отмечаются следующие гигрофиты: печеночники *Blepharostoma trichophyllum*, *Cephalozia lunulifolia*, *Chiloscyphus polyanthus*, *Geocalyx graveolens*, *Plagiochila asplenioides* и мхи *Bryum capillare*, *B. moravicum*, *Calliergonella cuspidata*, *Sph. squarrosus*, *Thuidium assimile*.

Серии типов леса аегорподиосум, уртикосум и филкосум характеризуют преимущественно эвтрофные и в меньшей степени мезотрофные гигрофиты *Calypogeia muelleriana*, *C. neesiana*, *Cephalozia pleniceps*, *Geocalyx graveolens*, *Liochlaena lanceolata*, *Pellia epiphylla* и др.

Гидрофиты и гигрогидрофиты отмеченные только в типе леса fontinale-herbosum – *Riccia fluitans*, *Bryum pallens*, *Campyllum protensum*, *Cratoneuron filicinum*, *Philonotis fontana*, *Pohlia wahlenbergii*, *Sph. warnstorffii*.

Гидрофиты и гигрофиты (обитатели эвтрофных болот) *Breidleria pratensis*, *Sphagnum cuspidatum*, *Tomentypnum nitens* были отмечены только в caricosum и caricoso-sphagnosum типах леса.

Приведенные интегральные (объединяющие, верные) для каждой определенной группы типов сосновых или еловых лесов вместе с тем являются дифференциальными (специфичными) для остальных групп или отдельных типов леса в пределах сосновой или еловой формаций.

С учетом эколого-биоморфологических и географических особенностей из числа интегральных видов выделены характерные для отдельных типов сосновых и еловых лесов или их групп (Таблица 5.5).



Таблица 5.5. – Мохообразные, характерные для типов леса сосновой и еловой формаций в Беларуси.

Аббревиатуры: PINETUM: Cl cladinosum; Ca callunosum; Va vaccinosum; Pt pteridiosum; Ox oxalidosum; Mu myrtillosum; FH fontinale-herbosum; Po polytrichosum; Le ledosum; C caricosum; CS caricoso-sphagnosum; S sphagnosum; PICEETUM: Va vaccinosum; Pl pleuroziosum; Pt pteridiosum; Ox oxalidosum; Mu myrtillosum; F filicosum; Ur urticosum; Ae aegorodiosum; Ur urticosum; F filicosum; Mu myrtillosum; FH fontinale-herbosum; Po polytrichosum; C caricosum; CS caricoso-sphagnosum; + – вид характерен для данного типа леса; # – вид отмечен для данного типа леса в 1-3 описаниях; [] диапазон, в котором присутствует либо может быть найден вид.

Виды	PINETUM											PICEETUM												
	Cl	Ca	Va	Pt	Ox	Mu	FH	Po	Le	C	CS	S	Va	Pl	Pt	Ox	Ae	Ur	F	Mu	FH	Po	C	CS
<i>Polytrichum piliferum</i>	[+]	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#											
<i>Abietinella abietina</i>	[+]	[+]	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	#	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#
<i>Brachythecium albicans</i>	[+]	[+]	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	#	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#
<i>Dicranum scorarium</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#
<i>Buxbaumia aphylla</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#
<i>Dicranum spurium</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#
<i>Polytrichum juniperinum</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	#	#	#	#	#	#	#	[+]	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#	#
<i>Syntrichia ruralis</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Dicranum polysetum</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Pleurozium schreberi</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Niphotrichum canescens</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Campylopus flexuosus</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Ptilidium ciliare</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Trichocolea tomenella</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Brachythecium salebrosum</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Eurhynchium angustirete</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Amblystegium serpens</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Atrichum undulatum</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Brachythecium rutabulum</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Polytrichastrum formosum</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Plagiommium cuspidatum</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]
<i>Fissidens adianthoides</i>	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]

Виды	PINETUM													PICEETUM												
	Cl	Ca	Va	Pl	Pt	Ox	My	FH	Po	Le	C	CS	S	Va	Pl	Pt	Ox	Ae	Ur	F	My	FH	Po	C	CS	
<i>Brachythecium velutinum</i>		#		[+]	+					[+]					[+]											
<i>Nowellia curvifolia</i>				[+]							[ ]				[+]											
<i>Chiloscyphus profundus</i>				[+]											[+]											
<i>Herzogella seligeri</i>				[+]											[+]											
<i>Plagiothecium laetum</i>				[+]											[+]											
<i>Hylacomium splendens</i>		#	#	[+]									#		[+]											
<i>Stereodon patlescens</i>				[+]											[+]											
<i>Sphagnum capillifolium</i>			#	[+]											[+]											
<i>Serpolekea subitilis</i>				[+]											[+]											
<i>Amblystegium juratzkanum</i>					#																					
<i>Hygroamblystegium varium</i>				[+]											[+]											
<i>Bryum caespiticium</i>				[+]											[+]											
<i>Callitadium haldanianum</i>				[+]											[+]											
<i>Kindbergia praelonga</i>					#																					
<i>Plagiothecium latebricola</i>				[+]											[+]											
<i>Plagiothecium nemorale</i>				[+]											[+]											
<i>Plagiothecium cavifolium</i>				[+]											[+]											
<i>Rhodobryum roseum</i>				[+]											[+]											
<i>Mniun stellare</i>					#																					
<i>Plagiothecium denticulatum</i>					#																					
<i>Dicranum flagellare</i>					#																					
<i>Plagiommium affine</i>		#			#																					
<i>Plagiommium elatum</i>					#																					
<i>Plitium crista-castrensis</i>		#	#		#																					
<i>Cephalozella divaricata</i>		#																								
<i>Plagiommium ellipticum</i>					#																					
<i>Brachythecium rivulare</i>					#																					
<i>Calliergonella cuspidata</i>					#																					
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>					#																					

Виды	PINETUM													PICETUM												
	Cl	Ca	Va	Pi	Pt	Ox	My	FH	Po	Le	C	CS	S	Va	Pi	Pt	Ox	Ae	Ur	F	My	FH	Po	C	CS	
<i>Chiloscyphus polyanthos</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Thuidium assimile</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Climacium dendroides</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Plagiochila porreoides</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Cephalozia lunulifolia</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Chiloscyphus pallescens</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Thuidium recognitum</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Thuidium tamariscinum</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Thuidium delicatulum</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Geocalyx graveolens</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Leptozia reptans</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Calliergon giganteum</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Bryum turbinatum</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Dicranella varia</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Stereodon fertile</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Drepanocladus aduncus</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Cephalozia bicuspidata</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Jamesoniella autumnalis</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Peltia epiphylla</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Calyptogeia neesiana</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Lophozia longiflora</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Calyptogeia integristriplula</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Odontoschisma denudatum</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Sphagnum centrale</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Dicranella cerviculata</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Sphagnum fimbriatum</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Sphagnum grigensohmii</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Calliergon cordifolium</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Sphagnum palustre</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Sphagnum russowii</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Polytrichum commune</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Sphagnum magellanicum</i>				#		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	
<i>Sphagnum squarrosum</i>						[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]				[+]		[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	[+]	

Виды	PINETUM											PICETETUM													
	Cl	Ca	Va	Pt	Ox	My	FH	Po	Le	C	CS	S	Va	PI	Pt	Ox	Ae	Ur	F	My	FH	Po	C	CS	
<i>Polytrichastrum longisetum</i>			#			[+]	+	+	+	+	[+]		#				[+]	+	+	+	+	+	+	+	[+]
<i>Chiloscyphus minor</i>						[+]	+	+	+	+	[+]													+	+
<i>Sphagnum fallax</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Cephalozella rubella</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Aulacomnium palustre</i>			#	#	#	[+]	+	+	+	+	[+]												+	+	+
<i>Warnstorfia fluitans</i>						[+]	+	+	+	+	[+]												+	+	+
<i>Sphagnum angustifolium</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Bryum pallens</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Plagiommium undulatum</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Rhizomnium punctatum</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Scapania irrigua</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Cephalozia pleniiceps</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Calypogeia muelleriana</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Liochlaena lanceolata</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Riccardia palmata</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Riccardia latifrons</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Cephalozia catenulata</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Plagiommium medium</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Dicranum bonjeanii</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Sphagnum riparium</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Sphagnum warnstorffii</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Campylium protensum</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Sphagnum cuspidatum</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Sphagnum papillosum</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Polytrichum strictum</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Sphagnum compactum</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Cephalozia connivens</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Sphagnum flexuosum</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Drepanocladus polygamus</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Sphagnum fuscum</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+
<i>Sphagnum balticum</i>						[+]	+	+	+	+	[+]		#										+	+	+

Виды	PINETUM													PICEETUM												
	Cl	Ca	Va	Pl	Pt	Ox	My	FH	Po	Le	C	CS	S	Va	Pl	Pt	Ox	Ae	Ur	F	My	FH	Po	C	CS	
<i>Sphagnum rubellum</i>																										
<i>Mylia anomala</i>										[+]	+	+	[+]													
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>										[+]	+	+	[+]													
<i>Fissidens bryoides</i>											[+]	+	[+]													
<i>Fissidens taxifolius</i>																										
<i>Brachythecium campestre</i>							#																			
<i>Oxyrrhynchium hians</i>				#																						
<i>Conocephalum conicum</i>																										
<i>Lophozia ventricosa</i>																										
<i>Dicranodontium denudatum</i>																										
<i>Calliergonella lindbergii</i>																										
<i>Bazzania trilobata</i>																										
<i>Oxyrrhynchium speciosum</i>																										
<i>Bryum capillare</i>																										
<i>Bryum moravicum</i>																										
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>																										
<i>Breidleria pratensis</i>																										
<i>Hamatocaulis vernicosus</i>																										
<i>Tomentypnum nitens</i>																										
<i>Sphagnum contortum</i>																										
<i>Sphagnum obtusum</i>																										
<i>Sphagnum platyphyllum</i>																										
<i>Sphagnum quinquefarium</i>																										
<i>Helodium blandowii</i>																										
<i>Stramineogon stramineum</i>																										
<i>Fissidens osmundoides</i>																										
<b>MARCHANTIOPHYTA</b>	2	3	2	14	6	11	23	19	15	15	17	20	6	1	10	5	24	20	17	37	39	36	22	23	21	
<b>BRYOPHYTA</b>	20	33	30	76	61	54	96	57	49	42	58	71	30	11	53	37	113	68	51	82	95	98	53	43	48	

## Глава 6 ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

### 6.1 Географическая структура

Географический анализ бриофитов хвойных лесов позволил выявить 14 широтных геоэлементов и группу космополитов. Из них в хвойных лесах преобладают бореальные (118 видов – 44,4%), во вторую очередь неморальные (52 вида – 19,5%) и близкие к ним бореально-неморальные (23 видов – 8,6%) виды. Остальные элементы менее представительны. Среди них имеются, с одной стороны, субарктические (5 видов, 1,9%) и субаркто-бореальные (2 вида – 0,8%), а с другой, аридные (7 видов – 2,6%), средиземноморско-неморальные и субсредиземноморско-неморальные (6 видов – 2,3%). Ряд видов – 43 (16,2%) – горного генезиса (бореально-монтанные – 15, неморально-монтанные – 14, бореально-неморально-монтанные – 2; субаркто-монтанные – 6, субаркто-бореально-монтанные – 3, аркто-альпийские – 3). К космополитам относится 10 видов (3,8%). Исходя из вышесказанного, изучаемую бриофлору можно охарактеризовать как неморально-бореальную с участием группы видов горного генезиса (Таблица 6.1). В сосновых и еловых лесах по отдельности спектр геоэлементов следующий: виды бореальной ориентации – 105 (48,2%) и 96 (44,0%) соответственно; неморальной ориентации – 64 (29,4%) и 71 (32,6%), виды с горной ориентацией – 29 (13,3%) и 36 (16,5%), аридные виды – 6 (2,8%) и 6 (2,8%), субарктические – 4 (1,8%) и 3 (1,4%), космополиты – 10 (4,6%) и 6 (2,8%).

Анализ мхов и печёночников хвойных лесов по отдельности показал, что к видам бореальной ориентации относится из печёночников – 19 видов (33,3%) и мхов – 101 (48,3%), неморальной ориентации печёночников – 18 (31,6%) и мхов – 63 (30,1%). К аридному элементу относится 7 видов мхов (3,3%), к субарктическому – 5 (2,4%). Горные связи проявляют у печёночников 17 видов (29,8%), у мхов – 26 (12,4%). Такие геоэлементы, как средиземноморско-неморальный, субаркто-бореально-монтанный, аркто-альпийский, субарктический, аридный и субаркто-бореальный в данном списке бриофитов печёночниками не представлены. В группе космополитов – 3 вида печёночников (5,3% видов печёночников хвойных лесов) и 7 – мхов (3,3% видов мхов хвойных лесов), хотя можно выделить еще несколько гемикосмополитов, но они отнесены нами к определенным географическим элементам, учитывая их возможное зональное происхождение.

Печёночники в сосновых и еловых лесах соответственно распределяются следующим образом: виды бореальной ориентации – 17 (41,5%) и 17 (33,3%); неморальной ориентации – 15 (36,6%) и 15 (29,4%), виды с горной ориентацией – 6 (14,6%) и 17 (33,3%), космополиты – 3 (7,3%) и 2 (3,9%), т.е. здесь проявляется большая степень сходства. Спектр геоэлементов мхов в сосновых и еловых лесах соответственно таков: виды бореальной ориентации – 88 (49,7%) и 79 (47,3%); неморальной – 49

Таблица 6.1. – Распределение видов мохообразных хвойных лесов по геоэлементам

Геоэлемент	МОХООБРАЗНЫЕ						Печёночники				Мхи							
	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельняки	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельняки	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельняки	%
Бореальный	118	44,9	103	47,5	93	43,3	19	33,3	17	41,5	16	32,0	99	48,1	86	48,9	77	46,7
Неморальный	51	19,4	36	16,6	44	20,5	7	12,3	4	9,8	6	12,0	44	21,4	32	18,2	38	23,0
Бореально-неморальный	23	8,7	23	10,6	20	9,3	10	17,5	10	24,4	8	16,0	13	6,3	13	7,4	12	7,3
Средиземноморско-неморальный	5	1,9	4	1,8	5	2,3	0	0,0	0	0,0	0	0,0	5	2,4	4	2,3	5	3,0
Субсредиземноморско-неморальный	1	0,4	1	0,5	1	0,5	1	1,8	1	2,4	1	2,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Бореально-монтанный	15	5,7	10	4,6	12	5,6	4	7,0	1	2,4	4	8,0	11	5,3	9	5,1	8	4,8
Неморально-монтанный	14	5,3	7	3,2	14	6,5	9	15,8	2	4,9	9	18,0	5	2,4	5	2,8	5	3,0
Бореально-неморально-монтанный	2	0,8	2	0,9	2	0,9	2	3,5	2	4,9	2	4,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0
Субаркто-монтанный	5	1,9	4	1,8	5	2,3	2	3,5	1	2,4	2	4,0	3	1,5	3	1,7	3	1,8
Субаркто-бореально-монтанный	3	1,1	3	1,4	2	0,9	0	0,0	0	0,0	0	0,0	3	1,5	3	1,7	2	1,2
Аркто-альпийский	2	0,8	2	0,9	0	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,0	2	1,0	2	1,1	0	0,0
Субаркто-бореальный	2	0,8	2	0,9	2	0,9	0	0,0	0	0,0	0	0,0	2	1,0	2	1,1	2	1,2
Субарктический	5	1,9	4	1,8	3	1,4	0	0,0	0	0,0	0	0,0	5	2,4	4	2,3	3	1,8
Аридный	7	2,7	6	2,8	6	2,8	0	0,0	0	0,0	0	0,0	7	3,4	6	3,4	6	3,6
Космополит	10	3,8	10	4,6	6	2,8	3	5,3	3	7,3	2	4,0	7	3,4	7	4,0	4	2,4

(27,7%) и 56 (33,5%), виды с горной ориентацией – 23 (13,0%) и 19 (11,4%), арідные – 6 (3,4%) и 6 (3,6%), субарктические – 4 (2,3%) и 3 (1,8%), космополиты – 7 (4,0%) и 4 (2,4%), т.е. здесь проявляется несколько большее различие по отдельным группам геоблементов, чем это касается печеночников.

Относительно географической структуры бриофитов сосновых и еловых лесов проявляется значительное сходство с некоторым превосходством в сосняках видов бореальной ориентации и космополитов. Интразональность сосняков по сравнению с ельниками отражает меньшая доля неморальных видов и видов горного генезиса, как имеющих более узкую экологическую специализацию и, соответственно, менее распространенных в сосновых лесах Беларуси. Печеночники сосняков значительно уступают таковым ельников по доле участия видов горной ориентации (в 2,5 раза), что связано с меньшим соответствием экологических условий в первых.

## 6.2 Хорологический анализ в зональном аспекте

Нахождение территории Беларуси в месте соприкосновения двух геоботанических зон – евросибирской хвойной и европейской широколиственной – определяет особенности сложения естественного растительного покрова и распределение слагающих его популяций видов. Мохообразные, как неотъемлемая часть сообществ растительного покрова, подчиняются закономерностям этого распределения, хотя ареалы у бриофитов, в общем, более обширные, чем у сосудистых растений. Согласно геоботаническому районированию, на территории Беларуси выделяется 3 подзоны: дубово-темнохвойных лесов, елово-грабовых дубрав и широколиственно-сосновых лесов. Из них подзона дубово-темнохвойных лесов в наибольшей мере отражает природные условия евросибирской хвойной зоны в пределах Беларуси, которая включает в себя 2 подзоны – дубово-темнохвойных лесов и переходную – елово-грабовых дубрав. Подзона широколиственно-сосновых лесов входит в состав европейской широколиственной геоботанической зоны. Количественные показатели, особенно пропорции бриокомпонента (среднее число видов в семействе, среднее число видов в роде, среднее число родов в семействе), позволяют оценить его флористическое богатство и систематическое разнообразие, а также зонально-региональные особенности (Юрцев, 1968). Известно, что более обширные и богатые флоры отличаются повышенными значениями данных показателей (Бардунов, Черданцева, 1982; Дулин, 2002; Толмачев, 1974; Уланова, 1995; Шмидт, 1980, 1984). В нашем случае это указывает на сравнительно высокое таксономическое разнообразие бриокомпонента хвойных лесов Беларуси и высокое сходство по данному признаку относительно геоботанических подзон.

**Таксономическая структура.** В хвойных лесах Беларуси нами отмечено 255 видов (сосняки – 207, ельники – 208) (Таблица 6.2). Бриокомпонент сосновых лесов подзоны елово-грабовых дубрав отличается сравнительно высоким (93,3% бриофи-



тов всех хвойных лесов республики) таксономическим разнообразием (238 видов; сосняки – 198, ельники – 194) относительно остальных подзон, занимая промежуточное положение между более бедным бриокомпонентом хвойных лесов подзоны широколиственно-сосновых лесов (220 видов – в основном за счет меньшего бриоразнообразия в островных ельниках, где они образуют меньший диапазон типов леса – 181 вид, находящихся здесь за границей своего сплошного распространения и представленных меньшим спектром типов леса; в сосняках – 186) и характеризующимся несколько более высоким видовым разнообразием бриокомпонента подзоны дубово-темнохвойных лесов (247 видов; сосняки – 200, ельники – 203). В целом в евросибирской хвойной зоне (в пределах Беларуси) – 248 видов (сосняки – 242, ельники – 203), а в европейской широколиственной зоне, представленной только одной подзоной – широколиственно-сосновых лесов – 220 (сосняки – 186, ельники – 181).

Одной из наиболее важных характеристик бриокомпонента является его таксономическая структура, поскольку на нее в меньшей степени, чем на другие флористические показатели, оказывает влияние разница в площадях, бриофлористическом богатстве и неполноте инвентаризации (Ребристая, Шмидт, 1972; Заки, Шмидт, 1972). Здесь первые десять семейств бриокомпонента хвойных лесов в целом, и сосновых и еловых лесов, в частности, в каждой из трех рассматриваемых подзон в границах Беларуси включают более половины видов. Такая тенденция в целом характерна для большинства бриофлор севера Голарктики (Дулин, 2002; Железнова, 1981, 1985; Константинова, 1989; Константинова и др., 2009; Толмачев, 1974).

Из мохообразных в хвойных лесах Беларуси отмечено у печеночников – 2 класса и у мхов – 3. Из них в евросибирской хвойной зоне (в пределах Беларуси) представлены все классы, известные в бриофлоре подзоны широколиственно-сосновых лесов, тогда как в составе бриофлоры последней не известен мох *Andreaea rupestris* – единственный представитель класса *Andreaeaeopsida* во флоре Беларуси, приводимый только для соснового леса. Относительно порядков бриофитов хвойных лесов, у печеночников (из 7 для хвойных лесов в целом) в евросибирской хвойной зоне (в пределах Беларуси) отсутствует порядок *Pallaviciniales*, представленный в пределах Беларуси только в еловых лесах европейской широколиственной зоны. У мхов (из 14 порядков для хвойных лесов в целом) в подзоне елово-грабовых дубрав евросибирской хвойной зоны не представлен порядок *Encalyptales*, а в подзоне широколиственно-сосновых лесов европейской широколиственной зоны – *Andreaeales*, *Encalyptales*, *Hedwigiales*. Это может быть связано с климатическими условиями (*Andreaeales*), с отсутствием соответствующих субстратов (*Encalyptales*, *Hedwigiales*) из которых порядок *Andreaeales* в пределах Беларуси ограничен только сосновыми лесами евросибирской хвойной зоны.

Из 65 семейств бриофитов, представленных в хвойных лесах, в евросибирской хвойной зоне в пределах Беларуси отсутствуют представители одного семейства (*Moerckiaceae*), известного только для еловых лесов европейской широколиственной зоны на территории республики.

Таблица 6.2. – Показатели систематического разнообразия орикокомпонентов хвойных лесов по геоботаническим подзонам

Показатель	Подзона дубово-гемнохвойных лесов				Подзона елово-грабовых дубрав				Подзона широколиственно-сосновых лесов									
	Хвойные леса		Сосняки		Ельники		Хвойные леса		Сосняки		Ельники		Хвойные леса		Сосняки		Ельники	
	Величина показателя	%	Величина показателя	%	Величина показателя	%	Величина показателя	%	Величина показателя	%	Величина показателя	%	Величина показателя	%	Величина показателя	%	Величина показателя	%
Число видов	247	-	200	-	203	-	238	-	198	-	194	-	220	-	186	-	181	-
Число родов	132	-	112	-	116	-	125	-	110	-	109	-	110	-	99	-	100	-
Число семейств	64	-	58	-	61	-	63	-	57	-	60	-	58	-	54	-	57	-
Число видов в 3 ведущих семействах	59	23,9	53	26,5	47	23,2	56	23,5	51	25,8	44	22,7	52	23,6	49	26,3	41	22,7
Число видов в 10 ведущих семействах	132	53,4	112	56,0	107	52,7	125	52,5	109	55,1	101	52,1	116	52,7	102	54,8	95	52,5
Число видов в ведущих семействах (с числом видов выше среднего)	183	74,1	156	78,0	149	73,4	173	72,7	150	75,8	129	66,5	159	72,3	142	76,3	123	68,0
Число видов в ведущих родах (с числом видов выше среднего)	126	51,0	95	47,5	89	43,8	116	48,7	85	42,9	83	42,8	116	52,7	86	46,2	82	45,3
Среднее число видов в семействе	3,9	-	3,4	-	3,3	-	3,8	-	3,5	-	3,2	-	3,8	-	3,4	-	3,2	-
Среднее число видов в роде	1,9	-	1,8	-	1,8	-	1,9	-	1,8	-	1,8	-	2,0	-	1,9	-	1,8	-
Среднее число родов в семействе	2,1	-	1,9	-	1,9	-	2,0	-	1,9	-	1,8	-	1,9	-	1,8	-	1,8	-
Число семейств с 1 видом	32	50,0	29	50,0	30	49,2	29	46,0	26	45,6	27	45,0	24	41,4	23	42,6	25	43,9
Число семейств с 2 видами	4	6,3	6	10,3	2	3,3	6	9,5	8	14,0	4	6,7	8	13,8	9	16,7	6	10,5
Число родов с 1 видом	94	71,2	80	71,4	76	65,5	88	70,4	77	70,0	71	65,1	76	69,1	68	68,7	63	63,0
Число родов с 2 видами	13	9,8	12	10,7	18	15,5	17	13,6	18	16,4	20	18,3	14	12,7	16	16,2	18	18,0
Число семейств с 1 родом	38	59,4	27	46,6	31	50,8	37	58,7	26	45,6	30	50,0	33	56,9	25	46,3	27	47,4

Вместе с тем в составе бриокомпонента хвойных лесов европейской широколиственной зоны на территории республики не известны представители 7 семейств (печеночников – *Jungermanniaceae*, *Lejeuneaceae*, мхов – *Andreaeaceae*, *Encalyptaceae*, *Hedwigiaceae*, *Lembophyllaceae*, *Splachnaceae*), из которых *Jungermanniaceae*, *Lejeuneaceae*, *Lembophyllaceae* представлены только в азональных (островных) ельниках, *Andreaeaceae*, *Splachnaceae* – только в сосняках евросибирской хвойной зоны, а *Encalyptaceae* – только в подзоне дубово-темнохвойных лесов в пределах Беларуси.

Ведущие семейства в составе бриокомпонента хвойных сообществ подзоны дубово-темнохвойных лесов объединяют 183 вида, или 74,1% от бриоразнообразия подзоны (в сосняках – 78,0%, в ельниках – 73,4%), в подзоне елово-грабовых дубрав – 173 вида, или 72,7% (в сосняках – 75,8%, в ельниках – 66,5%), в подзоне широколиственно-сосновых лесов – 159 видов, или 72,3% (в сосняках – 76,3%, в ельниках – 68,0%). Общей тенденцией, наблюдающейся при движении с севера на юг, является уменьшение доли участия ведущих семейств бриофитов в составе хвойных лесов, и по отдельности в лесах сосновой и еловой формаций.

Из 134 родов бриокомпонента хвойных лесов в целом в евросибирской хвойной зоне не представлен только род *Moerckia*, приводимый лишь для еловых лесов подзоны широколиственно-сосновых лесов.

Если рассматривать подзоны по отдельности, то в подзоне дубово-темнохвойных лесов не представлены роды *Moerckia* и *Weissia*. В подзоне елово-грабовых дубрав не обнаружены представители 6 родов (*Crossocalyx*, *Pelekium* – только для ельников, *Orthocaulis*, *Campyllum*, *Encalypta*, *Tortella*), приводимых для подзоны дубово-темнохвойных лесов, а также род *Moerckia*.

В подзоне широколиственно-сосновых лесов не выявлены представители 21 рода, из которых представители родов *Crossocalyx*, *Orthocaulis*, *Campyllum*, *Encalypta*, *Pelekium*, *Tortella* не обнаружены нами для хвойных сообществ южнее подзоны дубово-темнохвойных лесов, роды *Liochlaena*, *Lejeunea*, *Andreaea*, *Bucklandiella*, *Campylopus*, *Splachnum* – представлены только в сосняках, а роды *Dicranodontium*, *Homalothecium*, *Isothecium*, *Scorpidium*, *Tortella* – только в ельниках, *Campyliadelphus*, *Cratoneuron*, *Hedwigia*, *Homomallium*, *Niphotrichum* отмечаются в переходной подзоне – елово-грабовых дубрав.

Ведущие роды в составе бриокомпонента хвойных лесов подзоны дубово-темнохвойных лесов объединяют 126 видов, или 51,0% от бриоразнообразия подзоны (в сосняках – 47,5%, в ельниках – 43,8%), в подзоне елово-грабовых дубрав – 116 видов, или 48,7% (в сосняках – 42,9%, в ельниках – 42,8%), в подзоне широколиственно-сосновых лесов – 116 видов, или 52,7% (в сосняках – 46,2%, в ельниках – 45,3%).

Общей тенденцией, наблюдающейся в направлении север – юг, является некоторое возрастание доли участия ведущих родов бриофитов за счет увеличения данного показателя в сосновых лесах. Относительно бриокомпонента лесов еловой формации здесь наблюдается тенденция уменьшения бриоразнообразия, что связано с

нахождением еловых лесов в южных частях Беларуси за пределами границы сплошного их распространения, в островных местах произрастания, где сужен их типологический спектр.

Высокие показатели числа семейств с одним родом, а также семейств и родов с одним видом свидетельствуют о молодости и миграционном характере бриофлоры (Толмачев, 1974; Бардунов, Черданцева, 1982). Число и доля мало видовых семейств мохообразных в составе родов хвойных лесов во всех трех подзонах сходны, хотя проявляется тенденция к незначительному уменьшению данных показателей в направлении север – юг. Относительно хвойных формаций в сосняках во всех подзонах эти показатели несколько выше по отношению к ельникам.

Только в составе бриокомпонента подзоны дубово-темнохвойных лесов выявлено 11 видов: печеночников – 4 (*Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia ascendens* – лишь для ельников; *Lophozia longiflora*, *Orthocaulis attenuatus* – общие как для сосняков, так и для ельников) и мхов – 7 (*Campylium protensum*, *Dicranum majus*, *Pelekium minutulum*, *Tortella tortuosa* – только для ельников; *Mnium lycopodioides*, *Sphagnum quinquefarium* – только для сосняков; *Campylium stellatum*, *Encalypta streptocarpa*, *Sciuro-hypnum reflexum* – общие как для сосняков, так и для ельников).

Подзонами дубово-темнохвойных лесов и елово-грабовых дубрав ограничено распространение 21 вида, из них печеночников – 2 (*Lejeunea cavifolia*, *Liochlaena lanceolata* – только в ельниках), мхов – 19 (*Homalothecium sericeum*, *Dicranodontium denudatum*, *Fissidens bryoides*, *Isothecium alopecuroides*, *Scorpidium scorpioides* – только для ельников; *Andreaea rupestris*, *Bryum bimum*, *Campylopus flexuosus*, *Bucklandiella heterosticha*, *Splachnum ampullaceum* – только для сосняков; *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Cratoneuron filicinum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Grimmia muehlenbeckii*, *Niphotrichum canescens*, *Hedwigia ciliata*, *Didymodon rigidulus*, *Homomallium incurvatum*, *Sphagnum wulfianum* – общие для хвойных лесов).

Лишь для подзон елово-грабовых дубрав и широколиственно-сосновых лесов известно 4 вида бриофитов: печеночников – 1 (*Ptilidium ciliare*), мхов – 3 (*Aulacomnium androgynum*, *Tortula acaulon*, *Weissia controversa*), из которых *Aulacomnium androgynum* отмечен только в сосняках.

Исключительно в подзоне широколиственно-сосновых лесов представлено 4 вида: печеночников – 2 (*Cephaloziella hampeana* – только в сосняках, *Moerckia floto-viana* – только в ельниках), мхов – 2 (*Sphagnum compactum*, *Tortula lanceola*).

Важно отметить, что *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Fissidens bryoides*, *Homalothecium sericeum*, *Isothecium alopecuroides*, *Niphotrichum canescens*, пока не отмеченные для хвойных лесов европейской широколиственной зоны в пределах Беларуси в целом, присутствуют на данной территории, но редки здесь.

Сравнение количественных показателей систематического разнообразия (пропорции бриокомпонента) хвойных лесов в целом, а также сосновых и еловых лесов, в частности, относительно геоботанических подзон свидетельствует об их большом сходстве (Таблица 6.3). Наибольшее значение данного показателя у бриофитов сосновых лесов подзон дубово-темнохвойных лесов и елово-грабовых дубрав (0,9), у

бриофитов еловых лесов этих подзон коэффициент общности флор не отличается от такового хвойных лесов в целом (0,86). При сравнении бриоразнообразия подзон елово-грабовых дубрав и широколиственно-сосновых лесов высокое сходство наблюдается относительно сосняков (0,79), ельников (0,77) и хвойных лесов в целом (0,76). В общем бриокомпонент подзоны елово-грабовых дубрав проявляет несколько большее сходство с бриокомпонентом подзоны дубово-темнохвойных лесов, чем с таковым подзоны широколиственно-сосновых лесов (0,66). У сосняков сходство данных бриокомпонентов выражено в большей степени (0,73), нежели у ельников (0,67).

Таблица 6.3. – Степень сходства бриокомпонентов хвойных лесов по геоботаническим подзонам

Подзоны	Значения коэффициента сходства видового состава бриокомпонентов по Л.И. Малышеву (k)		
	Хвойные леса	Сосняки	Ельники
дубово-темнохвойных лесов и елово-грабовых дубрав	0,86	0,90	0,86
елово-грабовых дубрав и широколиственно-сосновых лесов	0,76	0,79	0,77
дубово-темнохвойных лесов и широколиственно-сосновых лесов	0,66	0,73	0,67

В связи с тем, что подзона елово-грабовых дубрав является переходной и образована взаимным наложением бореальной и неморальной флор, не вполне целесообразно проводить сравнительный анализ данной подзоны с другими. Более оправдано рассматривать различия бриокомпонентов хвойных лесов, а также лесов сосновой и еловой формаций подзон дубово-темнохвойных и широколиственно-сосновых лесов, имеющих в пределах Беларуси наибольшие отличия в видовом составе (около 10% их бриоразнообразия).

**Экоморфы по отношению к влажности и трофности субстрата (среды).** В составе бриокомпонентов хвойных лесов сравниваемых подзон представлен весь набор их экоморф, как по влажности, так и по трофности, представленных в составе бриофлоры Беларуси.

Относительно **гидроморф** эти два сравниваемых бриокомпонента различаются незначительно, в основном за счет долей участия крайних групп (Таблица 6.4).

Бриокомпонент хвойных лесов подзоны широколиственно-сосновых лесов содержит несколько большую долю таких гидроморф, как мезофиты и гигрофиты, приблизительно равны по доле участия гигромезофиты и мезогигрофиты, а остальные гидроморфы несколько уступают таковым подзоны дубово-темнохвойных лесов. В лесах сосновой формации среди бриокомпонента южной подзоны только доля мезофитов незначительно превышает таковую видов северной подзоны, а гигрофиты несколько уступают им по доле своего участия. Относительно лесов еловой формации у видов южной подзоны в сравнении с северной несколько возрастает роль не только мезофитов, но и гигрофитов, гигромезофитов и мезогигрофитов. Всё это от-

ражает общее сходство системы хвойных лесов Беларуси.

Таблица 6.4. – Распределение гидроморф мохообразных хвойных лесов по контрастным геоботаническим подзонам

Гидроморфа	Подзона дубово-темнохвойных лесов						Подзона широколиственно-сосновых лесов					
	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельники	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельники	%
Мезоксерофиты	<b>9</b>	<b>3,3</b>	8	3,6	6	2,7	<b>5</b>	<b>2,1</b>	4	1,9	4	2,0
Ксеромезофиты	<b>38</b>	<b>13,9</b>	31	14,0	29	13,1	<b>32</b>	<b>13,2</b>	28	13,5	23	11,5
Мезофиты	<b>93</b>	<b>34,1</b>	71	32,0	83	37,4	<b>87</b>	<b>35,8</b>	73	35,3	79	39,5
Гигромезофиты	<b>40</b>	<b>14,7</b>	31	14,0	35	15,8	<b>35</b>	<b>14,4</b>	28	13,5	32	16,0
Мезогигрофиты	<b>18</b>	<b>6,6</b>	14	6,3	15	6,8	<b>16</b>	<b>6,6</b>	13	6,3	14	7,0
Гигрофиты	<b>46</b>	<b>16,8</b>	42	18,9	36	16,2	<b>44</b>	<b>18,1</b>	39	18,8	35	17,5
Гигрогидрофиты	<b>20</b>	<b>7,3</b>	19	8,6	11	5,0	<b>17</b>	<b>7,0</b>	17	8,2	8	4,0
Гидрофиты	<b>9</b>	<b>3,3</b>	6	2,7	7	3,2	<b>7</b>	<b>2,9</b>	5	2,4	5	2,5

Сравнение бриокомпонентов хвойных лесов Беларуси данных подзон по **трофоморфам** (Таблица 6.5) выявило, что в рассматриваемых подзонах доминирующими группами являются мезотрофы и мезоэвтрофы со сходными долями участия.

Таблица 6.5. – Распределение трофоморф мохообразных хвойных лесов по контрастным геоботаническим подзонам

Трофоморфа	Подзона дубово-темнохвойных лесов						Подзона широколиственно-сосновых лесов					
	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельники	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельники	%
Эвтрофы	<b>40</b>	<b>16,7</b>	25	12,8	36	18,6	<b>30</b>	<b>13,8</b>	18	9,8	29	16,4
Мезоэвтрофы	<b>73</b>	<b>30,5</b>	60	30,8	59	30,4	<b>70</b>	<b>32,3</b>	61	33,2	58	32,8
Эвмезотрофы	<b>9</b>	<b>3,8</b>	9	4,6	7	3,6	<b>9</b>	<b>4,1</b>	9	4,9	7	4,0
Мезотрофы	<b>78</b>	<b>32,6</b>	64	32,8	68	35,1	<b>70</b>	<b>32,3</b>	60	32,6	58	32,8
Олигомезотрофы	<b>31</b>	<b>13,0</b>	29	14,9	23	11,9	<b>31</b>	<b>14,3</b>	29	15,8	24	13,6
Олиготрофы	<b>8</b>	<b>3,3</b>	8	4,1	1	0,5	<b>7</b>	<b>3,2</b>	7	3,8	1	0,6

В подзоне дубово-темнохвойных лесов несколько большую роль играют эвтрофы, а в широколиственно-сосновых – олигомезотрофы. Это связано с тем, что в первой подзоне под хвойными лесами представлены несколько более богатые субстраты, а во второй – умеренно обеспеченные элементами питания. Относительно сосновой и еловой формаций данная тенденция повторяется.

Относительно **биоморф** (Таблица 6.6) в подзоне дубово-темнохвойных лесов несколько большее участие проявляют сплетения и дерновидная подушка, а в широколиственно-сосновых – ковры (особенно плоский и талломный), подушка и дерно-

вины. В сосняках в направлении север – юг в отличие от средних по хвойным лесам в целом показателей отмечается увеличение доли участия слабветвистых сплетений и уменьшение доли дерновидных подушек, а в ельниках отмечено и вовсе исключение последних из спектра биоморф, что связано с эдафической и климатической спецификой Полесья.

Таблица 6.6. – Распределение биоморф мохообразных по контрастных геоботанических подзонам

Биоморфа	Подзона дубово-темнохвойных лесов						Подзона широколиственно-сосновых лесов					
	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельники	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельники	%
Настоящая дерновина	77	28,3	60	27,0	56	25,6	70	28,6	57	27,5	52	26,4
Подушковидная дерновина	14	5,1	12	5,4	8	3,7	13	5,3	11	5,3	8	4,1
Мутовчато-ветвистая дерновина	25	9,2	25	11,3	16	7,3	23	9,4	23	11,1	15	7,6
Плоский ковер	86	31,6	68	30,6	80	36,5	79	32,2	66	31,9	72	36,5
Вертикально-ветвистый ковер	9	3,3	8	3,6	9	4,1	9	3,7	8	3,9	9	4,6
Талломный ковер	10	3,7	7	3,2	9	4,1	10	4,1	7	3,4	9	4,6
Дендронидная форма	4	1,5	4	1,8	4	1,8	4	1,6	4	1,9	4	2,0
Перисто-ветвистое сплетение	16	5,9	14	6,3	14	6,4	14	5,7	13	6,3	12	6,1
Разветвленно-ветвистое сплетение	12	4,4	9	4,1	10	4,6	9	3,7	7	3,4	7	3,6
Слабо-ветвистое сплетение	4	1,5	2	0,9	3	1,4	3	1,2	2	1,0	2	1,0
Гидрофитное сплетение	2	0,7	1	0,5	2	0,9	2	0,8	1	0,5	2	1,0
Дерновидная подушка	5	1,8	5	2,3	3	1,4	1	0,4	1	0,5	0	0,0
Подушка	8	2,9	7	3,2	5	2,3	8	3,3	7	3,4	5	2,5

Относительно **жизненных стратегий** в направлении север – юг заметно уменьшается доля участия бриопатентов экотопических, особенно в ельниках (Таблица 6.7), что связано с менее расчлененным рельефом в подзоне широколиственно-сосновых лесов, и соответственно нахождение хвойных сообществ в более однотипных экотопах.

Возрастание доли бриоэксплерентов при этом, вероятно, свидетельствует о меньшей стабильности экологических условий хвойных сообществ, что более выражено в сосняках, чем в ельниках, поскольку сосна является более слабым доминантом, чем ель.

Таблица 6.7. – Распределение мохообразных по жизненным стратегиям относительно контрастных геоботанических подзон

Жизненные стратегии	Подзона дубово-темнохвойных лесов						Подзона широколиственно-сосновых лесов					
	ВСЕГО	%	Сосняки	%	Ельники	%	ВСЕГО	%	Сосняки	%	Ельники	%
Бриовиоленты	<b>20</b>	<b>6,3</b>	19	7,1	16	6,0	<b>19</b>	<b>6,7</b>	19	7,7	15	6,3
Бриопатиенты ценоотические	<b>148</b>	<b>46,4</b>	126	47,4	120	45,1	<b>135</b>	<b>47,4</b>	117	47,6	111	46,8
Бриопатиенты экоотические	<b>124</b>	<b>38,9</b>	97	36,5	112	42,1	<b>101</b>	<b>35,4</b>	83	33,7	92	38,8
Бриоэксплеренты	<b>27</b>	<b>8,5</b>	24	9,0	18	6,8	<b>30</b>	<b>10,5</b>	27	11,0	19	8,0

Сравнение **географических элементов** бриокомпонентов хвойных лесов двух рассматриваемых подзон (Таблица 6.8) показало незначительное уменьшение количества бореальных, а также неморальных видов и их производных за счет сокращения распространения лесов еловой формации (Рисунок 6.1), и в то же время увеличения их долей участия (Рисунок 6.2).

Таблица 6.8. – Геоструктура мохообразных хвойных лесов по контрастным геоботаническим подзонам

Геоэлемент	Подзона дубово-темнохвойных лесов						Подзона широколиственно-сосновых лесов					
	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельники	%	Хвойные леса	%	Сосняки	%	Ельники	%
Бореальный	<b>114</b>	<b>44,2</b>	100	47,4	92	43,4	<b>109</b>	<b>47,2</b>	96	48,7	86	45,3
Неморальный	<b>51</b>	<b>19,8</b>	35	16,6	44	20,8	<b>47</b>	<b>20,3</b>	35	17,8	40	21,1
Бореально-неморальный	<b>23</b>	<b>8,9</b>	23	10,9	20	9,4	<b>22</b>	<b>9,5</b>	22	11,2	19	10,0
Средиземноморско-неморальный	<b>5</b>	<b>1,9</b>	4	1,9	5	2,4	<b>5</b>	<b>2,2</b>	4	2,0	5	2,6
Субсредиземноморско-неморальный	<b>1</b>	<b>0,4</b>	1	0,5	1	0,5	<b>1</b>	<b>0,4</b>	1	0,5	1	0,5
Бореально-монтанный	<b>15</b>	<b>5,8</b>	10	4,7	12	5,7	<b>8</b>	<b>3,5</b>	6	3,0	7	3,7
Неморально-монтанный	<b>14</b>	<b>5,4</b>	7	3,3	14	6,6	<b>9</b>	<b>3,9</b>	5	2,5	9	4,7
Бореально-неморально-монтанный	<b>2</b>	<b>0,8</b>	2	0,9	2	0,9	<b>2</b>	<b>0,9</b>	2	1,0	2	1,1
Субаркто-монтанный	<b>5</b>	<b>1,9</b>	4	1,9	4	1,9	<b>4</b>	<b>1,7</b>	3	1,5	4	2,1
Субаркто-бореально-монтанный	<b>3</b>	<b>1,2</b>	3	1,4	2	0,9	<b>3</b>	<b>1,3</b>	3	1,5	2	1,1
Аркто-альпийский	<b>3</b>	<b>1,2</b>	2	0,9	1	0,5	<b>0</b>	<b>0,0</b>	0	0,0	0	0,0
Субаркто-бореальный	<b>2</b>	<b>0,8</b>	2	0,9	2	0,9	<b>1</b>	<b>0,4</b>	1	0,5	1	0,5
Субарктический	<b>5</b>	<b>1,9</b>	4	1,9	3	1,4	<b>3</b>	<b>1,3</b>	3	1,5	2	1,1
Аридный	<b>5</b>	<b>1,9</b>	4	1,9	4	1,9	<b>7</b>	<b>3,0</b>	6	3,0	6	3,2
Космополит	<b>10</b>	<b>3,9</b>	10	4,7	6	2,8	<b>10</b>	<b>4,3</b>	10	5,1	6	3,2





Рисунок 6.1. – Геоструктура бриокомпонентов хвойных лесов по подзонам

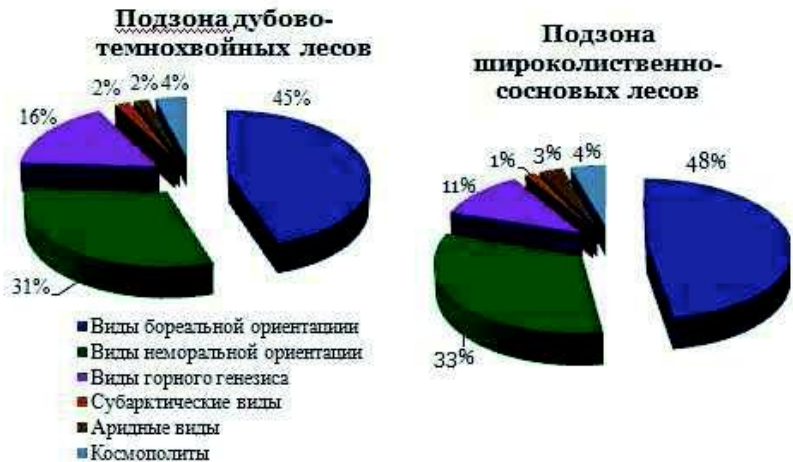


Рисунок 6.2. – Геоструктура бриокомпонентов хвойных лесов по контрастным геоботаническим подзонам (доли участия)

Это объясняется тем, что виды бореальной ориентации удерживаются в хвойных сообществах в направлении север-юг, создающих в неморальной зоне благоприятные для них условия.

Вместе с тем доля видов горного генезиса снижается в этом же направлении, что связано практически с отсутствием в подзоне широколиственных лесов естественных каменистых субстратов и менее расчлененным рельефом, а доля аридных видов, наоборот, повышается.

В данную подзону субарктические виды проникают вместе с хвойными лесами и в какой-то мере являются их спутниками, что в целом не отвечает характеру зональной принадлежности данной территории.

Бриокомпонент хвойных сообществ, как и вся бриофлора Беларуси, носит неморально-бореальный характер с заметным участием видов, проявляющих горные связи. Субарктические виды сосредоточены преимущественно в северной части Беларуси. Эколого-географическое распределение видов мохообразных указывает на сложную его зависимость от факторов среды произрастания.

### 6.3 Полесская хорологическая дизъюнкция

На территории Полесья региональная хорологическая дизъюнкция в ареалах многих умеренно теплолюбивых и влаголюбивых видов сосудистых растений изучена и обоснована В.И. Парфеновым (1964, 1980, 1983), который указывает, что в Полесье вследствие климатических и почвенно-гидрологических его особенностей действие экстремальных условий произрастания на виды, находящиеся здесь на границах географического распространения, проявляется наиболее заметно, что, в первую очередь, связывается с дефицитом влажности.

В числе мохообразных в составе бриокомпонента хвойных лесов Беларуси наряду с видами широкого распространения, ареал которых простирается далеко к югу за пределы республики, представлены бриофиты, проявляющие полесскую или южнополесскую дизъюнкции (Рыковский, Шабета, 2014). Это Предполесье или северные рубежи Полесья – Волыно-Подольская возвышенность и Восточные Карпаты, северная половина Полесья – Волыно-Подольская возвышенность и Восточные Карпаты. Данные виды сосредоточены большей частью на северо-западе от Полесья. Следует отметить, что группа видов, в первую очередь, печеночников (*Barbilophozia lycopodioides*, *Tritomaria exectiformis*, *T. quinquedentata*, *Scapania paludicola*, *Frullania tamarisci*) давно не обнаруживаются в Беларуси и, возможно, уже исчезла с территории республики. Однако без них не будет достигнуто полноты рассмотрения бриофитов, проявляющих определенную дизъюнкцию в Полесье.

К бриофитам хвойных лесов Беларуси, не отмеченным на всей территории Полесья (Белорусско-Украинского), относится 9 видов: *Lophozia ascendens*, *Tritomaria exectiformis*, *T. quinquedentata* (печеночники); *Andreaea rupestris*, *Encalypta streptocarpa*, *Dicranum majus*, *Campylopus flexuosus*, *Tortella tortuosa*, *Rhynchostegium confertum* (мхи). Из этих видов 8 обнаруживают общеполесскую дизъюнкцию, тогда как *Campylopus flexuosus* отмечен только в Предполесье, а южнее, на территории Украины, вообще неизвестен. Оба вида *Tritomaria* отмечены на северном рубеже Полесья.

Большинство видов, проявляющих данную дизъюнкцию, южнее Полесья встречаются затем в Восточных Карпатах (Бойко, 1999, Вирченко, 1991). Исключение составляет *Rhynchostegium confertum*, отмеченный после полесской дизъюнкции только в Ополье. Однако такие виды, как *Encalypta streptocarpa* и *Tortella tortuosa*, после общеполесской дизъюнкции обнаруживаются не только в Восточных Карпатах, но также в лесостепи и степи (территория Украины). Эти виды, являются кальцефилами и, вероятно, не находят подходящего субстрата для поселения в области Полесья, хотя для них здесь и отсутствует климатический стресс. Вместе с тем в Беларуси данные виды ограничены ее северо-западной частью. Остальные вышеупомянутые бриофиты проявляют климатическую обусловленность. Их отсутствие в Полесье объясняется здесь в основном иссушительным стрессом (своего рода аналогом степного климата с учетом почвенно-гидрологических особенностей региона). Вместе с тем в этом отношении выделяется *Andreaea rupestris*, поскольку для данного эпилита подходящий субстрат в Украинском Полесье представлен в связи со значительным выходом на дневную поверхность древних силикатных кристаллических пород.

Южнополесскую дизъюнкцию (бриофиты не заходящие южнее, за пределы Белорусского Полесья) проявляет 16 видов. Это *Pellia neesiana*, *Moerckia flotoviana*, *Calypogeia integristipula*, *Bazzania trilobata*, *Cephaloziella elachista*, *Orthocaulis attenuatus*, *Barbilophozia lycopodioides*, *Solenostoma gracillima*, *S. sphaerocarpa*, *Sphagnum balticum*, *Atrichum angustatum*, *Fissidens osmundoides*, *Didymodon rigidulus*, *Bryum dichotomum*, *B. moravicum*, *Breidleria pratensis*. В их числе – печеночников – 9, мхов – 7, в т.ч. сфагновых – 1, бриевых – 6, т.е. печеночников – несколько повышенное количество, что связано с их большей требовательностью к влажности среды. В субстратном отношении данные виды – в основном эпигейды, тогда как типичные эпифиты среди них отсутствуют. Вообще все эпифиты, известные в Белорусском Полесье, представлены и в Украинском Полесье, поскольку Полесье в целом являет собой неморальную зону, для которой характерны эпифиты.

Соответственно, из бриофитов аборигенных хвойных лесов Беларуси для Украинского Полесья не указывается 25 видов, в том числе 9 – печеночники и 16 – мхи (1 сфагновый, 1 андреевый и 14 бриевых).

Северополесскую дизъюнкцию в области Белорусского Полесья проявляют 7 видов. Среди них такие печеночники, как *Schistochilopsis incisa*, *Lophozia longiflora*, а также мхи *Grimmia muehlenbeckii*, *G. pulvinata*, *Bucklandiella heterosticha*, *Hedwigia ciliata*, *Pterigynandrum filiforme*. Данные печеночники, судя по их субстратной приуроченности и общему распространению, могут быть обнаружены и здесь, тогда как отсутствие вышеупомянутых эпилитных мхов связано с тем, что в Белорусском Полесье древние кристаллические породы на дневную поверхность не выходят, нет здесь и силикатных валунов как скандинавских отторженцев. Только на крайнем юге Беларуси в окрестностях д. Глушковичи на группе силикатных камней отмечены эпилиты *Bucklandiella heterosticha*, *Hedwigia ciliata*, *Paraleucobryum longifolium* (последний встречается еще лишь на северном рубеже Полесья).

Из числа вышерассмотренных видов проявляют дизъюнкцию «Беларусь –

Карпаты, Прикарпатье» – 12. Это печеночники *Pellia neesiana*, *Calypogeia integristipula*, *Bazzania trilobata*, *Cephaloziella elachista*, *Orthocaulis attenuatus*, *Solenostoma gracillima*, *S. sphaerocarpa*, *Lophozia ascendens*, *Tritomaria exectiformis*, *T. quinqueidentata* (10 видов), и мхи *Andreaea rupestris*, *Dicranum majus* (2 вида). Данная хронологическая особенность не случайна, и отражает прерванные пути миграции видов мохообразных, скорее всего, из Восточных Карпат к северу после таяния материкового ледника, в голоцене. Большинство этих видов связано с тенистыми, сырыми (словыми и др.) лесами, в которых создается более устойчивый и влажный микроклимат, благоприятный для произрастания ряда юнгерманиевых печеночников. Такой же дизъюнкцией характеризуются *Encalypta streptocarpa*, *Tortella tortuosa*, *Didymodon rigidulus*, *Bryum dichotomum*, но они встречаются также, как отмечено выше, в лесостепи и степях.

Наряду с этими видами также имеется группа бриофитов, заходящих с севера в Украинское Полесье (в основном Западное, более влагообеспеченное). К ним относятся 9 видов: печеночники – *Cephalozia catenulata*, *Odontoschisma denudatum*, *Lophozia ventricosa*, *Mylia anomala*, *Nardia geoscyphus*, *Scapania paludicola*, сфагновые мхи – *Sphagnum riparium*, *Sph. wulfianum* и печеночник *Calypogeia muelleriana* (Правобережное Полесье). Здесь представлены исключительно печеночники (7 видов) и сфагновые мхи (2 вида). Все эти виды отличаются повышенной требовательностью к влагообеспеченности условий произрастания, чем и ограничено их распространение в южном направлении. *Scapania paludicola*, судя по ее ареалу, может произрастать и в Белорусском Полесье.

*Pogonatum nanum* и *Mnium hornum* отмечены в Белорусском и Украинском (Западном) Полесье, а затем в Карпатах (Прикарпатье) и в Крыму, тогда как известные к северу от Полесья *Frullania tamarisci* и *Campylium protensum* представлены в Западном Полесье (Украина) и проявляют здесь дизъюнкцию с Карпатами (Прикарпатье) и Крымом. В отношении местонахождений этих видов в Полесье и севернее прослеживаются их монтанные связи в миграционном аспекте.

Всего общеполесской, южнополесской, а также северополесской дизъюнкцией характеризуется 32 вида (14 – печеночники, 18 – мхи). Вместе с бриофитами, которые с севера заходят на территорию Украинского Полесья, это составляет 41 вид, т.е. в той или иной мере полесскую дизъюнкцию проявляет 15,7% представителей бриокомпонента хвойных лесов Беларуси, что имеет климатическую или субстратную обусловленность.

## Глава 7 СОЗОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

В настоящее время около трети видов в составе бриофлоры Беларуси относится к редким, хотя и в разной степени (Рыковский, Масловский, 2004, 2009), в том числе некоторые из них являются очень редкими, обнаруженными давно и еще пока не подтвержденными. При этом следует учитывать, что многие из них значительно сократили свое распространение, а некоторые вообще могли исчезнуть. Это, возможно, вызвано воздействием комплекса антропогенных факторов и, главным образом, антропогенной трансформацией природной среды, прежде всего, осушением и сельскохозяйственным освоением земель, их промышленным и транспортным загрязнением, а также сплошной рубкой высоковозрастных древостоев природного происхождения на обширной территории.

В хвойных лесах Беларуси наряду с обычными бриофитами отмечен и ряд редких и очень редких видов, в том числе подлежащих строгой или профилактической охране (Природа Беларуси, 2014, Красная книга Республики Беларусь, 2005, 2015).

Согласно документу (Красная книга..., 2015), к числу охраняемых на национальном уровне из бриофитов хвойных лесов относятся 12 видов, из них 3 вида – I-ой категории охраны (CR – виды, находящиеся на грани исчезновения – *Andreaea rupestris*, *Campylopus flexuosus*, *Moerckia flotoviana*), 4 вида – II-ой (EN – исчезающие виды – *Cephaloziella elachista*, *Lophozia ascendens*, *Pelekium minutulum*, *Tortella tortuosa*), и 5 видов – III-ей (VU – уязвимые виды – *Cephalozia catenulata*, *Dicranum viride*, *Neckera pennata*, *Paraleucobryum longifolium*, *Pseudobryum cinclidioides*).

Профилактической охране по тому же документу подлежат 5 видов (DD – недостаточно изученные – *Buxbaumia aphylla*, *Geocalyx graveolens*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Orthocaulis attenuatus*, *Pseudoscleropodium purum*). Эти виды не равноценны по степени своего распространения в Беларуси. Среди них в хвойных лесах в настоящее время по своей редкости выделяется *Geocalyx graveolens*.

Такие вышеупомянутые охраняемые или подлежащие профилактической охране виды, как *Buxbaumia aphylla*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Neckera pennata*, не являются редкими на территории Беларуси, но подлежат охране, поскольку включены в Красную книгу мохообразных Европы или в другие охранные документы общеевропейского значения.

Редкими на территории Беларуси видами являются – *Orthocaulis attenuatus*, *Pseudoscleropodium purum*.

В составе бриокомпонента хвойных сообществ очень редкими для Беларуси являются такие виды, как *Atrichum angustatum*, *Mnium hornum*, *Sciuro-hypnum reflexum*. Данные виды приводятся для территории Беларуси из одного-двух мест произрастания.

Из числа других редких (или слабо изученных хорологически в составе бриофлоры Беларуси) видов в хвойных лесах встречаются *Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia longiflora*, *Ptilidium ciliare*, *Riccardia multifida*, *Solenostoma sphaerocarpum*, *Bryum amblyodon*, *B. dichotomum*, *B. pallens*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Campylium protensum*, *Dicranella crispa*, *Dicranum spurium*, *Encalypta streptocarpa*, *Hygroamblystegium humile*, *Hygroamblystegium tenax*, *Kindbergia praelonga*, *Mnium lycopodioides*, *Pleuridium subulatum*, *Pogonatum nanum*, *Sphagnum riparium*, *Sphagnum quinquefarium*, *Sphagnum wulfianum*, *Splachnum ampullaceum*, *Stereodon fertilis*, *Weissia controversa*.

Такие виды, как *Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia ascendens*, *Lophozia longiflora*, *Orthocaulis attenuatus*, *Campylium protensum*, *Dicranum majus*, *Encalypta streptocarpa*, *Mnium lycopodioides*, *Pelekium minutulum*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Sphagnum quinquefarium* известны в хвойных лесах на территории Беларуси только в Поозерье.

Ряд видов (*Liochlaena lanceolata*, *Andreaea rupestris*, *Bryum bimum*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Campylopus flexuosus* и др.) не заходят южнее границы сплошного распространения ели, а *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium androgynum*, *Tortula acaulon*, *Weissia controversa* – севернее данной границы.

Такие виды, как *Cephaloziella hampeana*, *Moerckia flotoviana*, *Tortula lanceola*, отмечены в хвойных лесах только для территории Полесья.

Впервые указаны для хвойных сообществ подзоны дубово-темнохвойных лесов *Homalothecium lutescens*, *Stereodon fertilis*, а для подзоны елово-грабовых дубрав – *Campylopus flexuosus*, приводимый ранее (Szafnagel, 1908) только для Пуховичского района Минской области. С учетом крайней редкости этот вид включен в Красную книгу Беларуси (4-ое издание).

Некоторые редкие бриофиты упоминаются для хвойных сообществ в бриологических публикациях прошлых лет. К таким видам можно отнести *Pogonatum nanum*, который на рубеже 19-го и 20-го веков нередко встречался в западной части Белорусского Полесья (Алексенко, 1898, 1900, 1901).

Согласно А.С. Лазаренко (1951), на территории Беларуси в 30-ые годы прошлого столетия нередко встречались такие виды, как *Phascum cuspidatum*, *Barbula convoluta*, *Tortula subulata*, *Didymodon acutus*, *Weissia controversa* и некоторые другие. Эти виды предположительно могут быть приведены для хвойных лесов, хотя Г.Ф. Рыковский и О.М. Масловский (2009) отмечают, что большинство из них уже давно не обнаруживается.

Часть редких видов бриофитов, которые ранее указывались для флоры Беларуси, могли исчезнуть из-за большой антропогенной нагрузки на природный комплекс республики (осушительная мелиорация и сельскохозяйственное освоение земель, вырубка лесов, широкое использование минеральных удобрений и гербицидов при ведении сельского хозяйства и др.). К таким видам можно отнести *Pogonatum aloides*, *Encalypta ciliata*, *E. vulgaris*, *Aloina ambigua*, *A. rigida*, *Weissia brachycarpa*, *Dicranodontium asperulum*, *Dicranella subulata*, *Pohlia atropurpurea*, *Bryum*

*cyclophyllum*, *B. longisetum*, *B. uliginosum*, *Bartramia pomiformis*, *Timmia megapolitana*, а также виды родов *Ulota*, *Ditrichum*, *Dicranoweissia* и другие.

Вместе с тем с разной степенью вероятности для флоры Беларуси предположительно приводятся 14 видов бриевых мхов (Рыковский, Масловский, 2009) с учетом их распространения на соседних территориях, из которых 8 можно отнести к хвойным сообществам: *Pogonatum dentatum*, *Polytrichum pallidisetum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Buxbaumia viridis*, *Tortella fragilis*, *Fissidens dubius*, *F. rigidulus*, *Distichium capillaceum*.

Среди печеночников хвойных лесов Беларуси к редким и очень редким видам, которые, возможно, уже исчезли, относятся *Barbilophozia barbata*, *B. lycopodioides*, *Tritomaria exectiformis*, *T. quinquedentata*, *Scapania curta*, *S. paludicola*, *S. nemorosa*, *Frullania tamarisci* и некоторые другие.

Мохообразные входят в состав автотрофного компонента биосферы – базового ее звена, от которого произведен гетеротрофный компонент экосистем. В такой связи имеющееся биоразнообразие в обстановке сильного антропогенного давления заслуживает сохранения. Биоразнообразие бриофитов может сохраняться на нескольких уровнях: популяционно-видовом, ценолитическом (в составе растительных сообществ) и пространственно-экосистемном – в системе экологических коридоров или, точнее, восстанавливаемых природно-миграционных русел (Парфёнаў і інш., 1982). При этом максимально учитываются возможные пути миграции организмов и адаптивные возможности бриофитов в заселении разнообразных субстратов как природного, так и антропогенного происхождения.

Сохранение отдельных популяций, как и включающих их отдельных сообществ, имеет временное значение, поскольку не учитывает сукцессионных процессов. Вид сохраняется до тех пор, пока сохраняется его эконоша или ее аналоги. С исчезновением его исторически сложившейся эконоши никакие искусственные мероприятия этот вид как этап эволюции не спасут (Рыковский, Парфенов, 2006).

Существующие в настоящее время в умеренных широтах Голарктики виды образуют флоры, сформировавшиеся в результате резвакуационно-миграционных процессов под влиянием четвертичных событий. Эти экстремальные события уже элиминировали многие виды третичного периода, а сохранились более адаптированные к условиям голоцена виды и их комплексы. В такой связи антропогенная элиминация данных видов создает опасный для природного экологического равновесия прецедент в будущем, при дальнейших климатических изменениях.

Сохранение биоразнообразия на популяционно-видовом уровне (как отмечено выше), на который ориентируют Красные книги, не имеет радикального, долговременного значения. Для этого должно быть обеспечено беспрепятственное протекание микроэволюционно-миграционных процессов, создающих возможность для видов адаптироваться к непрерывным динамическим процессам. Обеспечение этого возможно только путем создания разветвленной, пространственно непрерывной системы охраняемых природных территорий (Рыковский, Парфенов, 2008). Установление современного состояния биоразнообразия и его распределения в территориально-

ценоотическом отношении – лишь исходный момент для решения проблемы охраны на долговременной основе.

Следует отметить, что в отличие от флоры сосудистых растений, которая пополняется за счет значительного проникновения на территорию республики адвентивных видов, в составе бриофлоры таких видов пока не обнаружено (Рыковский, Сакович, 2014). Здесь не приходится уповать на кажущуюся легкость переноса спорами. Отсутствие их поступления приводит к одностороннему сокращению биоразнообразия мохообразных, ее неуклонному обеднению. Такую ситуацию следует учитывать в подходе к вопросу охраны растительного мира. При этом необходимо принимать во внимание, что мохообразные относятся к тем автотрофам, которые заполняют бреши в растительном покрове и являются уплотняющим его фактором.

Среди редких видов следует различать редкие по естественным причинам (реликтовые и другие) и редкие вследствие воздействия комплекса антропогенных факторов. Негативные факторы последнего характера легче определяются и лучше поддаются антропогенной регулировке. При этом, ослабляя, в некоторой мере, конкурентные отношения в сообществах и создавая различные ниши, антропогенное воздействие может способствовать сохранению и даже расселению некоторых редких видов.

Исчезновение многих пионерных видов – объективный процесс, который не может быть приостановлен, хотя более реально сохранение редких видов в составе растительных сообществ и их комплексов, в том числе лесных. Вместе с тем исчезновение многих пионерных видов как первичных почвообразователей – негативный фактор.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные целенаправленные бриологические исследования позволили установить, прежде всего, с достаточной репрезентативностью видовой состав бриокомпонента преобладающих в лесном фонде Беларуси аборигенных хвойных лесов, в том числе мохообразных азональных сосновых и зональных еловых лесов. Представлена разносторонняя характеристика бриокомпонента данных лесов – таксономической, биоморфологической, экологической и географической его структуры и в этих аспектах на основе сравнительного анализа отличительные особенности сообществ сосновой и еловой формаций (Шабета, 2014 а, Shabeta, Rykovsky, 2015).

Согласно таксономическому анализу бриокомпонента хвойных лесов на территории Беларуси в целом сравнительно богат. В нем установлено 255 видов (57,3% от состава бриофлоры региона) из 134 родов, 65 семейств, 21 порядка, 7 классов и 2 отделов). Для хвойных лесов Беларуси нами выявлено 59 новых видов (23% от общего числа видов хвойных лесов Беларуси).

Сосновые леса несмотря на значительное превосходство по занимаемым площадям и широте спектров типов леса в сравнении с еловыми, практически не отличаются от последних по числу видов мохообразных (соответственно 207 и 208), а также видовой представленности таксонов всех уровней. Эта особенность обусловлена тем, что сосновые леса значительно уступают еловым по степени устойчивости микроклимата и по трофности занимаемых ими эдафотопов, что обуславливает в сосняках большее разнообразие пионерных бриофитов, а также наличие видов, выносящих экстремальные условия среды, а в ельниках – повышенное разнообразие печеночников и некоторых других представителей мохообразных, с большей требовательностью к уровню влажности среды и трофности субстрата.

Относительно бриофлоры Беларуси в целом бриокомпонент хвойных лесов составляет 84,4% разнообразия семейств, а в ведущей десятке семейств отличается порядком их расположения: здесь теряют свои позиции лидирующие во флоре Беларуси семейства *Pottiaceae* и *Bryaceae*, а их места занимают более ценотчески связанные *Brachytheciaceae*, *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, что отражает их биотопическое разнообразие. Более высокая видовая насыщенность семейств мхов в лесах сосновой формации по сравнению с еловой отражает меньшую степень «сборности» бриокомпонента первых и свидетельствует о большем его соответствии условиям произрастания представителей отдела мхов, нежели печеночников. Бриокомпонент хвойных лесов относительно беден болотными видами бриевых мхов, характеризуясь повышенной долей участия сфагновых различной экологии. Также особенностью исследуемого бриокомпонента является высокое положение в спектрах родов таких таксонов, как *Sphagnum*, *Bryum*, *Dicranum*, *Plagiomnium*, *Brachythecium*, *Plagiothecium*, что характерно для переходных неморально-бореальных бриофлор. Таким образом, бриокомпонент аборигенных хвойных лесов Беларуси характеризуется сравнительно

высоким таксономическим разнообразием, и его систематическая структура имеет ряд черт, общих для большинства бриофлор севера Голарктики.

В связи с важной функцией в жизнедеятельности мохообразных биоморфологических особенностей их изучению относительно мохообразных хвойных лесов уделено должное внимание. В результате выявлено 13 форм роста. Среди них 82,0% видов представлено группами форм роста дерновина и ковер. В процессе адаптации к условиям внешней среды разные жизненные стратегии, в частности могут определять развитие одинаковых жизненных форм. Бриокомпонент хвойных лесов не выходит за рамки основных жизненных стратегий бриофитов как группы растений, которым более отвечают патиентность и эксплерентность (бриопациенты – 82,5% и бриоэксплеренты – 10,6%). Наиболее крупная группа, включающая около половины бриофитного разнообразия хвойных лесов – бриопациенты ценотические, представленные в основном эпигеидами. Особенностью бриокомпонента сосновых лесов является несколько пониженная доля участия бриопациентов экотопических (35,4%) в сравнении с еловыми (41,0%), что связано с меньшей представленностью экотопической составляющей первых. Несколько большая доля бриоэксплерентов в сосновых лесах (10,6%) по сравнению с еловыми (7,7%) связана с менее выраженной эдификаторной ролью сосны в сравнении с елью, что определяет степень устойчивости экологической обстановки. Пионерный образ жизни и стратегии освоения недоступных сосудистым растениям мест произрастания позволяют бриофитам уклоняться от конкуренции с сосудистыми растениями, благодаря чему и проявляют своего рода синатропность, приуроченность к ценотически нарушенным и антропогенным местам произрастания.

Стратегию мохообразных как наземных гаплонтов определяют конкурентные отношения с сосудистыми растениями как наземными диплонтами, которые более адаптированы к условиям материковой части планеты. В значительно меньшей мере поведение мохообразных зависит от их собственных взаимоотношений и конкуренции с лишенобиотой (экстремальные места произрастания). Отсюда вытекает то, что основными стратегиями мохообразных является уклонение от конкуренции с трахеофитами и в связи с этим повышение выносливости к непосредственному воздействию абиотической среды. Если следовать более дробному подразделению бриофитов по жизненным стратегиям на эксплеренты, пациенты ценотические, пациенты экотопические и виоленты, то предположительно исходной стратегией их явилась ценотическая патиентность. Эта стратегия обязана адаптации мохообразных в составе сообществ трахеофитов среднего палеозоя в напочвенном ярусе. Все остальные жизненные стратегии производны от данной стратегии как следствие адаптации мохообразных к определенному типу условий экзогенной среды. Следствием избранной видом стратегии является реакция на типовые условия внешней среды, ведущая к выработке соответствующей биоморфы, имеющей у мохообразных особо важное значение в связи со спецификой их организации. Биоморфе у этих организмов зачастую отвечает несколько адаптаций, что способствует пространственной и экологической радиации того или иного таксона. В такой связи во времени возможно расши-

рение исходной экониши или освоение других экониш, отвечающих иным стратегиям, если это позволяют потенциальные возможности данной биоморфы и, прежде всего, возможность ее закрепления на данном субстрате. Поскольку жизненные стратегии у мохообразных направлены на сохранение вида, то они могут меняться в зависимости от конкретных экологических условий, включая конкурентные отношения. Здесь играет определенную роль степень замкнутости экониш, т.е. их специфика. Наиболее отвечает генеральным стратегиям мохообразных эксплерентность и пациентность экотопическая, поскольку при этом виды наиболее уклоняются от конкуренции с трахеофитами, осваивая свободные или недоступные для последних субстраты. В обстановке лесных сообществ наиболее распространенный способ изменения стратегии ценотическая пациентность – переход на такие обычные лесные субстраты, как колодник и кора древесных растений, т.е. проявление стратегии экотопическая пациентность. При этом данные бриофиты могут либо, как и прежде, произрастать и на почве или полностью переходят на кору живых деревьев или на гниющий колодник, утрачивая пациентность ценотическую и становясь пациентами экотопическими. В таких случаях в ходе последующей эволюции может изменяться видовая сущность и на этой основе возникать таксоны более высокого ранга. Такие лесные субстраты, как почва – гниющий колодник – кора живых деревьев образуют экологический ряд для мохообразных, который имеет и обратную последовательность. Однако кора на стволах ели и тем более сосны неблагоприятна для поселения мохообразных.

Виоленты согласно определению ведущих жизненных стратегий мохообразных для них нехарактерны. Однако особое положение в этом аспекте занимают сфагновые мхи. Сформировавшись в крайне экстремальных экологических условиях (избыточное увлажнение при очень слабом минеральном питании), сфагновые мхи благодаря приобретенной ими специализации и биоморфе мутовчатая дерновина (а это экологически очень важно) способны изменять среду произрастания таким образом, что становятся основными эдификаторами, т.е. виолентами, определяющими условия произрастания для трахеофитов и других растений.

Особенности организации бриофитов предопределяют особую значимость для них такого абиотического фактора, как влажность среды, хотя потребности мохообразных в отношении трофности субстрата далеко не одинаковы. Вместе с тем по отношению к влажности среды и трофности субстрата бриокомпонент хвойных лесов представлен всеми экоморфами, известными в Беларуси. Из гидроморф наиболее выделяются мезофиты (в сосняках – 78 видов, в ельниках – 84), из трофоморф – мезотрофы (66 и 68 соответственно), представляющие каждый около трети видового состава. По соотношению экоморф проявляется значительная разница между мхами и печеночниками: среди первых существенно преобладают мезоэвтрофные мезофиты, а среди вторых – мезотрофные мезофиты и гигромезофиты, что связано со спецификой субстратной приуроченности последних в хвойных лесах.

Бриофиты занимают широкий спектр экониш хвойных лесов в соответствии со своими основными стратегиями – уклонением от конкуренции и повышением вы-

носности. Основные жизненные стратегии мохообразных нами рассматривались на примере конкурентных отношений с наиболее распространенными сосудистыми растениями как победителями в борьбе за существование. Из экогрупп преобладают эпигеиды – 196 видов или 76,9% бриоразнообразия хвойных лесов (в сосняках – 169, в ельниках – 155), а также эпиксилы – 118 видов или 46,3% (95 и 108). Эпигеиды – наиболее гетерогенная группа, характер размещения представителей которой зависит от абиотических факторов и структуры лесных сообществ. К облигатным эпигеидам относятся 74 вида мхов. Несколько меньшая видовая представленность эпиксиллов в сосновых лесах сравнительно с еловыми связана с пониженным уровнем влажности микроклимата в первых. Облигатных эпиксиллов – 9 видов (в основном печеночников). Эпифитная фракция хвойных лесов составляет 99 видов или 38,8%. В сосняках она беднее (77 видов), чем в ельниках (93 вида), что особенно характерно для настоящих эпифитов (12 – в сосняках, 22 – в ельниках). Это вызвано меньшей представленностью широколиственных пород и осины в сосновых лесах, что связано в том числе и с пониженной трофностью их эдафотопов. Что касается эпилитов (в широком понимании, т.е. видов отмеченных на камнях, а силикатные валуны широко распространены в лесах особенно Поозерья) хвойных лесов, то они представлены в основном бриофитами с более или менее широкой экологической амплитудой – 72 вида или 28,2% (в сосняках – 64 вида, в ельниках – 59). Облигатных эпилитов отмечено всего 9 видов – в основном в сосновых лесах в связи с меньшей степенью затененности в отличие от ельников. Каменистый субстрат не обязателен в лесных сообществах и слабо отражает специфику бриокомпонента в этих условиях, но игнорировать этот субстрат, столь широко распространенный в лесах, особенно в северной части Беларуси, считаем не целесообразным. Копрофиты представлены единственным видом (*Splachnum ampullaceum*) таковых во флоре Беларуси, выявленным в заболоченном сосняке. Анализ субстратной приуроченности бриофитов хвойных лесов показал наибольшее соответствие экологическим условиям данных лесов групп эпигеидов и эпиксиллов. Виды мохообразных, являющиеся облигатными эпифитами и эпилитами слабо отражают специфику экологических условий хвойных лесов, но не принимать во внимание данные субстраты в хвойных лесах при рассмотрении их бриокомпонента считаем не целесообразным.

Впервые приведена разносторонняя характеристика мохообразных типов леса сосновой и еловой формаций на всей территории Беларуси по экологическим рядам с выделением комплексов видов бриофитов, характерных для отдельных типов леса или их относительно сходных групп. В сосновой формации в отличие от еловой представлены некоторые экстремальные по экологическим условиям типы леса с пониженной трофностью эдафотопов при недостаточном или избыточном увлажнении, что отражается на составе их бриокомпонента. Мохообразные лесного сообщества, прежде всего, хвойного леса, где их роль наиболее значительна, в связи со спецификой своей организации являются чувствительным показателем микроклимата, сложившегося в том или ином фитоценозе. При этом микроклимат индицируют в сложных сообществах не отдельные виды мохообразных, а их комплексы, включая не

только эпигеиды, но также эпиксилы и эпифиты, повышено реагирующие на уровень влажности среды. Выявлены специфичные (дифференциальные) виды как отличительные показатели экологических условий лесов сосновой (47 видов) и еловой (43 вида) формаций, что характеризует особенности состояния и динамики этих лесов. Интегральных (общих) видов мохообразных хвойных лесов Беларуси – 165. Характерными для отдельных типов сосновых и еловых лесов или их групп и отражающими экологические условия данных сообществ являются 56,9% видов мохообразных хвойных лесов.

Учитывая то, что мохообразным свойственны более обширные географические ареалы, целесообразен хронологический анализ мохообразных хвойных лесов, как преобладающих в лесном фонде Беларуси. В географической структуре их бриокомпонента выделены 14 элементов и группа космополитов. В сосняках среди мохообразных отмечается несколько большая доля участия бореальной группы (48,4%), в сравнении с ельниками (44,2%), вместе с тем доля участия видов неморальной группы в первых несколько ниже (29,5%), чем в последних (32,6%). Группа элементов горного генезиса по доле участия в бриокомпоненте сосняков (12,7%) уступает таковой в ельниках (16,2%), что связано с меньшим соответствием экологических условий сосновых лесов в пределах Беларуси видам горного генезиса в сравнении с еловыми и находит определенное отражение в полесской хронологической дзъюнкции. Также здесь представлена небольшая доля как аридных, так и субарктических видов в связи с их историческим предпочтением иных сообществ. Космополитов больше в сосняках (4,6%), чем в ельниках (2,8%), что отвечает менее стабильному экологическому режиму в первых. Бриокомпонент хвойных лесов носит неморально-бореальный характер с участием видов горного генезиса, отражающий реэвакуационно-миграционный характер происхождения их бриофитного компонента, как и бриофлоры Беларуси в целом.

Ограничены территорией, расположенной севернее подзоны елово-грабовых дубрав – 32 вида мохообразных (в сосняках – 19 видов, в ельниках – 25), а южнее ее – 8 видов (7 и 6 соответственно). С севера на юг отмечается закономерное сокращение общего количества видов мохообразных в сосняках с 200 до 186, а в ельниках – с 203 до 181. Хронологический анализ представителей бриокомпонента хвойных лесов показал, что в них выделяется группа бриофитов, проявляющих общеполесскую, южнополесскую и северополесскую дзъюнкции (31 вид), что совместно с бриофитами, несколько заходящими с севера на территорию Украинского Полесья, составляет 40 видов (15,7% мохообразных хвойных лесов Беларуси) и связано со спецификой природных условий Полесья – климатическими и эдафическими его особенностями.

В составе бриокомпонента хвойных лесов выявлены 12 видов, подлежащих строгой охране, 5 – профилактической, а также 3 очень редких вида и 26 – редких или слабо изученных в отношении распространения. В составе бриофлоры в отличие от флоры сосудистых растений не отмечено адвентивных видов. В связи с этим на территории Беларуси в настоящее время происходит одностороннее сокращение

бриоразнообразия, что указывает на специфику в вопросе сохранения мохообразных. Для них особенно важно воссоздание природно-миграционных экологических русел на обширной территории (панъевропейская система).

Результаты проведенного комплексного исследования мохообразных вносят определенный вклад в познание состава и структуры аборигенных хвойных лесов в пределах Беларуси и тем самым в значительной мере дополняют данные, имеющиеся по сосудистым растениям этих сообществ, которым уделялось значительно большее внимание, и являются первой достаточно полной сводкой по составу и структуре их бриокомпонента.

Создана гербарная коллекция (около 5000 образцов) мохообразных хвойных лесов Беларуси, пополнившая фонды гербария Института экспериментальной ботаники НАН Беларуси – научного объекта, составляющего национальное достояние Республики Беларусь (Постановление Совета Министров РБ от 11.06.2002 г. № 758).

Для наполнения информационного блока данных по бриофлоре Беларуси создана и адаптирована к специфике организации и экологии бриофитов база данных «Мохообразные», использование которой в дальнейшем упростит обработку гербарного материала и пользование гербарными коллекциями Института экспериментальной ботаники НАН Беларуси.

Работа базируется на разностороннем анализе и обобщении бриофлористического материала, собранного на протяжении более 180 лет.

Материалы исследования имеют важное прикладное значение в плане проведения лесоустроительных работ, поскольку позволяют уточнить характеристику типов хвойного леса. На основании данной работы в дальнейшем для хвойных лесов Беларуси возможно выделение бриосинузий, которые могут послужить для углубленного изучения мохообразных по типам данных лесов и их прогнозной характеристике.

Эти материалы могут быть использованы при подготовке определителей и атласов мохообразных лесов Беларуси, переизданий Красной книги Республики Беларусь, а также при составлении справочников, учебных пособий, при мониторинге.

Сведения, содержащиеся в монографии, использованы при подготовке четвертого издания Красной книги Республики Беларусь, дополнили сведения об экологии и местонахождениях ряда мохообразных, подлежащих охране на национальном уровне, а очень редкий вид *Campylopus flexuosus* включен впервые в этот природоохранный документ.

## BRYOPHYTE DIVERSITY IN THE BELARUS CONIFEROUS FORESTS

Marina Shabeta, Gennady Rykovsky, Victor Parfenov

V.F. Kuprevich Institute of Experimental Botany, The Belarussian National Academy of Sciences, Akademicheskaya Str., 27, Minsk, 220072, Belarus  
e-mail: [Zentsova2009@gmail.com](mailto:Zentsova2009@gmail.com), [Dr.Rykovsky@yandex.by](mailto:Dr.Rykovsky@yandex.by)

The territory of Belarus is situated mainly in the broad-leaved-coniferous subzone. Forest covers about 35% of its territory by Yurkevich et al. (Юркевич и др., 1971, 1979, 1984), with the coniferous composing 59.6% of the of forests vegetation to Yurkevich et al. (Юркевич и др., 1971, 1979, 1984). The latter are represented by two main types: azonic *Pinus sylvestris* and zonal *Picea abies* forests. Spruce occurs in Belarus near the southern limit of its continuous distribution in this longitudinal sector.

Being widespread in Belarus, these forests provide a good model for the comparison of bryophyte distribution in parallel series of spruce and pine forest types, which has been never conducted before in the country.

It is presented complex characteristics of bryophytes in forest types with accentuation on their typological features in forests of pine and spruce formations in a comparative perspective. For describing the ecological structure of bryocomponent of Belarus coniferous forests, the relation of bryophytes to humidity and trophic characteristics of habitats was analyzed. Rare species and species under conservation were marked. The list of species typical for certain types of forest is shown.

Coniferous communities were studied (769 plots) in the territory of in all provinces of Belarus, in 53 administrative districts. Our own bryophyte collections (>5000 samples); herbarium material kept in MSK, LE, KW, LWKS, GRSU and material from the previous publications Rykovsky et al. (Рыковский и др., 1980, 2010, 2012) were used. The nomenclature follow for mosses to Ignatov, Afonina, Ignatova et al. (2006), liverworts and hornworts names are given according to Potemkin & Sofronova (Потёмкин, Софронова, 2009). Species ecology in respect to humidity and substrate nutrient richness are given according to Rykovsky & Maslovsky (Рыковский, Масловский, 2004, 2009). Geobotanical classification of coniferous forest types of Belarus by Yurkevich et al. (Юркевич и др., 1971, 1979, 1980, 1984) is used, and edaphotopes classification by Pogrebnyak (Погребняк, 1955) is followed.

Of coniferous forest types of Belarus, the dominant species of ground cover are: cladinosum – *Cladonia silvatica*, *C. rangiferina*, *C. fimbriata*, etc.; callunosum – *Calluna vulgaris*, *Thymus serpyllum*, *Festuca ovina*, etc.; vaccinosum – *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calamagrostis epigeios*, etc.; pleuroziosum – *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, etc.; pteridiosum – *Pteridium aquilinum*, *Melampyrum nemorosum*, *Pyrola*

*rotundifolia*, etc.; oxalidosum – *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Majanthemum bifolium*, *Veronica chamaedrys*, *Luzula pilosa*, etc.; aegopodiosum – *Aegopodium podagraria*, *Asperula odorata*, *Geum rivale*, *Rubus saxatilis*, *Glechoma hederacea*, etc.; urticosum – *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria*, *Impatiens noli-tangere*, *Circaea lutetiana*, etc.; filicosum – *Dryopteris filix-mas*, *Dryopteris spinulosa*, *Athyrium filix-femina*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, etc.; myrtillosum – *Vaccinium myrtillus*, *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Molinia coerulea*, etc.; fontinale-herbosum – *Filipendula ulmaria*, *Thelypteris palustris*, *Epilobium palustre*, *Ranunculus repens*, etc.; polytrichosum – *Polytrichum commune*, *Vaccinium myrtillus*, *Ledum palustre*, *Sphagnum capillifolium*, *S. palustre*, etc.; ledosum – *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, etc.; caricosum – *Carex acutiformis*, *C. vesicaria*, *C. inflata*, *Menyanthes trifoliata*, *Calla palustris*, *Sphagnum centrale*, *S. teres*, *S. fallax*, etc.; caricoso-sphagnosum – *Carex vesicaria*, *C. lasiocarpa*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. paluste*, *Andromeda polifolia*, etc.; sphagnosum – *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. fuscum*, *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus quadripetalus*, etc.

The bryophyte species composition in coniferous forests of Belarus includes 255 species, which is 57.3% of bryoflora of the republic. There are 207 species in pine forests and 208 in spruce forests (Table 2.1).

Dry forest types, e.g. *Picea abies* forest with *Vaccinium vitis-idea* and lichen types of *Pinus sylvestris* forest are poor in bryophytes, including 11 and 22 species respectively, while mesic forest are more diverse. The relatively meso-oligotrophic forest types of pleuroziosum, pteridiosum, caricosum and caricoso-sphagnosum were found to have more species in pine forest (67-91 species) than in the same forest types in spruce forest (42-69). At the same type more wet and eutrophic types if oxalidosum, myrtillosum and fontinale-herbosum are more diverse in spruce forest (134-137 species) than in pine forest types of the same condition (65-119).

**Conifer forests.** The species common for all types of conifer forests in Belarus include: epigeious *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*, *Pleurozium schreberi*, epixylic *Dicranum montanum*, *Tetraphis pellucida* and the species of wide ecology *Ptilidium pulcherrimum*, *Dicranum scoparium*, *Pohlia nutans*.

Seven species occur in most forest types except only the most poor types of piceetum vaccinosum, pinetum cladinosum and sphagnosum; among them are species of the wide ecology *Brachythecium salebrosum*, *Hypnum curpessiforme*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pylaisia polyantha*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum oedipodium*, epigeious *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, epiphytic *Orthotrichum speciosum*.

The following widespread species do not occur only in the most dry types of piceetum vaccinosum, pinetum cladinosum and callunosum: epigeious *Leucobryum glaucum*, *Marchantia polymorpha*, *Climacium dendroides*, *Polytrichastrum formosum*, epixylic *Chiloscyphus profundus*, *Dicranum flagellare*, *Herzogiella seligeri*, *Plagiothecium laetum*, *Stereodon pallescens*, and epiphytic *Radula complanata*.

There are species common for the certain ecological groups. More dry forest types,



i.e. cladinosum, callunosum, vaccinosum, pleuroziosum, pteridiosum, the following species are characteristic: *Abietinella abietina*, *Bryum argenteum*, *Buxbaumia aphylla*, *Polytrichum piliferum*, *Syntrichia ruralis*.

Spectra of spruce and pine forest species in relation to humidity and nutrition are shown in Chapter 5.5.2.

**Pinetum forest.** There are groups of species, characteristic for certain groups of pinetum forest types. The central part of series (i.e. vaccinosum; pleuroziosum; pteridiosum; oxalidosum) is characterized by mesotrophic mesophytes *Callicladium haldanianum*, *Leptobryum pyriforme*, *Plagiothecium denticulatum*, *Polytrichastrum longisetum*; eutrophic mesohygrophytes *Thuidium assimile*, *Th. recognitum*; eutrophic and mesotrophic hygrophytes *Aulacomnium palustre*, *Brachythecium rivulare*, *Calliergonella cuspidata*, *Chiloscyphus polyanthos*, *Leptodictyum riparium*.

Common species for forest types with dry, periodically dired soil (from pinetum cladinosum to pteridiosum) include xeromesophytes *Abietinella abietina*, *Brachythecium albicans*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Bryum argenteum*, *Niphotrichum canescens*, *Hedwigia ciliata* (the inhabitants of dry meadows and light woods) and *Paraleucobryum longifolium*.

Ecological range of a relatively humid pinetum forests, from oxalidosum to polytrichosum, a derived type from dark coniferous forests, is characterized with mesotrophic and eumesotrophic hygrophytes, e.g. *Cephalozia lunulifolia*, *Chiloscyphus pallescens*, *Geocalyx graveolens*, *Plagiomnium ellipticum*.

In the forest types more wet than pinetum myrtillosum, there are hygrophyte species, including oligomesotrophic *Odontoschisma denudatum*, *Sphagnum fallax*, *S. russowii*, mesotrophic *Chiloscyphus minor*, *Sphagnum centrale*, *S. fimbriatum*, *S. girgensohnii* and mesoeutrophic *Pellia endiviifolia*, *Drepanocladus aduncus*, *Fissidens adianthoides*, *Sphagnum squarrosum*.

Then, along with the humidity increase, since pinetum fontinale-herbosum type, more and more hygrophytes occur; they include common mesoeutrophic and eutrophic species wet forests and wetlands hygromesophytes and mesohygrophytes (*Cephalozia pleniceps*, *Scapania irrigua*, *Riccardia latifrons*, *R. palmata*, *Dicranum bonjeanii*, *Mnium hornum*), hygrophytes (*Rhizomnium punctatum*, *Pseudobryum cinclidioides*), hygrohydrophytes (*Cratoneuron filicinum*, *Sphagnum riparium*) and hydrophytes (*Philonotis fontana*, *Riccia fluitans*).

The most wet places starting from the pinetum caricosum type, typical inhabitants of fens occur: hygrophytes and hygrohydrophytes *Riccardia multifida*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Sph. contortum*, *Sph. obtusum*, *Sph. platyphyllum*.

From pinetum polytrichosum and in more wet habitats, there are a larger diversity of epixylic species, including many liverworts.

Only in the pinetum caricosum and caricoso-sphagnosum forest type, the hygrophytes of eutrophic swamps occur: *Aneura pinguis*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Helodium blandowii*, *Sphagnum contortum*, *Sph. obtusum*, *Sph. platyphyllum*, *Tomentypnum nitens*, etc.

Pinetum forest types in wetlands and on the poor soils (ledosum and sphagnosum) are marked by the inhabitants of oligotrophic bogs, hygrophytes *Cephalozia connivens*, *Mylia anomala*, *Sphagnum balticum*, *Sph. flexuosum*, *Sph. fuscum*, *Sph. rubellum*, etc.

Extreme pine forest types, both drier types, cladinosum and callunosum, and wetter ones, sphagnosum, includes species which do occur only in pine forest these types.

**Piceetum forests.** There are species occurring in spruce forest throughout the spectrum of forest types, being absent only in piceetum vacciniosum; they include epigeious *Plagiochila porelloides*, *Calliergon cordifolium*, *Eurhynchium angustirete*, *Plagiomnium ellipticum*, *Polytrichastrum longisetum*, *Polytrichum commune*, *Rhizomnium punctatum*, *Sph. girgensohnii*, *Sph. palustre* and epixylic *Chiloscyphus pallescens*, *Lepidozia reptans*, *Nowellia curvifolia*.

In the ecological range of forest types along increasing of moisture, up to piceetum myrtillosum (and less frequently – polytrichosum) occur eutrophic and mesotrophic species *Trichocolea tomentella*, *Amblystegium serpens*, *Anomodon longifolius*, *Atrichum undulatum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Brachythecium rutabulum*, *Campylidium sommerfeltii*, *Cirriphyllum piliferum*, *Fissidens adianthoides*, *Funaria hygrometrica*, *Homomallium incurvatum*, *Plagiomnium affine*, *P. undulatum*, *Pylaisia polyantha*, *Rhodobryum roseum*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum oedipodium*. Starting from oxalidosum type, the following hygrophytes appear: liverworts *Blepharostoma trichophyllum*, *Cephalozia lunulifolia*, *Chiloscyphus polyanthus*, *Geocalyx graveolens*, *Plagiochila asplenioides* and mosses *Bryum capillare*, *B. moravicum*, *Calliergonella cuspidata*, *Sph. squarrosom*, *Thuidium assimile*.

Forest types of aegopodiosum, urticosum and filicosum are characterized mainly by eutrophic and to a lesser extent mesotrophic hygrophytes *Calypogeia muelleriana*, *C. neesiana*, *Cephalozia pleniceps*, *Geocalyx graveolens*, *Lioclachna lanceolata*, *Pellia epiphylla*, etc.

A number of hydrophytes and hydrohydrophytes were found only in the fontinale-herbosum type: *Riccia fluitans*, *Bryum pallens*, *Campylium protensum*, *Cratoneuron filicinum*, *Philonotis fontana*, *Pohlia wahlenbergii*, *Sph. warnstorffii*. Three species, the inhabitants of eutrophic swamps, hygrophytes *Breidleria pratensis*, *Sphagnum cuspidatum*, *Tomentypnum nitens*, were found only in the caricosum and caricoso-sphagnosum types.

**Comparison of bryophyte species of pine and spruce forest.** As many as 90 species are differential between pinetum and piceetum forest in Belarus. 47 of them occur only in the pinetum forests (7 liverworts, 40 mosses, including Andreaeopsida 1, Sphagnopsida 9, Bryopsida 30). Pine forest include 43 species which were not recorded in spruce forest, as they include 12 liverworts, 31 mosses, all of them belonging to Bryopsida.

Comparative analysis of differential bryophytes of pinetum and piceetum showed that species in pine forest are distributed fairly evenly in relation to moisture, while in spruce forest a relatively more species are mesophytes or hygromesophytes, xeromesophytes are few and mesoxerophytes are absent (Chapter 5.5.2).

The differential species in pine forest are distributed relatively uniform in relation to trophic groups, whereas those species from piceetum are mostly indicators of the nutrient

rich substrates, mesotrophic species occur less frequently and there are no indicators of depleted and the nutrients poor substrates.

Species of spruce forest have in general a wider range in forest types as compared with the pine forests (Table 5.5).

In the pinetum the number of oligomesotrophic and oligotrophic species is maximum between three groups of trophomorphs (Chapter 5.5.2).

Epigeous and epixylic bryophytes more definitely correlate with the forest type in the Belarus coniferous forests, whereas obligate epiphytic and epilithic species poorly reflect the specificity of environmental conditions in this region.

Differential species of spruce forests indicate more favorable trophic and moisture conditions as compared with pine forests, reflecting a broader ecological range of pinetum in these factors including their extremes.

*Picea abies* demanding to humidity and fertility of soils, and grows in fresh sandy loam and loamy soils, tolerates conditions of excessive instantaneous hydration, poor sandy soils with high watertables, drained peaty-gley and peat soils with good aeration, does not tolerate dry air, stagnant soil moisture, and sudden changes in moisture regime of the soil (Погребняк, 1955, Ярошенко, 1969, Юркевич et al., 1971, 1979, Сукачев, 1972, Тихомиров, 2005). These conditions are favorable for the growth of many species of bryophytes, including stenotopic. There are few presents xerophytes and oligotrophic species.

Pine forests cover a fairly wide edaphic habitat: from globalistan hills to large peatlands bogs, which are not particular to humidity and stability of the microclimate (Погребняк, 1955, Ярошенко, 1969, Юркевич и др., 1979, 1984, Сукачев, 1972, Тихомиров, 2005). It favors the settlement in the pine forests of different bryophytes ecology, a greater diversity of pioneer bryophytes, and the presence of species that tolerate extreme environmental conditions, but restricts the spread stenotopic bryophytes.

Bryocomponent of pine and spruce forests reflects the environmental conditions of these forests.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аболинь, А. А. Листостебельные мхи Латвийской ССР / А. А. Аболинь. – Рига, 1968.
- Абрамов, И. И. Жизнь растений / И. И. Абрамов, А. Л. Абрамова. – Москва : Просвещение, 1978. – Т. 4. – С. 75.
- Абрамов, И. И. Проблема эндемизма у листостебельных мхов / И. И. Абрамов. – Л : Наука, Ленингр. отд., 1969 б. – С. 1–56.
- Абрамов, И. И. Географические закономерности распространения мхов / И. И. Абрамов // Бот. журн., 1969 а. – Т. 54. – № 1. – С. 33–46.
- Абрамова, А. Л. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР / А. Л. Абрамова, Л. И. Савич–Любичская, З. Н. Смирнова. – М.–Л. : Изд. АН СССР, 1968. – 716 с.
- Абрамова, Л. И. Эколого–фитоценологический анализ напочвенных мохообразных в зеленых массивах г. Москвы / Л. И. Абрамова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1995. – Т. 100. – № 6. – С. 48–53.
- Адамов, В. В. Краткий обзор растительности некоторых районов Белорусского Полесья / В. В. Адамов // Матер. по изуч. растит. Белоруссии. – 1926. – Вып. 1.
- Адамов, В. В. Обзор растительности Белорусского Полесья / В. В. Адамов, А. Д. Лазук // Матер. по изуч. растит. Белоруссии. – 1928. – Вып. 3.
- Александрова, В. Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах / В. Д. Александрова. – Л. : Наука, 1969. – 275 с.
- Алексенко, М. А. Бриологическая флора Литовского Полесья / М. А. Алексенко // Тр. о–ва испыт. природы при Харьк. ун–те. – 1900. – Т. 34. – С. 91–136.
- Алексенко, М. А. К бриологической флоре Литовского Полесья / М. А. Алексенко // Тр. об–ва испыт. природы при Харьк. ун–те. – 1901. – Т. 35. – С. 39–71, 234–266.
- Алексенко, М. А. Материалы для бриологической флоры Черниговской и Могилевской губерний / М. А. Алексенко // Тр. об–ва испыт. природы при Харьк. ун–те. – 1898. – Т. 33. – С. 39–71.
- Анищенко, Л. Н. Биоразнообразие мохового покрова и перспективы его использования в фитоиндикации экосистем района хвойно–широколиственных лесов европейской части Российской Федерации : автореф. дисс. ... д–ра с.–х. наук : 06.03.03 ; 03.00.16 / Л. Н. Анищенко. – Брянск, 2009. – 33 с.
- Анищенко, Л. Н. Бриофлора и бриорастительность Брянской области : экобиологические, созологические и фитоиндикационные аспекты / Л. Н. Анищенко. – Брянск : Ладомир, 2007. – 200 с.
- Баишева, Э. З. Разнообразие мохообразных естественных экосистем : подходы к изучению и особенности охраны / Э. З. Баишева // Успехи современной биологии,

2007. – Т. 127. – № 3. – С. 316–333.

Бардунов, Л. В. Листостебельные мхи Восточного Саяна / Л. В. Бардунов. – М.–Л. : Наука, 1965. – 161 с.

Бардунов, Л. В. Листостебельные мхи Южного Приморья / Л. В. Бардунов, В. Я. Черданцева. – Новосибирск, 1982. – 207 с.

Бардунов, Л. В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири / Л. В. Бардунов. – Л. : Наука, 1969. – 329 с.

Бардунов, Л. В. Древнейшие на суше / Л. В. Бардунов. – Новосибирск : Наука. Сиб. отд–ние, 1984. – 160 с.

Бардунов, Л. В. Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала / Л. В. Бардунов. – М. : Изд–во АН СССР, 1961. – 119 с.

Бардунов, Л. В. Очерк бриофлоры Сибири / Л. В. Бардунов. – Новосибирск : Наука. Сиб. отд–ние, 1992. – 97 с.

Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / Под ред. Р. Шуберта. – Москва : Мир, 1988. – 350 с.

Бойко, А. В. Биоэкологические особенности лесных фитоценозов Припятского заповедника / А. В. Бойко, И. В. Лознухо. – Минск : Наука и техника, 1982. – 135 с.

Бойко, А. В. Экспериментальные исследования природных комплексов Березинского заповедника / А. В. Бойко, Е. А. Сидорович, А. Б. Моисеева. – Минск : Наука и техника, 1975. – 376 с.

Бойко, М. Ф. Анализ бриофлоры степной зоны Европы / М. Ф. Бойко. – Киев : Фитосоцицентр, 1999 а. – С. 72–84.

Бойко, М. Ф. Мохообразные в ценозах степной зоны Европы / М. Ф. Бойко. – Херсон, 1999 б. – 160 с.

Вирченко, В. М. Бриофлора лесопарковой зоны г. Киева и ее изменение за последние 100 лет / В. М. Вирченко // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы : Конф., посв. 90–летию со дня рожд. А. С. Лазаренко. – Львов, 1991. – С. 42–46.

Высоцкий, Г. Н. Первый отчет по работам Белорусской лесной опытной станции при Бел. гос. ин–те сельск. и лесн. хоз–ва / Г. Н. Высоцкий // Зап. Бел. гос. ин–та сельск. и лесн. хоз–ва. – 1925. – Вып. 6.

Высоцкий, Г. Н. По южной Белоруссии. Наблюдения при ботанической экскурсии / Г. Н. Высоцкий, Л. И. Савич, В. П. Савич // Зап. Бел. гос. ин–та сельск. и лесн. хоз–ва. – 1925. – Вып. 4. – С. 160–209.

Гельтман, В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В. С. Гельтман. – Минск : Наука и техника, 1982. – 328 с.

Гельтман, В. С. Программа паспортизации стационарных объектов – эталонов растительности в заповедниках / В. С. Гельтман, Д. П. Нелипович, В. В. Маврищев // Проблемы инвентаризации живой и неживой природы в заповедниках. – М. : Наука, 1988. – С. 30–44.

Гербарное дело : Справочное руководство. Русское издание / перев. с англ. Е. Ефремовой [и др.] ; под. ред. Д. Гельтмана. – Кью : Королевский ботан. сад, 1995. – 341 с.

Гордеева, М. М. Бриофлора вырубок охранной зоны Центрально-лесного заповедника / М. М. Гордеева, Е. А. Игнатова, Н. Г. Уланова // *Новости систематики низш. растений.* – 1990. – Т. 27. – С. 140–144.

Дакукін, М. В. Басейн р. Талькі. Глеба–батанічнае і эканамічнае апісанне / М. В. Дакукін // *Працы Бел. навукова–даследчага ін–ту сельск. і лясн. гаспадаркі.* – 1929. – Т. 12. – Вып. 14.

Дзянісаў, З. Н. Размяшчэнне відаў сфагнаў у мохавым насціле імшары Горацкай лясной дачы / З. Н. Дзянісаў // *Працы Горы–Горацкага навук. таварыства.* – 1927. – Т. 5.

Дидух, Я. П. Основы биоиндикации / Я. П. Дидух. – Киев : *Навукова думка*, 2012. – 344 с.

Доктуровский, В. С. Ботанические исследования в пойме р. Птичь / В. С. Доктуровский, Н. Н. Жуков // *Матер. по исслед. рек и речн. долин Полесья.* – Киев, 1916.

Доктуровский, В. С. Мхи – торфообразователи Полесья Минской и Волынской губ. / В. С. Доктуровский // *Вестник торф. дела.* – 1916. – Вып. 3–4. – С. 321–351.

Доктуровский, В. С. Орошение болот в Полесье и изменение растительности на них / В. С. Доктуровский // *Болотоведение*, 1913. – № 1.

Доктуровский, В. С. Ботанические исследования в пойме р. Брагинки / В. С. Доктуровский, Н. Н. Жуков // *Матер. по исслед. рек и речн. долин Полесья.* – Киев, 1916.

Доктуровский, В. С. Ботанические исследования по среднему течению р. Птичь / В. С. Доктуровский, Н. Н. Жуков // *Матер. по исслед. рек и речн. долин Полесья.* – Киев, 1916.

Докукин, М. В. Краткий отчет об экскурсии в район Ленинского канала Могилевского округа Шкловского района / М. В. Докукин, А. И. Беляева // *Зап. гос. ин–та сельск. и лесн. хоз–ва.* – Минск, 1925. – Вып. 4.

Дулин, М. В. Анализ флоры печёночников окрестностей Кадамских озёр (Усть–Куломский р–н, Республика Коми) / М. В. Дулин // *Актуальные проблемы биологии и экологии : Мат–лы докл. VIII молод. науч. конф. (18–20 апр. 2001 г.).* – Сыктывкар, 2002. – С. 133–136.

Ермохин, М. В. Современная динамика южной границы сплошного распространения ели (*Picea abies* Karst. ) в Беларуси / М. В. Ермохин, А. В. Пугачевский // *Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук.* – 2009. – № 1. – С. 51–55.

Железнова, Г. В. Анализ бриофлоры Среднего Тимана / Г. В. Железнова // *Бриолихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР.* – Апатиты, 1981. – С. 40.

Железнова, Г. В. Флора мохообразных Среднего Тимана : рукопись деп. В ВИНТИ, № 7737–85 / Г. В. Железнова. – Сыктывкар, 1985. – 124 с.

Зайцев, Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г. Н. Зайцев. – М. : Наука, 1984. – С. 339–342.

Заки, М. А. О систематической структуре флор стран Южного Средиземноморья. Ч. 1. Методика и анализ 5 региональных и 11 локальных флор / М. А. Заки, В. М.

Шмидт // Вестн. ЛГУ, 1972. – № 9. – С. 22–62.

Зенцова (Шабета), М. С. Бриофлора антропогенно трансформированных территорий на примере зеленых массивов города Минска / М. С. Зенцова, Н. В. Румсевич // Устойчивое развитие и демографические проблемы : материалы студ. науч.–практ. конф., Брест, 22 ноября 2008 г., Брест. гос. ун–т им. А. С. Пушкина, Географический факультет. – Брест : Изд–во БрГУ, 2009 а. – с. 31–33.

Зенцова (Шабета), М. С. Использование свойств бриофлоры для диагностики состояния окружающей среды в условиях урбоэкосистем / М. С. Зенцова // Вопросы естествознания : сб. науч. ст. / Бел. гос. пед. ун–т им. М. Танка ; редкол. М. Г. Ясовев (отв. ред.) [и др.]. – Минск : Право и экономика, 2009 г. – Вып. 3. – С. 31–33.

Зенцова (Шабета), М. С. Особенности бриофлоры крупных урбанизированных экосистем на примере города Минска / М. С. Зенцова // Молодежь в науке – 2009 : сб. тр. междунар. науч. конф. молодых ученых (Минск, 21–24 апреля 2009 г.) : в 2 ч. – Минск : Беларус. наука, 2009 в. – Ч. 1. – С. 279–282.

Зенцова (Шабета), М. С. Оценка индикаторных свойств бриофлоры урбоэкосистемы Минска / М. С. Зенцова // Студенческая наука как фактор личностного и профессионального развития будущего специалиста : материалы V студ. науч. конф., г. Минск, 24 апр. 2009 г. / Бел. гос. пед. ун–т им. М. Танка; редкол. В. В. Бущик [и др.]. – Минск : БГПУ, 2009 д. – с. 195–196.

Зенцова (Шабета), М. С. Перспективы использования методов бриодиагностики для изучения степени антропогенизации природной среды городов Беларуси / М. С. Зенцова // Научный потенциал молодежи – будущему Беларуси : материалы III междунар. молодежной науч.–практ. конф., УО «Полесский государственный университет», г. Пинск, 27 марта 2009 : в 3 ч. / Национальный банк РБ [и др.]; редкол.: К. К. Шебеко [и др.]. – Пинск : ПолесГУ, 2009 б. – Ч. 3. – С. 83–84.

Зеров, Д. К. Нові матеріали до флори печіночників Белорусії / Д. К. Зеров, Г. Ф. Риковський // Укр. Бот. Журн. – 1970. – Т. 27. – № 1. – С. 30–35.

Зеров, Д. К. Флора печіночників і сфагнових мохів України / Д. К. Зеров. – Київ : Наукова думка, 1964. – 336 с.

Игнатов, М. С. Флора мхов средней части европейской России. Том 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – М.: КМК, 2003. — С. 1–608. (Arctoa том 11, приложение 1).

Игнатов, М. С. Флора мхов средней части европейской России. Том 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – М.: КМК, 2004. – С. 609–944. (Arctoa том 11, приложение 2).

Каропа, Г. Н. Физическая география Беларуси : курс лекций для студентов специальности 1–31 02 01 02 «География (Научно–педагогическая деятельность)» / Г. Н. Каропа; М–во образования РБ; Гомельский гос. ун–т им. Ф. Скорины. 2–е изд., перераб. и доп. – Гомель : ГГУ им. Ф. Скорины, 2010. – 164 с.

Кильдюшевский, И. Д. Главнейшие мхи и печёночники Севера (пособие для распознавания их по внешним признакам) / И. Д. Кильдюшевский. – Сыктывкар, 1970. – 91 с.

Кильдюшевский, И. Д. Об унификации обозначений условий местообитаний при сборах мохообразных / И. Д. Кильдюшевский // Бот. журн., 1973. – Т. 58. – № 2. – С. 225–230.

Клакоцкая, Т. Н. Мохообразные сосновых лесов Припятского заповедника / Т. Н. Клакоцкая, Г. Ф. Рыковский // Припятский заповедник : исследования. – Минск : Урожай, 1976. – С. 75–84.

Константинова, Н. А. Основные черты флор печеночников севера Голарктики (на примере сравнительного анализа флоры печеночников Мурманской области) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Н. А. Константинова. – М., 1998. – 35 с.

Константинова, Н. А. Особенности таксономической структуры и сравнительная характеристика некоторых флор печеночников Севера / Н. А. Константинова // Проблемы бриологии в СССР. – Л., 1989. – С. 126–142.

Константинова, Н. А. Печеночники Кандалакшского заповедника (острова и побережье Кандалакшского залива Белого моря) / Н. А. Константинова. – Апатиты, 1997. – 46 с.

Константинова, Н. А. Разнообразие мохообразных и лишайников в лесной зоне Мурманской области / Н. А. Константинова, О. А. Белкина, А. В. Мелехин // Хвойные леса северных широт – от исследования к экологически ответственному лесному хозяйству. – Метла : Корјувä, Juväskylä, 2009. – С. 61–69.

Корчагин, А. А. К бриофлоре Вологодской губернии / А. А. Корчагин // Журн. рус. бот. общ-ва. – Т. 12. – 1927. – № 4.

Корчагин, А. А. Полевая геоботаника. Т. 5. / А. А. Корчагин, Е. М. Лавренко; под ред. А. А. Корчагина. – Л. : Наука, 1976. – 320 с.

Красная книга Республики Беларусь : растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / Гл. редколлегия : Л. И. Хоружик [и др.]. – Минск : Белорусская Энциклопедия, 2005. – 465 с.

Красная книга Республики Беларусь. Растения : редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / гл. редкол. : И. М. Качановский (предс.), М. Е. Никифоров, В. И. Парфенов [и др.]. – 4-е изд. – Минск: Беларус. Энцыкл. імя П. Броўкі, 2015. – 448 с.

Крейер, Г. К. Луга и болота бассейна р. Лахвы Могилевской губернии по исследованиям 1912–1914 годов. Ч. I. Луга / Г. К. Крейер. – Могилев, 1916.

Крейер, Г. К. Осведомительный отчет о ботанических работах в Могилевской губернии в 1915 и 1916 гг. / Г. К. Крейер. – Могилев, 1917.

Крейер, Г. К. Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Могилевской губернии летом 1913 г. / Г. К. Крейер // Бологоведение, 1914. – № 3–4.

Культиасов, И. М. Экология растений : учебник / И. М. Культиасов. – М. : Моск. ун-т, 1982. – 348 с.

Купцов, А. И. Растение и среда / А. И. Купцов. – М. : Госкультпросветиздат, 1948. – 80 с.

Лавренко, Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки / Е. М. Лавренко. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1962. – 169 с.



Лазаренко, А. С. Основи засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекého Сходу / А. С. Лазаренко // Укр. бот. журн. – 1956. – Т. 13. – № 1. – С. 31–40.

Лазаренко, А. С. Неморальный элемент бриофлоры Советского Дальнего Востока / А. С. Лазаренко // Советская ботаника. – 1944. – Т. 6. – С. 43–55.

Лазаренко, А. С. Определитель листовных мхов БССР / А. С. Лазаренко. – Минск : Изд-во АН БССР, 1951. – 399 с.

Лазаренко, А. С. Определитель листовных мхов Украины / А. С. Лазаренко. – Киев : Изд-во АН УССР, 1955.

Лесной кадастр. Государственный лесной кадастр Республики Беларусь [Электронный ресурс] : полнотекстовая база данных. Регистрационное свидетельство №: 0040300050 от 21.03.2003 г. / Администратор ИР Красовский В. Л. – Электрон. дан. (2650 записей). – Минск, 2008. – Жест. магнит. диск. – Период обновления: ежегодно. – Электрон. текстовые дан.

Ловчий, Н. Ф. Кадастр типов сосновых лесов Белорусского Полесья / Н. Ф. Ловчий. – Минск : Белорусская наука, 2012. – 221 с.

Ловчий, Н. Ф. Кадастр типов сосновых лесов Белорусского Поозерья / Н. Ф. Ловчий, А. В. Пучило, В. Д. Гуцевич. – Минск : Белорусская наука, 2009. – 194 с.

Ловчий, Н. Ф. Экологический анализ структуры и продуктивности сосновых лесов Беларуси / Н. Ф. Ловчий. – Минск : Белорусская наука, 1999. – 263 с.

Маврищев, В. В. Бриодиагностика состояния воздушного бассейна пос. Сосны / В. В. Маврищев, М. С. Зенцова (Шабета). – Сахаровские чтения 2010 года : экологические проблемы XXI века : материалы 10-й междунар. науч. конф., 20–21 мая 2010 г., г. Минск, Республика Беларусь. В 2 ч. / под ред. С. П. Кундаса, С. Б. Мельнова, С. С. Позняка. – Минск : МГЭУ им. А. Д. Сахарова, 2010 а. – 278 с. – Ч 1. – С. 217–218.

Маврищев, В. В. Бриодиагностика состояния окружающей среды крупных урбозоосистем / В. В. Маврищев, М. С. Зенцова (Шабета) // Сахаровские чтения 2009 года : экологические проблемы XXI века : материалы 9-й междунар. науч. конф., 21–22 мая 2009 г., г. Минск, Республика Беларусь / под ред. С. П. Кундаса, С. Б. Мельнова, С. С. Позняка. – Минск : МГЭУ им. А. Д. Сахарова, 2009 б. – с. 170–171.

Маврищев, В. В. Бриоиндикация загрязнения окружающей среды г. Минска / В. В. Маврищев, М. С. Шабета // Мониторинг окружающей среды : сборник материалов междунар. науч.–практ. конф., Брест, 21–22 октября 2010 г. / Брест. гос. ун-т имени А. С. Пушкина; редкол. : И. В. Абрамова [и др.]. – Брест : БрГУ, 2010 б. – С. 104–106.

Маврищев, В. В. Использование методов бриоиндикации для диагностики состояния урбозоосистем / В. В. Маврищев, М. С. Зенцова (Шабета) // Экологические проблемы промышленных городов : сборник научных трудов : в 2 ч. – Саратов, 2009 а. – Ч. 2. – С. 158–160.

Мальшев, Л. И. Количественный анализ флоры : пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования / Л. И.

Малышев // Бот. журн. 1975. – Т. 60. – № 1. – С. 1537–1550.

Малышева, Т. В. Эколого–фитоценотические исследования мохового покрова в сосняках Ярославской области : автореф. ... дисс. канд. биол. наук : 03.00.05 / Т. В. Малышева. – М. : Изд–во Московского ун–та, 1973. – 23 с.

Масловский, О. М. Системный анализ бриофлоры и оценка современного состояния биогеографического разнообразия мохообразных Белорусского Поозерья : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / О. М. Масловский. – Минск, 1997. – 18 с.

Масловский, О. М. Флора листостебельных мхов Минской возвышенности / О. М. Масловский. – Минск, 1986. – 68 с.

Мельничук, В. М. Матеріали до визначення рН у листових мохів / В. М. Мельничук // Науч. зап. львов. науч. природовед. музея. – 1951. – Т. 1.

Мельничук, В. М. Определитель листовых мхов средней полосы и юга Европейской части СССР / В. М. Мельничук. – Киев : Наук. думка, 1970. – 12 с.

Миркин, Б. М. О типах эколого–ценотических стратегий у растений / Б. М. Миркин // Журн. общ. биол., 1983. – Т. 44. – № 5. – С. 603–613.

Михайловская, В. А. Нарыс расліннасці Беларускага дзяржаўнага паляўнічага запаведніка / В. А. Михайловская // Зборнік прац. Інстытут біялогіі АН БССР, 1933. – Т. 3.

Мякушко, В. К. Сосновые леса равнинной части УССР / В. К. Мякушко. – Киев : Наукова думка, 1978. – 256 с.

Норин, Б. Н. Структура растительных сообществ восточно–европейской лесотундры / Б. Н. Норин. – Л. : Наука, 1979. – 200 с.

Оленева–Антощенко, Л. В. Фитоценотическая роль зеленых мхов в сосновых лесах Боровского оазиса / Л. В. Оленева–Антощенко // Лесная наука – производству. Тезисы докл. совещ. работн. науки и пр–ва Казахстана. – Алма–Ата, 1972.

Определитель высших растений Белоруссии / под ред. В. И. Парфенова. – Минск : Дизайн ПРО, 1999. – 472 с.

Отчетные материалы лаборатории флоры и систематики растений «Флора заповедных территорий (современное состояние, динамика и охрана редких видов)» : в 2 книгах : отчет о НИР (заключ.) / Ин–т эксперимент. бот. НАН Беларуси; рук. В. И. Парфенов. – Минск, 1987. – 2 кн. – 200 с. – № ГР 01.830008969.

Парфёнаў, В.І. Тэарэтычныя прынцыпы арганізацыі сеткі ахоўваемых прыродных тэрыторый Беларусі / В.І. Парфёнаў, Г.Ф. Рыкоўскі, Г.У. Вынаеў // Весці акад. навук БССР. Сер. біял. навук. – Мінск, 1982. – С. 6–13.

Парфенов, В. И. Заказники и другие заповедные территории Белорусской ССР / В. И. Парфенов, Г. Ф. Рыковский, Г. В. Вынаев // Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии / Ю. Р. Шеляг–Сосонко [и др.]. – Киев : Наук. думка, 1980. – С. 274–284.

Парфенов, В. И. Исследование еловых лесов и внутривидовой изменчивости ели обыкновенной на юге ареала : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05. / В. И. Парфенов. – Минск, 1964. – 26 с.

Парфенов, В. И. Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов / В. И. Парфенов. – Минск : Наука и техника, 1980 а. – 208 с.

Парфенов, В. И. Флора Белорусского Полесья / В. И. Парфенов. – Минск : Наука и техника, 1983. – 295 с.

Парфенов, В. И. Флора Полесья как модель современной и прогнозной динамики флоры умеренной зоны / В. И. Парфенов // Ботаника : Исследования. – Вып. 22. – Минск : Наука и техника, 1980 б. – С. 48–56.

Парфенов, В. И. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии / В. И. Парфенов, Г. А. Ким, Г. Ф. Рыковский. – Минск : Навука і тэхніка, 1985. – 249 с.

Пидопличко, А. П. Торфяные месторождения Белоруссии / А. П. Пидопличко. – Минск : Изд-во АН БССР, 1961.

Пидопличко, А. П. Флора сфагновых (торфяных) мхов Белорусской ССР / А. П. Пидопличко. – Минск : Изд-во АН БССР, 1948. – 72 с.

Пидопличко, А. П. Некоторые экологические особенности сфагновых мхов на болотах Белорусской ССР / А. П. Пидопличко // Доклады АН БССР. – 1958. – Т. 2. – № 5.

Пидопличко, А. П. О новых видах и новых местонахождениях наиболее редких сфагновых мхов БССР / А. П. Пидопличко. – Тр. АН БССР, 1939. – Вып. 1–2.

Пидопличко, А. П. Особенности распространения некоторых флористических элементов на болотах Белорусской ССР / А. П. Пидопличко // Ботаника. Исследования. – Минск, 1972. – Вып. 14.

Погребняк, П. С. Основы лесной типологии / П. С. Погребняк. – Киев, 1955. – 217 с.

Полевая геоботаника : в 5 т. – М. : Наука, 1968, 1972. – Т. 4–5. – 224 с.

Полянская, О. С. Белицкий торфяник / О. С. Полянская // Зап. Бел. гос. ин-та сельск. и лесн. хоз-ва. – 1925. – Вып. 4.

Полянская, О. С. Островные местонахождения ели в Белорусском Полесье / О. С. Полянская // Зап. Бел. гос. ин-та сельск. и лесн. хоз-ва. – 1925. – Вып. 4. – С. 225–235.

Полянская, О. С. Геабатанічны нарыс Мазырскае акругі / О. С. Полянская // Мат-лы для вивуч. флэры і фауны БССР. – 1927. – Т. 1.

Попова, Н. Н. Бриофлора Среднерусской возвышенности: хорология, антропогенной трансформация и проблемы видового разнообразия : автореф. дисс. ... д-ра биол. наук : 03.00.05 / Н. Н. Попова. – Воронеж : ВГЛТА, 1998. – 40 с.

Потемкин, А. Д. Печеночники и антоцеротовые России / А. Д. Потемкин, Е. В. Софронова. – СПб.–Якутск : Бостон–спектр, 2009. – Т. 1. – 368 с.

Прахі́н, М. І. Раслінныя асацыяцыі заходняй часткі Мазырскай акругі / М. І. Прахі́н // Матер. да вивуч. флэры і фауны Беларусі. – 1930. – Т. 5.

Природа Беларуси: энциклопедия. В 3 т. Т. 3. Растения, грибы, животные / редкол.: В.Ю. Александров [и др.]. – Минск: Беларус. Энцыкл. імя П. Броўкі, 2014. –

464 с.

Программа и методика биогеоценологических исследований / под. ред. Н. В. Дылиса. – М. : Наука, 1974. – 368 с.

Работнов, Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 296 с.

Работнов, Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений / Т. А. Работнов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1975. – Т. 80. – № 2. – С. 5–17.

Раменский, Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии / Л. Г. Раменский // Сов. ботаника, 1935. – № 4. – С. 25–41.

Ребристая, О. М. Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции / О. М. Ребристая, В. М. Шмидт // Бот. журн. – 1972. – Т. 57. – № 11. – С. 1353–1363.

Русаленко, А. И. Леса Беларуси: экология, структура, продуктивность / А. И. Русаленко. – Минск : БГТУ, 2012. – 348 с.

Рыковский, Г. Ф. Аб цэнатычных сувязях мохападобных (Bryophyta) з нізшымі вышэйшымі раслінамі / Г. Ф. Рыковский // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – Мн, 1987. – Вып. 3. – С. 20–25.

Рыковский, Г. Ф. Анализ бриофлоры заказников республиканского значения (Республика Беларусь) / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Черноморський ботанічний журнал. – Херсон : Видавництво ХДУ, 2012 а. – Т. 8. – № 2. – С. 222–232.

Рыковский, Г. Ф. Апофиты в составе бриофлоры Беларуси / Г. Ф. Рыковский, А. А. Сакович, М. С. Шабета // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси. – Минск : Право и экономика, 2015. – Вып. 44.

Рыковский, Г. Ф. Биологическое разнообразие мохообразных Беларуси и проблема его охраны / Г. Ф. Рыковский // Проблемы сохранения биологического разнообразия Беларуси : Тезисы докл. международной научно-практической конференции. – Минск, 1993 в. – С. 141–143.

Рыковский, Г. Ф. Биологическое разнообразие мохообразных Полесья / Г. Ф. Рыковский // Прыроднае асяроддзе Палесся: сучасны стан і яго змены. – Брэст, 2002. – Ч. II. – С. 390–392.

Рыковский, Г. Ф. Биологическое разнообразие Национального парка «Браславские озера»: Мохообразные / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета [и др.]. – Минск : Беларус. дом печаті, 2012. – 263 с.

Рыковский, Г. Ф. Биоморфы бриевых мхов во флоре Беларуси / Г. Ф. Рыковский // Ботаника (исследования): сборник научн. трудов. – Минск : Право и экономика, 2011 а. – Вып. 36. – С. 126–137.

Рыковский, Г. Ф. Бриофлора Березинского государственного заповедника : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05. / Г. Ф. Рыковский. – Минск, 1971 а. – 21 с.

Рыковский, Г. Ф. Гляциальные реликты во флоре мхов Белоруссии / Г. Ф.

Рыковский // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. – Апатиты, 1981. – С. 52–53.

Рыковский, Г. Ф. Группировки мохообразных напочвенного покрова хвойных лесов Березинского заповедника / Г. Ф. Рыковский // Типология и биология естеств. и искусств. фитоценозов. – Минск : Наука и техника, 1974. – С. 62–68.

Рыковский, Г. Ф. Жизненные стратегии мохообразных Березинского биосферного заповедника / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Перспективы сохранения и рационального использования природных комплексов особо охраняемых природных территорий : материалы Междунар. науч.–практ. конф., посвящ. 90-летию Березинского заповедника и 20-летию присвоения ему Европейского Диплома для охраняемых территорий, 26–29 авг. 2015 г., д. Домжерицы, Республика Беларусь / Управление делами Президента Республики Беларусь [и др.]; редкол. В. С. Ивкович (отв. ред.) [и др.]. – Минск : Белорусский Дом печати, 2015 а. – С. 64–66.

Рыковский, Г. Ф. Изменение бриофлоры как компонента растительного покрова под влиянием антропогенных факторов / Г. Ф. Рыковский // Материалы VI конф. по спор. раст. Средней Азии и Казахстана. – Душанбе, 1978. – С. 310–311.

Рыковский, Г. Ф. К бриофлоре Национального парка «Браславские озера» / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Особо охраняемые природные территории Беларуси. Исследования / под ред. В. С. Ивковича [и др.]. – Минск : Белорусский Дом печати, 2012 в. – Вып. 7. – С. 182–215.

Рыковский, Г. Ф. К экологии мохообразных Березинского заповедника / Г. Ф. Рыковский // Флора, систематика и филогения растений. – Киев : Наук. думка, 1975. – С. 182–188.

Рыковский, Г. Ф. Концепция вида как основного таксона в систематике сосудистых растений / Г. Ф. Рыковский, В. И. Парфенов // Ботаника (исследования). Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси. – Минск : Право и экономика, 2006. – Вып. 34. – С. 242–252.

Рыковский, Г. Ф. Мохообразные, произрастающие на бетонных сооружениях в условиях западной окраины Русской равнины (Белоруссия) / Г. Ф. Рыковский, М. П. Млынарчик, О. М. Масловский // Ботаника : Сб. науч. тр. – Минск : Наука и техника, 1988. – Вып. 29. – С. 107–116.

Рыковский, Г. Ф. Мхи ельников папоротниковых Березинского государственного заповедника / Г. Ф. Рыковский // Экология древесных растений. – Минск : Наука и техника, 1965. – С. 120–125.

Рыковский, Г. Ф. Мхи олиготрофных и мезотрофных болот Березинского государственного заповедника / Г. Ф. Рыковский // Экол. исслед. древ. раст. – Минск : Наука и техника, 1969. – С. 67–75.

Рыковский, Г. Ф. Мхи основных типов сосновых лесов Березинского государственного заповедника БССР / Г. Ф. Рыковский // Геобот. исслед. – Минск : Наука и техника, 1966. – С. 158–166.

Рыковский, Г. Ф. Научные принципы охраны мохообразных в Белоруссии / Г. Ф. Рыковский // Тезисы докладов VII делегат, съезда ВБО. – Л. : Наука, 1983. – С.

285–286.

Рыковский, Г. Ф. Новые и редкие виды печеночников (Hepaticae) Беларуси / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – Мн, 2009. – № 1. – С. 42–46.

Рыковский, Г. Ф. О бриофлоре Березинского заповедника / Г. Ф. Рыковский // Березинский заповедник: Исследования. – Минск : Урожай, 1970 а. – Вып. 1. – С. 30–37.

Рыковский, Г. Ф. О новых и редких видах мохообразных для флоры Беларуси / Г. Ф. Рыковский // Матер. I конференции по споровым растениям Украины. – Киев : Наукова думка, 1971 б.

Рыковский, Г. Ф. Обобщенная характеристика бриокомпонента биоразнообразия заказников республиканского значения Беларуси / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Проблемы устойчивого развития регионов Республики Беларусь и сопредельных стран : сборник научных статей Второй Международной научно–практической конференции, 27–29 марта 2012 г., МГУ имени А. А. Кулешова, г. Могилев : в 2 ч. / под ред. И. Н. Шаруха, И. И. Пирожника, И. И. Бариновой. – Могилев : УО «МГУ имени А. А. Кулешова», 2012 г. – Ч. 2. – 271–274.

Рыковский, Г. Ф. Особенности мохообразных, как показателей экологических условий эвтрофных болот Полесья / Г.Ф. Рыковский, В.И. Парфенов, М.С. Шабета // Растительность болот: современные проблемы классификации, картографирования, использования и охраны : Материалы II международного науч. семинара, (Минск, 24-25 сентября 2015 г.) / Национальная академия наук Беларуси, Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси, Белорусское ботаническое общество. – Минск : Колорград, 2015. – С. 85-87.

Рыковский, Г. Ф. Охрана мохообразных как важного компонента растительного покрова болот Белоруссии / Г. Ф. Рыковский // Антроп. измен. болот и их охрана : III. 8. СЭВ «Рациональное использование болот с учетом их функций в природе». – Минск : Наука и техника, 1985. – С. 20–21.

Рыковский, Г. Ф. Полесская хорологическая дизъюнкция в ареалах мохообразных хвойных лесов Беларуси / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. Ин–т эксперимент. бот. НАН Беларуси. – Минск : Право и экономика, 2014. – Вып. 43. – С. 35–40.

Рыковский, Г. Ф. Предварительный таксономический, экологический и географический анализ бриофлоры НП «Браславские озера» / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Актуальные проблемы экологии : материалы VII междунар. науч.–практ. конф. (Гродно, 26–28 окт. 2011 г.) / ГрГУ им. Я. Купаль; редкол. : Н. П. Канунникова (отв. ред.) [и др.]. – Гродно : ГрГУ, 2011 а. – С. 14–16.

Рыковский, Г. Ф. Проблема эволюции мохообразных как особой группы высших растений / Г. Ф. Рыковский // Купревичские чтения. III. Проблемы экспериментальной ботаники. – Минск : Тэхналогія, 2001. – С. 50–102.

Рыковский, Г. Ф. Происхождение и эволюция мохообразных с оценкой современного состояния и генезиса бриофлоры : дисс. ... докт. наук : 03.00.05 / Г. Ф. Ры-

ковский. – Минск, 1993 а. – 1153 с.

Рыковский, Г. Ф. Происхождение мохообразных как группы архегониальных (высших) растений / Г. Ф. Рыковский // Проблемы ботаники : Материалы VI делегат. съезда БРБО. – Минск, 1993 б. – Ч. I. – С. 70–78.

Рыковский, Г. Ф. Редкие виды мохообразных Белорусского Поозерья / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Красная Книга Республики Беларусь : состояние, проблемы, перспективы : материалы междунар. науч. конф., Витебск, 13–15 декабря 2011 г. / Вит. гос. ун–т; редкол. : В. Я. Кузьменко (отв. ред. ) и [и др. ]. – Витебск : УО «ВГУ и. П. М. Машерова», 2011 б. – С. 145–147.

Рыковский, Г. Ф. Современная таксономическая структура бриофлоры Беларуси / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. Ин–т эксперимент. бот. НАН Беларуси. – Минск : Право и экономика, 2015 б. – Вып. 44.

Рыковский, Г. Ф. Филогения мохообразных как особой группы высших растений / Г. Ф. Рыковский // Ботаника и микология на пути в третье тысячелетие : Международный сборник статей, посвященный 70–ти летию академика НАНУ К. М. Сытника. – Киев : Институт ботаники НАНУ, 1996. – С. 188–199.

Рыковский, Г. Ф. Цикл развития мохообразных и апомиксис / Г. Ф. Рыковский // Ботаника : Сб. науч. тр. – Минск : Наука и техника, 1992. – Вып. 31. – С. 183–193.

Рыковский, Г. Ф. Эколого–географические особенности *Andreaeae rupestris* Hedw. – редкого вида во флоре Белоруссии / Г. Ф. Рыковский // Бриолихенологические исследования в СССР. – Апатиты, 1986.

Рыковский, Г. Ф. Эпифитные мохообразные Березинского заповедника / Г. Ф. Рыковский // Флористические и геоботанические исследования в Белоруссии. – Минск : Наука и техника, 1970 б. – С. 30–37.

Рыковский, Г. Ф. Эпифитные мхи как экологическая группа экстремальных местообитаний / Г. Ф. Рыковский // Проблемы бриологии в СССР. – Л. : Наука, 1989. – С. 190–201.

Рыковский, Г.Ф. Мхи-апофиты на старых бетонных сооружениях северо-запада Беларуси / Г.Ф. Рыковский, А.А. Сакович // Известия Национальной Академии Наук Беларуси. Серия биологических наук. – Минск, 2014. – № 1. – С. 45-50.

Рыковский, Г. Ф. Анализ бриофлоры национального парка «Браславские озёра» (Беларусь) / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // биол. разн. раст. мира урала и сопредельных террит. : мат. Всерос. конф. с междунар. участием (Екатеринбург 28 мая – 1 июня 2012г. ). – Екатеринбург : Гошпитский, 2012 д. – С. 84–86.

Рыковский, Г. Ф. Жизненные стратегии бриевых мхов во флоре Беларуси / Г. Ф. Рыковский // Ботаника (исследования): Сборник научн. трудов. – Минск : Право и экономика, 2008. – Вып. 36. – С. 14–26.

Рыковский, Г. Ф. К экологической характеристике бриофлоры подзоны дубово–темнохвойных лесов в пределах Беларуси / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Актуальные проблемы экологии : материалы VIII междунар. науч.–практ. конф. (Гродно, 24 – 26 окт. 2012 г. ) : в 2 ч. / ГрГУ им. Я Купалы; редкол. : И. Б. Заводник (гл. ред. )

[и др.]. – Гродно : ГрГУ, 2012 е. – Ч. 1. – С. 61–63.

Рыковский, Г. Ф. Материалы к характеристике бриофлоры подзоны дубово-темнохвойных лесов в границах Беларуси / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси. – Минск : Право и экономика, 2012 б. – Вып. 41. – С. 33–44.

Рыковский, Г. Ф. Мохообразные Березинского биосферного заповедника / Г. Ф. Рыковский. – Минск : Наука и техника, 1980. – 136 с.

Рыковский, Г. Ф. Мохообразные Национального парка «Припятский» (эволюционный аспект, таксономия, экология, география, жизненные стратегии) / Г. Ф. Рыковский [и др.]. – Минск : Белорусский Дом печати, 2010. – 160 с.

Рыковский, Г. Ф. Мохообразные сосновых лесов Припятского заповедника / Г. Ф. Рыковский // Припятский заповедник: Исследования. – Минск : Урожай, 1976. – С. 75–84.

Рыковский, Г. Ф. О нахождении новых для Белоруссии видов листостебельных мхов / Г. Ф. Рыковский // Весці АН БССР, сер. біял. навук. – Мн., 1963. – № 4.

Рыковский, Г. Ф. О происхождении антоцеротовых (Anthocerotopsida) / Г. Ф. Рыковский // Филогения и систематика растений: Материалы VIII Моск. совещ. по филогении растений. – М. : Наука, 1991 а. – С. 94–96.

Рыковский, Г. Ф. Полесье как хорологический рубеж для мохообразных / Г. Ф. Рыковский // Бриология в ССР, ее достижения и перспективы : Тез. конф., поев. 90-летию со дня рожд. А. С. Лазаренко. – Львов, 1991 б. – С. 182–185.

Рыковский, Г. Ф. Происхождение и эволюция мохообразных / Г. Ф. Рыковский. – Минск : Беларус. навука, 2011 б. – 433 с.

Рыковский, Г. Ф. Развитие системы охраняемых природных территорий в Республике Беларусь (современная трактовка) / Г. Ф. Рыковский, В. И. Парфенов // Ботаника (исследования): сборник научных трудов. Ин-т эксп. Ботаники НАН Беларуси. – Минск, 2008. – Вып. 35. – С. 86–98.

Рыковский, Г. Ф. Редкие и охраняемые виды бриофитов на территории подзоны дубово-темнохвойных лесов в пределах Беларуси / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых природных территорий Республики Беларусь : материалы Международной науч.–практ. конф., 24–26 сентября 2012 г., п. Домжерицы / редкол. В. С. Ивкович (отв. ред.) [и др.]. – Минск : Белорусский Дом печати, 2012 ж. – С. 269–272.

Рыковский, Г. Ф. Флора Беларуси. Мохообразные : в 2 т. / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский / под ред. В. И. Парфенова. – Минск : Тэхналогія, 2004-2009. – Т. 1 : *Andreaeopsida–Bryopsida*. – 2004. – 437 с.

Рыковский, Г. Ф. Флора Беларуси. Мохообразные : в 2 т. / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский / под ред. В. И. Парфенова. – Минск : Беларуская навука, 2004-2009. – Т. 2 : *Hepaticopsida – Sphagnopsida* – 2009 – 213 с.

Рыковский, Г. Ф. Флора мохообразных и растений / Г. Ф. Рыковский, И. П. Юконене // Состояние наземных фитоценозов в зоне Игналинской АЭС в предпусковой период. – Вильнюс : Моклас, 1991. – С. 166–187.



Рыковский, Г. Ф. Эпифитные мохообразные Припятского ландшафтно-гидрологического заповедника / Г. Ф. Рыковский, Т. Я. Клакоцкая // Ботаника : Исследования. – Минск : Наука и техника, 1979. – Вып. 21. – С. 74–82.

Рыковский, Г. Ф. Эпифитный компонент бриофлоры Беларуси / Г. Ф. Рыковский, М. С. Шабета // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси. – Минск : Право и экономика, 2013. – Вып. 42. – С. 37–52.

Рыкоўскі, Г. Ф. Аб дэгенерацыі морфаструктур як спосабе адаптацыі ў мохопадобных (Bryophyta) / Г. Ф. Рыкоўскі // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – Мн., 1987 а. – Вып. 4. – С. 9–12.

Рыкоўскі, Г. Ф. Генезіс пратанемы імхоў (Bryopsida) у сувязі з умовамі асяроддзя / Г. Ф. Рыкоўскі // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – Мн., 1991. – Вып. 3. – С. 49–54.

Рыкоўскі, Г. Ф. Эвалюцыя мохопадобных (Bryophyta) у зв'язку з іх экалагічнаю спецыфікаю / Г. Ф. Рыкоўскі // Укр. бот. ж-л. – 1987 б. – 43. – 3. – С. 89–96.

Рыкоўскі, Г. Ф. Эвалюцыя мохопадобных (Bryophyta) як кампанента механізма біясферы / Г. Ф. Рыкоўскі // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – Мн., 1988. – Вып. 1. – С. 36–44.

Савич, В. П. Краткий предварительный отчет об исследовании флоры мхов и лишайников Белоруссии летом 1923 г. / В. П. Савич, Л. И. Савич // Зап. Бел. гос. ин-та сельск. и лесн. хоз-ва. – 1924. – Вып. 3. – С. 57–72.

Савич, Л. И. Определитель печеночных мхов севера европейской части СССР / Л. И. Савич, К. И. Ладыженская. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1936.

Савич, Н. М. Результаты геоботанических исследований в бывшем Рогачевском уезде летом 1923 / Н. М. Савич. – Минск, 1926.

Савич–Любицкая, Л. И. Определитель сфагновых мхов СССР / Л. И. Савич–Любицкая, З. Н. Смирнова. – Л. : Наука, 1968. – 112 с.

Савич–Любицкая, Л. И. Определитель листостебельных мхов СССР. Верховолонные мхи / Л. И. Савич–Любицкая, З. Н. Смирнова. – Л. : Наука, 1970. – 822 с.

Савіч, Н. М. Вынікі геабатанічных даследванняў у Магілёўскай акрузе ўлетку 1925 году / Н. М. Савіч // Матэрыялы да вывуч. флэры і фауны Беларусі. – 1929. – Т. 3.

Саутин, В. И. Определитель типов леса БССР / В. И. Саутин, П. Н. Райко. – Мн. : Государственное издательство сельскохозяйственной литературы БССР, 1963. – 204 с.

Серебрякова, Н. Н. Эколого-биологические особенности листостебельных мхов и использование их в экологическом мониторинге : на примере Пензенской области : автореф. дисс. ... канд. биол. Наук : 03.00.05 / Н. Н. Серебрякова. – Саратов, 2009. – 132 с.

Скворцов, А. К. Гербарий. Руководство по методике и технике / А. К. Скворцов. – М. : Наука, 1977. – 199 с.

- Слободян, М. П. Лиственные мхи Советских Карпат : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / М. П. Слободян. – Львов, 1950. – 12 с.
- Смирнова, З. Н. Материалы к флоре сфагновых мхов Урала / З. Н. Смирнова // Изв. биолог. науч.–исслед. ин-та при Пермском гос. ун-те. – Пермь, 1928. – Т. 6. – Вып. 2.
- Спирин, В. А. Особенности динамики деструкции валежа в ненарушенных южнотаежных фитоценозах / В. А. Спирин, А. И. Широков // Микология и фитопатология. – 2002. – Т. 37 (1). – С. 22–33.
- Стецура, Н. Н. Моховые синузии в хвойных лесах хребта Тукурингра / Н. Н. Стецура. – Москва : ВИНТИ, 1982. – 17 с.
- Сукачев, В. Н. Избранные труды / В. Н. Сукачев. – Л. : Наука, 1975. – Т. 3. – С. 42.
- Сукачев, В. Н. Методические указания к исследованию типов леса / В. Н. Сукачев, С. В. Зонн. – Москва : Издательство АН СССР, 1961. – 104 с.
- Сукачев, В.Н. Избранные труды. Том 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии / В.Н. Сукачев. – Л.: Наука, 1972. – 418 с.
- Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики : Материалы II рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга, 1983. – Л. : Наука, 1987. – 283 с.
- Тихомиров, В.Н. Геоботаника: курс лекций / В.Н. Тихомиров. – Минск: БГУ, 2005. – 188 с.
- Ткаченко, М. Леса севера / М. Ткаченко // Труды по лесному опытному делу в России.– СПб, 1911. – Выпуск XXV.
- Толмачев, А. И. Введение в географию растений / А. И. Толмачев. – Л., 1974. – 156 с.
- Толмачев, А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза / А. И. Толмачев. – Новосибирск : Наука, 1986. – 196 с.
- Тюремнов, С. Н. Болота Белорусской республики / С. Н. Тюремнов // Торфяное дело. – 1931. – № 1.
- Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 325 с.
- Уланова, Н. Г. Математические методы в геоботанике / Н. Г. Уланова. – М., 1995. – 109 с.
- Улична, К. О. Бриологічний гербарій / К. О. Улична // Каталог музейн. фондів. – Київ : Наук. Думка, 1976. – С. 57–73.
- Улична, К. О. Листяні мохі 1–2 / К. О. Улична // Каталог музейн. фондів. – Київ : Наук. Думка, 1978. – С. 5–92.
- Улична, К. О. Форми росту мохоподібних Карпатського високогір'я / К. Улична // Укр. бот. журн. – 1970. – Т. 27. – № 2. – С. 189–196.
- Цветкова, С. А. Эколого–географический анализ видов мохообразных в разных типах еловых лесов Беларуси / С. А. Цветкова // Известия НАН Беларуси, серия биологических наук. Мн., 2007. – № 7.

Цыганов, Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. – Москва : Наука, 1983. – 197 с.

Шабета, М. С. Анализ бриофлоры в условиях городской среды на примере г. Минска / М. С. Шабета // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси. – Минск : Право и экономика, 2010 а. – Вып. 39. – С. 130–144.

Шабета, М. С. Биоморфы мохообразных Березинского биосферного заповедника / М. С. Шабета, Г. Ф. Рыковский // Перспективы сохранения и рационального использования природных комплексов особо охраняемых природных территорий : материалы Междунар. науч.–практ. конф., посвящ. 90-летию Березинского заповедника и 20-летию присвоения ему Европейского Диплома для охраняемых территорий, 26–29 авг. 2015 г., д. Домжерицы, Республика Беларусь / Управление делами Президента Республики Беларусь [и др.]; редкол. В. С. Ивкович (отв. ред.) [и др.]. – Минск : Белорусский Дом печати, 2015 б. – С. 82–85.

Шабета, М. С. Биоморфы эпиксильных мохообразных хвойных лесов Беларуси / М. С. Шабета, Г. Ф. Рыковский // Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты : сб. ст. II междунар. науч.–практ. конф., Минск, 12–14 нояб. 2013 г. – Минск : Изд. центр БГУ, 2013 б. – С. 77–78.

Шабета, М. С. Комплексная база данных по мохообразным Беларуси «Bryobionta» / М. С. Шабета, Г. Ф. Рыковский // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов : материалы III Международной научно-практической конференции, посвященной 110-летию со дня рождения академика Н. В. Смольского (7-9 октября 2015, Минск, Беларусь). В 2 ч. Ч 1 / Нац. акад. наук Беларуси [и др.]; редкол.: В. В. Титок [и др.]. – Минск : Конфидо, 2015 в. – С. 237-241.

Шабета, М. С. Напочвенные мохообразные в хвойных лесах Беларуси / М. С. Шабета, Г. Ф. Рыковский // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. – Брянск, 2014 а. – № 2(4). – С. 18–26.

Шабета, М. С. Особенности бриофлоры минской городской агломерации / М. С. Шабета // Молодежь в науке – 2011, прил. к журн. «Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі» : в 5 ч. / редкол.: И. Д. Вологовский (гл. ред.) [и др.]. – Минск : Беларус. навука, 2012. – Ч. 3. – С. 192–196.

Шабета, М. С. Особенности экологии мохообразных в условиях урбаноэкосистем / М. С. Шабета // Актуальные проблемы экологии : материалы VI междунар. науч.–практ. конф. (Гродно, 27–29 окт. 2010 г.) / ГрГУ им. Я. Купалы; редкол. : И. Б. Заводник (отв. ред.) [и др.]. – Гродно : ГрГУ, 2010 б. – С. 71–73.

Шабета, М. С. Сравнительный анализ бриокомпонента лесов сосновой и еловой формаций / М. С. Шабета, Г. Ф. Рыковский // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов : Материалы II-ой международной науч.–практ. конф. : сб. науч. работ / под общ. ред. В. И. Парфенова. – Минск : Минсктиппроект, 2012 в. – С. 249–252.

Шабета, М. С. Сравнительный анализ мохообразных мшистой и кисличной се-

рий типов леса сосняков и ельников Беларуси / М. С. Шабета, Г. Ф. Рыковский // Материалы Международной бриологической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Анастасии Лаврентьевны Абрамовой (Санкт-Петербург, 12-16 октября 2015 г.). – СПб: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2015 г. – С. 157-161.

Шабета, М. С. Сравнительный анализ мохообразных сосновых и еловых лесов Беларуси / М. С. Шабета // Современное состояние, тенденции развития, рациональное использование и сохранение биологического разнообразия растительного мира : материалы междунар. науч. конф. (Минск – Нарочь, 23-26 сентября 2014 г.). / Ред. кол.: А. В. Пугачевский (гл. ред.) [и др.]. – Минск : Экоперспектива, 2014 б. – С. 147–150.

Шабета, М. С. Структура базы данных «Гербарий MSK-B (Bryobionta)» / М. С. Шабета // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов : материалы III Международной научно-практической конференции, посвященной 110-летию со дня рождения академика Н. В. Смольского (7-9 октября 2015, Минск, Беларусь). В 2 ч. Ч 1 / Нац. акад. наук Беларуси [и др.] ; редкол.: В. В. Титок [и др.]. – Минск : Конфидо, 2015 а. – С. 232-237.

Шабета, М. С. Структура бриокомпонента хвойных лесов Беларуси: таксономия, биоморфология, экология, география, созология : дисс. ... канд. биол. наук : 03.02.01, 03.02.08. / М. С. Шабета. – Минск, 2014 а. – 369 с.

Шабета, М. С. Таксономическая структура и созологический анализ мохообразных хвойных лесов Беларуси / М. С. Шабета // Известия Национальной Академии Наук Беларуси. Серия биологических наук – Минск : Беларус. навука, 2016. – №2.

Шабета, М. С. Таксономический анализ бриокомпонента хвойных лесов Национального парка «Припятский» / М. С. Шабета, Г. Ф. Рыковский // Современные экологические проблемы устойчивого развития Полесского региона и сопредельных территорий : наука, образование, культура : материалы на V Междунар. науч.–практ. конф., Мозырь, 25–26 окт. 2012 г. / УО МГПУ им. И. П. Шамякина; редкол. : О. Г. Акушко [и др.]. – Мозырь, 2012 б. – С. 94–99.

Шабета, М. С. Формы роста (биоморфы) бриофитов сосновых и еловых лесов Беларуси / М. С. Шабета, Г. Ф. Рыковский // Актуальные проблемы экологии : материалы X междунар. науч.–практ. конф. (Гродно, 1 – 3 окт. 2014 г. ) : в 2 ч. / ГрГУ им. Я Купалы [и др. ] ; редкол. : В. Н. Бурдь (гл. ред. ) [и др. ]. – Гродно : ГрГУ, 2014 б. – Ч. 1. – С. 52–54.

Шабета, М. С. Экологический анализ бриокомпонента сосновых лесов НП «Припятский» (Беларусь) / М. С. Шабета, Г. Ф. Рыковский // Роль природоохранных установ у збереженні біорозмаїття, етнокультурної спадщини та збалансованому розвитку територій : Матеріали міжнародної науково–практичної конференції, присвяченої 10–річчю НПП «Гуцульщина» (м. Косів, Івано–Франківська область 18–19 травня 2012 року), Україна, Косів. – 2012 а. – С. 228–231.

Шабета, М. С. Экологический мониторинг состояния воздушного бассейна микрорайона поселка Сосны с помощью методов бриодиагностики / М. С. Шабета, В. В. Маврищев // Вопросы естествознания : сб. науч. ст. / Бел. гос. пед. ун–т им. М.

Танка ; редкол. М. Г. Ясовеев (отв. ред.) [и др.]. – Минск : Право и экономика, 2010. – Вып. 5. – С. 59–60.

Шабета, М. С. Эколого-биоморфологическая характеристика мохообразных хвойных лесов Беларуси / М. С. Шабета, Г. Ф. Рыковский // Известия Национальной Академии Наук Беларуси. Серия биологических наук – Минск : Беларус. навука, 2015 а. – №4. – С. 22–32.

Шабета, М. С. Эпиксильные мохообразные в хвойных лесах Беларуси / М. С. Шабета, Г. Ф. Рыковский // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. – Брянск, 2013 а. – № 2(2). – С. 37–46.

Шабета, М.С. Характеристика ельников серии типов леса низинного заболачивания в условиях Беларуси / М. С. Шабета // Проблемы оценки, мониторинга и сохранения биоразнообразия : сборник материалов Региональной научно-практической экологической конф., Брест, 03 декабря 2015 г. / Брест, гос. ун-т имени А.С. Пушкина; редкол. : Ю.В. Бондарь (отв. ред.) [и др.]. – Брест : БрГУ, 2015 б. – С. 168-172.

Шестакова А. А. Состав и синузильная структура мхов лесного пояса / А. А. Шестакова // Восточно–европейские леса : история в голоцене и современность : в 2 кн. / Центр по пробл. экологии и продуктивности лесов; отв. ред. О. В. Смирнова. – М. : Наука, 2004. – С. 282–287.

Шестакова А. А. Эколого–ценотические и флористические особенности организации бриобиоты на территории Нижегородской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / А. А. Шестакова. – Нижний Новгород : Нижегородский гос. ун–т., 2005. – 28 с.

Шляков, Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР / Р. Н. Шляков. – Л. : Наука, 1976-1982. – Вып. 1 : Антоцеротовые; Печеночники: Гапломитриевые – Мецгериевые. – 1976. – 91 с.

Шляков, Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР / Р. Н. Шляков. – Л. : Наука, 1976-1982. – Вып. 2 : Печеночники: Гербертовые – Геокаликсовые. – 1979. – 191 с.

Шляков, Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР / Р. Н. Шляков. – Л. : Наука, 1976-1982. – Вып. 3 : Печеночники: Лофоэиевые – Мезоптихиевые. – 1980. – 188 с.

Шляков, Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР / Р. Н. Шляков. – Л. : Наука, 1976-1982. – Вып. 4 : Печеночники: Юнгерманиевые – Скапаниевые. – 1981. – 221 с.

Шляков, Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР / Р. Н. Шляков. – Л. : Наука, 1976-1982. – Вып. 5 : Печеночники: Лофоколеевые – Риччиевые. – 1982. – 195 с.

Шляков, Р. Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор / Р. Н. Шляков. – Мурманск, 1961.

Шмидт, В. М. Математические методы в ботанике / В. М. Шмидт. – Л. : ЛГУ, 1984. – 288 с.

Шмидт, В. М. Статистические методы в сравнительной флористике / В. М. Шмидт. – Л. : ЛГУ, 1980. – 176 с.

Щербаков, А. В. Инвентаризация флоры и основы гербарного дела : Методиче-

ские рекомендации / А. В. Щербаков, С. Р. Майоров; под ред. проф. В. С. Новикова. – М. : Товарищ. научн. изд. КМК, 2006. – 50 с.

Юркевич, И. Д. Выделение типов леса при лесоустроительных работах / И. Д. Юркевич. – 3-е изд., доп. – Минск : Наука и техника, 1980. – 120 с.

Юркевич, И. Д. К вопросу о систематике *Picea abies* (L.) Karst. / И. Д. Юркевич, В. И. Парфенов // Бюл. главн. бот. сада АН СССР. – 1967. – Вып. 64. – С. 41–48.

Юркевич, И. Д. Особенности типов лесов Полесья и некоторые хозяйственные мероприятия / И. Д. Юркевич, Л. П. Смоляк // Сб. науч. тр. БелЛТИ. – Минск, 1957. – Вып. 10. – С. 69–76.

Юркевич, И. Д. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование / И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. С. Адериho // Минск : Наука и техника, 1979. – 248 с.

Юркевич, И. Д. Сосновые леса Белоруссии : Типы, ассоциации, продуктивность / И. Д. Юркевич, Н. Ф. Ловчий. – Минск : Наука и техника, 1984. – 176 с.

Юркевич, И. Д. Сосновые, дубовые и ольховые формации Полесья / И. Д. Юркевич, Л. П. Смоляк // Сб. науч. работ по лесн. хоз-ву БелНИИЛХ. – Гомель, 1958. – Вып. 12. – С. 28–39.

Юркевич, И. Д. Типы и ассоциации еловых лесов / И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. И. Парфенов. – Минск : Наука и техника, 1971. – 352 с.

Юркевич, И. Д. Геоботаническое изучение сосняков мшистых в Полесье / И. Д. Юркевич, Н. Ф. Ловчий, В. С. Гельтман // Проблемы Полесья. – Минск, 1974. – Вып. 3. – С. 234–259.

Юркевич, И. Д. География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии / И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман. – Мн., 1965.

Юркевич, И. Д. Леса Белорусского Полесья (Геоботанические исследования) / И. Д. Юркевич, Н. Ф. Ловчий, В. С. Гельтман. – Минск : Наука и техника, 1977. – 288 с.

Юркевич, И. Д. Лесотипологические таблицы / И. Д. Юркевич. – Мн. : Наука и техника, 1969.

Юркевич, И. Д. Районирование лесной растительности БССР / Ботанический журнал // И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман, 1960. – Т. 45. – № 8.

Юркевич, И. Д. Растительный покров Белоруссии / И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман. – Мн. : Наука и техника, 1969. – 176 с.

Юркевич, И. Д. Типы леса и лесные ассоциации : Лесотаксационный справочник / И. Д. Юркевич. – Мн. : Наука и техника, 1962.

Юркевич, И. Д. Аб некоторых питаннях лясной тыпалогіі / И. Д. Юркевич // Весці АН БССР. Сер. біял. навук, 1961. – № 4. – С. 24–28.

Юрцев, Б. А. // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики : Мат-лы IV рабочего совещания по сравнительной флористике (Березинский биосферный заповедник, 1993). – СПб. : СПб. гос. ун-т (НИИХ), 1998. – С. 3.

Юрцев, Б. А. Основные понятия и термины флористики / Б. А. Юрцев, Р. В.

Камелин. – Пермь : Перм. ун–т, 1991. – 80 с.

Юрцев, Б. А. Флора Сунтар–Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо–Востока Сибири / Б. А. Юрцев. – Л., 1968. – 235 с.

Ярошенко, П.Д. Геоботаника / П.Д. Ярошенко. – Москва: Просвещение, 1969. – 200 с.

Apinis, A. Data on the Ecology of Bryophytes / A. Apinis, L. Lacis // II Acidity of the substrata of Musci. Acta Horti Bot. univ. – Latviensis, 1934. – № 9.

Apinis, A. Data on the Ecology of Bryophytes / A. Apinis, L. Lacis // II Acidity of the substrata of Musci. Acta Horti Bot. univ. – Latviensis, 1935. – № 10.

Authors of plant names. A list of authors of scientific names of plants, with recommended standard forms of their names, including abbreviations / Edit. by R. K. Brummit & C. E. Powell. – Kew : Royal Botanic Gardens, 1992. – 732 p.

Bakalin, V. A. Notes on Lophozia III. Some taxonomic problems in Lophozia sect. Lophozia / V. A. Bakalin // Arctoa, 2001. – № 10. – P. 207–218.

Blonski, Fr. Sprawozdanie z wycieczki botanicznej odbytej do Puszczy Białowieskiej, w lecie 1887 roku. – Pamiętnik Fizyograficzny / Fr. Blonski, K. Drimmer, N. Ejsmond. – Warszawa, 1888. – T. 8.

Blonski, Fr. Sprawozdanie z wycieczki botanicznej odbytej do Puszczy Białowieskiej, Ładzkiej i Swislockiej w 1888 roku. – Pamiętnik Fizyograficzny / Fr. Blonski, K. Drimmer. – Warszawa, 1889. – T. 9. – 63–115 pp.

Braun–Blanquet, J. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde / J. Braun–Blanquet // Wien–N. Y. : Springer–Verlag, 1964. – 865 p.

Crites, S. Relationships between stand age stand structure and biodiversity in aspen mixed–wood forest in Alberta / S. Crites, M. R. T. Dale; Stelfox J. B. ed. Edmonton : Alta, 1995. – P. 91.

Downar, N. V. Enumeratio plantarum circa Mohileviam ad Borysthenem collectarum, tam sponte crescentium quam solo assue–factarum spatio millia passuum / N. V. Downar // Bulletin de la societe de naturalistes de Moscou. – M., 1861. – T. 34. – № 1.

Du Rietz, G. E. Biosoziologie: Berichte uber das internationale symposium in Stolzenau / Weser, 1960. Haag : Kluwer Academic Publishers / G. E. Du Rietz. – 1965. – P 23.

Edwards, M. E. Biol. Conserv / M. E. Edwards. – 1986. – V. 37. – P. 301.

Filipowicz, K. Spis mchów, wtrobowców i porostów z niektórych stanowisk Królestwa Polskiego. – Pamiętnik Fizyograficzny / K. Filipowicz. – Warszawa, 1881. – T. 1. – Dz. 3. – S. 258–267.

Fleisher, M. Die Moos vegetation in Urwald von Białowieś / M. Fleisher // Berichte Freien Ucrein f. Pflanzengeogr. u. Syst. Bot. FurdasJahre 1917/1918. – 1919.

Furuki, T. A. Taxonomical revision of the Aneuraceae (Hepaticae) of Japan // J. Hattori Bot. Lab. / T. A. Furuki. – 1991. – № 70. – P. 293–397.

Gams, H. Bryo–cenology (Moss–Societies) in Manual of Bryology / H. Gams; Verdoorn F. ed. – The Hague : Nijhoff, 1932. – 323 p.

Gilibert, J. E. Flora lithuanica inchoata, seu Enumeratio plantarum quas circa Grodnam et determinavit / J. E. Gilibert. – Grodnae, 1781.

Gimingham, C. H. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities / C. H. Gimingham, W. M. Robertson // *Transaction of the British Briol. Soc.*, 1950. – 1. – № 4. – P. 330–344.

Herzog, Th. *Geographie der Moose* / Th. Herzog. – Jena, 1924.

Hong, W. S. The distribution of *Lophozia* in North America west of the hundredth meridian / W. S. Hong // *Lindbergia*, 2002. – Vol. 27. – № 2. – P. 49–62.

Hong, W. S. The family *Cephaloziaceae* in North America west of the hundredth meridian / W. S. Hong // *Lindbergia*, 1988. – Vol. 14. – № 2. – P. 79–88.

Hubschmann, A. *Prodromus der Moosgesellschaften Zentraleuropas* / A. Hubschmann // *Bibliotheca Bryophytorum*. – Berlin–Stuttgart : J. Cramer–Verlag, 1986. – Bd. 32. – 413 s.

Ignatov, M. S. Check–list of mosses of East Europe and North Asia / M. S. Ignatov, O. M. Afonina, E. A. Ignatova, A. Abolina, T.V. Akatova, E.Z. Baisheva, L.V. Bardunov, E.A. Baryakina, O.A. Belkina, A.G. Bezhgodov, M.A. Boychuk, V.YA. Cherdantseva, I.V. Czernyadjeva, G.YA. Doroshina, A.P. Dyachenko, V.E. Fedosov, I.L. Goldberg, E.I. Ivanova, I. Jukoniene, L. Kannukene, S.G. Kazanovsky, Z.KH. Kharzinov, L.E. Kurbatova, A.I. Maksimov, U.K. Mamatkulov, V A. Manakyan, O.M. Maslovsky, M.G. Napreenko, T. N. Otnyukova, L.YA. Partyka, O.YU. Pisarenko, N.N. Popova, G.F. Rykovsky, D.YA. Tubanova, G.V. Zheleznova & VI. Zolotov // *Arctoa*. – 2006. – T. 15. – P. 1–130.

Jundzill, J. *Opisanie rósln w Litwie, na Wotyniu, Podotu i Ukrainie dziko rosnących iako i oswoionych* / J. Jundzill. – Wilno, 1830. – 583 s.

Laasimer, L. *Eesti NSV Taimkate* / L. Laasimer. – Tallinn : Valgus, 1965. – 397 s.

Landwerh, J. *Atlas Nederlandse Levermossen* / J. Landwerh // *Koninklijke Nederlandse Naturhistorische Vereniging*, 1980. – 287 s.

Longton, R. *Bryophytes and lichens in a changing environment* / R. Longton, J. W. Bates, A. M. Farmer eds. – Oxford : Clarendon Press, 1992. – P. 32.

Macuk, S. *Zespoły roślinne okolic miasteczka Koziny powiatu Braslawskiego* / S. Macuk // *Prace Tow. Przyjaciół Nauk w Wilnie. Wydział nauk matem. i przyrodn.* – Wilno, 1938. – T. 12. – N. 17.

Mickiewicz, J. *Mszaki epifityczne zespołów leśnych w Białowieckim Parku Narodowym* / J. Mickiewicz, A. Trocewicz // *Societatis botanicorum Poloniae. Vol. XXVII*. – Warszawa, 1968. – № 3.

Miller, H. A. *Bryophyte evolution and geography* / H. A. Miller // *Biol. J. Linn. soc.*, 1982. – 18. – 2. – P. 145–196.

Müller, K. *Die Lebermoose Europas (Musci hepatici)* / K. Müller // *Rabenhorst's Kryptogamen–Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Bd. 6, 3e éd.* Leipzig, 1951–1958. – 1365 p.

Paton, J. A. *The liverwort flora of the British Isles* / J. A. Paton. – 1999. – 626 p.

Rykovskij, G. F. *Comparative characteristics of brioflora in National parks of Belarus* / G. F. Rykovskij, M. S. Shabeta // *International biological conference dedicated to 100 year anniversary of R. N. Schljakov. Apatity, Murmansk Province, 24–26th June, 2012 : Abstracts*. – Apatity, 2012. – P. 63–64.



- Rykovsky, G. F. The origin of bryophytes as a group of plants / G. F. Rykovsky // Abstracts 7-th Meeting of the Central and European Bryological Working Group (CEBWG). – Apatity, 1990. – P. 57–58.
- Schuster, R. M. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian : in 6 vol. / R. M. Schuster. – New York. ; London : Columbia Univ., 1966. – 6 vol.
- Schuster, R. M. The Hepaticae of South Greenland / R. M. Schuster // *Nova Hedwigia*, 1988. – № 92. – 255 p.
- Shabeta, M. S. Bryophyte diversity in the Belarus coniferous forests / M. S. Shabeta, G. F. Rykovsky // *Arctoa*. – 2015. – Vol. 24. – P. 541–546.
- Stebel, A. Mosses of the pieniny range (Polish Western Carpatians) / A. Stebel, R. Ochyra, G. Voncina. – Poznan: Sorus, 2010. – 214 p.
- Szafnagel, K. Zapiski bryologiczne / K. Szafnagel. – Wilno, 1908. – S. 1–58.
- Szafran, B. Torfowce Polesia (Sphagna von Polesie) / B. Szafran // *Prace Biura Meljoracji Polesia*. – 1930. – T. 1. – Z. 3. – S. 1–4.
- Szafran, B. Mchy plejstocenske Polskii sasiedni chobszarow wschodnich / B. Szafran. – Panstw. Inst. Geol. Biul. – Warszawa, 1952. – 68 s.
- Szepesfalvy, J. Beitrage zur Bryo-Geographie des Ostlichen / J. Szepesfalvy // *Ann. Muzei Nat. Hungarici*. – 1926. – T. 23.
- Tessendorff, F. Floristisches aus Weiss-Russland / F. Tessendorff // *Verhandl. d. Bott., Vereins der Provinz Brandenburg*. – Berlin-Dahlem, 1922. – L. XIV. – P. 109–127.
- Váňa, J. The genus *Jungermannia* in western North America / J. Váňa, W. S. Hong // *Lindbergia*, 1999. – Vol. 24. – № 3. – P. 133–144.
- Vascular plant families and genera. A listing of the genera of vascular plants of the world according to their families, as recognised in the Kew Herbarium, with an analysis of relationships of the flowering plant families according to eight systems of classification / comp. R. K. Brummit. – Kew : Royal Botanic Gardens, 1992. – 804 p.
- Vellak, K. Biodiversity and Conservation / K. Vellak, J. Paal. – 1999. – V. 8. – № 12. – P. 1595.
- Wilson, E. O. Biodiversity / E. O. Wilson, F. M. Peter eds. – Washington. DC : National Academy Press., 1988. – 519 p.