

ISSN 1810-9810 (Print)
УДК 582.32(476.2)

Г. Ф. Рыковский¹, М. С. Малько², А. А. Сакович³

¹*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь, e-mail: nan.botany@yandex.by*

²*Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, Беларусь, e-mail: Zentsova2009@gmail.com*

³*Гродненский государственный университет им. Янки Купалы, Гродно, Беларусь, e-mail: mail@grsu.by*

ЭПИФИТНЫЙ КОМПОНЕНТ БРИОФЛОРЫ ПОЛЕССКОГО РЕГИОНА

Аннотация. Впервые рассматривается эпифитный компонент бриофлоры Полесского региона в целом. Представлен состав эпифитных мохообразных и их распределение по группам лесобразующих пород деревьев, экологические и географические особенности. Выделены редкие виды. Затронуты вопросы эволюции эпифитизма у бриофитов.

Ключевые слова: мохообразные, печеночники, мхи, бриофиты, эпифиты, Полесье

G. F. Rykovsky¹, M. S. Malko², A. A. Sakovich³

¹*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus, e-mail: nan.botany@yandex.by*

²*Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus on Bioresources, Minsk, Belarus, e-mail: Zentsova2009@gmail.com*

³*Yanka Kupala State University of Grodno, Grodno, Belarus, e-mail: mail@grsu.by*

EPHYTIC COMPONENT OF BRYOFLORA OF POLESIA REGION

Abstract. For the first time, a comprehensive study of the epiphytic component of bryoflora of Polesia region was carried out. The composition of epiphytic bryophytes and their distribution among groups of forest-forming tree species, ecological and geographical features are presented. Rare species are highlighted. The questions of the evolution of bryophytes epiphytism are raised.

Keywords: bryophytes, liverworts, mosses, epiphytes, Polesia

Г. Ф. Рыкоўскі¹, М. С. Малько², А. А. Саковіч³

¹*Інстытут эксперыментальнай батанікі імя В. Ф. Купрэвіча Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі, Мінск, Беларусь, e-mail: nan.botany@yandex.by*

²*Навукова-практычны цэнтр Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі па біярэсурсах, Мінск, Беларусь, e-mail: Zentsova2009@gmail.com*

³*Гродзенскі дзяржаўны ўніверсітэт імя Янкі Купалы, Гродна, Беларусь, e-mail: mail@grsu.by*

ЭПІФІТНЫ КАМПАНЕНТ БРЫЯФЛОРЫ ПАЛЕСКАГА РЕГІОНУ

Анатацыя. Упершыню разглядаецца эпифітны кампанент брыяфлоры Палескага рэгіёну ў цэлым. Прадстаўлены склад эпифітных мохападобных і іх размеркаванне па групам лесаўтваральных парод дрэў, экалагічныя і геаграфічныя асаблівасці. Вылучаныя рэдкія віды. Закрануты пытанні эвалюцыі эпифітызму ў брыяфітаў.

Ключавыя словы: мохападобныя, пячоначнікі, імхі, брыяфіты, эпифіты, Палессе

Введение. Полесский регион находится согласно геоботаническому районированию в Европейской широколиственно-лесной зоне между Евроазиатской хвойно-лесной (таежной) и степной зонами. Однако доминирование здесь песчаных и заболоченных почв обуславливает преобладание в растительном покрове лесов сосновой формации. Важную роль в растительном покрове региона наряду с сосудистыми растениями играют мохообразные, экологически они в связи со спецификой организации существенно иные, чем сосудистые растения. В частности, в отличие от последних мохообразные способны заселять разнообразные субстраты, уклоняясь тем самым от конкуренции с этими более мощными растениями, приуроченными в основном к почвам.

Материалы и методы исследований. Определение мохообразных проводилось по стандартным методикам с использованием сводки «Флора Беларуси» по мохообразным [1], а также монографической работы М. С. Игнатова, Е. А. Игнатовой [2]. Классификация таксонов и цити-

рование видовых названий приводятся согласно современной таксономии мхов [3], печеночников и антоцеротовых [4] с некоторой корректировкой [5, 6].

Эпифитный компонент бриофлоры Полесья. Для Полесского региона выявлено 142 вида бриофитов (составляющие 30,2 % бриофитов региона), из которых 28 – печеночники (отдел Marchantiophyta) и 114 – мхи (отдел Bryophyta). У печеночников среди эпифитов представлен только класс юнгерманиевые (Jungermanniopsida), а у мхов – класс бриевые (Bryopsida). Эпифитные мохообразные заселяют главным образом основания стволов и выступающие из почвы корни деревьев. Настоящими эпифитами являются 35 видов (26,5 % бриофитов данной экогруппы), из которых печеночников 6 и бриевых мхов 29. Однако собственно облигатных или близких к ним эпифитов лишь 18 видов из родов *Metzgeria*, *Radula*, *Frullania*, *Neckera*, *Ulota*, *Orthotrichum* и др. Настоящие эпифиты несмотря на способность части из них произрастать также на других субстратах, в совокупности ярко характеризуют специфику экологической группы эпифитов. Из них мелкие печеночники (из родов *Frullania*, *Metzgeria*, *Radula*) в более низких широтах (даже на Кавказе) способны переходить с ветвей на листья [7].

На участии печеночников в составе эпифитного компонента бриофлоры отражается то, что Полесье входит в бореальную область Земного шара, тогда как наиболее богата и разнообразна флора эпифитных печеночников во влажных тропических лесах, где они обычны не только на коре, но и на листьях деревьев. По нашему представлению, уже в карбоне мелкие печеночники могли освоить кору деревьев и другие древовидные растения, тогда как на листьях они достаточно широко распространились, по-видимому, лишь в меловое время, когда сформировались тропические леса с преобладанием покрытосеменных. Бриевые мхи перешли от почвенного к эпифитному образу жизни едва ли ранее мезозоя (возможно, этот процесс начался во время наибольшей гумидизации климата в нижней юре), но подлинный расцвет их эпифитизма следует связывать со второй половиной и особенно с поздним мелом, с которым синхронизируется широкая территориальная экспансия покрытосеменных и образование ими разнообразных ценозов.

Исторически основания стволов деревьев (согласно Л. В. Бардунову [8] – «узловой» экотоп лесных сообществ) должны были сыграть ключевую роль в процессе миграции бриофитов на стволы деревьев, а затем на ветви и листья. В этом экотопе сосредоточено основное число видов мохообразных, встречающихся на коре живых деревьев (эпифитов, эпигейдов, эпиксиллов). Данный экотоп, возможно, явился исходным не только для формирования экогруппы эпифитов, но и первоначальных этапов дифференциации эпиксиллов из числа прежде эпигейдных мохообразных. В дальнейшем процесс адаптации эпифитов в результате снижения влажности воздушной среды привел к освоению в плиоцене и особенно в антропогене рядом их видов скально-каменистого субстрата, а также к способности длительно удерживаться на разлагающейся коре. При этом собственно эпиксилам зачастую трудно адаптироваться к произрастанию на мало измененной коре деревьев, а собственно эпифитам – к значительно разложившейся коре и тем более к гниющей древесине.

Большее экологическое сродство собственно эпифиты имеют не с настоящими эпиксилами, а с эпилитами в связи с относительно большим сходством физических свойств коры деревьев и поверхности скал и камней [8, 9]. Из видов, отмеченных на коре живых деревьев в Полесье, в условиях таких субстратов, как гниющие древесина и кора деревьев, встречается 87, на почве 82, на камнях и скалах 77. Критическим фактором для эпифитных мохообразных является режим влажности местообитаний, поскольку кора древесных растений не может явиться для них надежным источником влаги.

Что касается распределения бриофитов по лесообразующим породам, то в Полесье заметный отпечаток на это накладывают обширность территории и разнообразие условий произрастания на коре деревьев. Максимально богатой эпифитной бриофлорой в данном регионе отличается дуб черешчатый (включает до 50 % видов, встречающихся в Полесье на коре деревьев, таблица), что объясняется широким распространением его в различных экотопах и фитоценозах [10]. В общем эпифитная бриофлора широколиственных деревьев Полесья охватывает до

65 % мохообразных, отмеченных на коре деревьев в регионе. Настоящие эпифиты здесь почти исключительно неморальные и неморально-монтанные.

На большинстве видов деревьев природной флоры региона отмечено до 20 % представителей эпифитной бриофлоры, из них половина – неспецифические для коры живых деревьев виды (эпигейды и политопные). На составе эпифитной бриофлоры мелколиственных деревьев (осина, ольха клейкая, береза, ива) также отражается их широкое распространение в разнообразных дендроценозах и на открытых местах, что создает широкий спектр местообитаний по степени увлажнения и освещенности. В результате по богатству эпифитной бриофлоры мелколиственные деревья в целом мало уступают широколиственным. На них отмечено до 60 % мохообразных, встречающихся в Полесье на коре деревьев. Среди мелколиственных деревьев по степени насыщенности видами эпифитной бриофлоры выделяются ольха, разделяющая, по существу, первое место с дубом в этом отношении (таблица). Вместе с тем кора ольхи менее благоприятна для поселения эпифитов, чем кора дуба, и занимает в этом аспекте промежуточное положение между корой осины, с одной стороны, и корой березы и ели – с другой.

Распределение видов мохообразных по форофитам

Вид	Форофиты													
	Д	Г	Я	К	Л	В	И	ОС	Т	ОЛ	Б	Е	С	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
<i>Orthocaulis attenuatus</i> (Mart.) A. Evans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	
<i>Bazzania trilobata</i> (L.) Gray	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (L.) Dumort.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	
<i>Cephalozia media</i> Lindb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	
<i>Cephaloziella rubella</i> (Nees) Warnst.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
<i>Chiloscyphus minor</i> (Nees) J.J. Engel et R.M. Schust.	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Ehrh. ex Hoffm.) Dumort.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Chiloscyphus polyanthos</i> (L.) Corda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Chiloscyphus profundus</i> (Nees) J.J. Engel et R.M. Schust.	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	
<i>Frullania dilatata</i> (L.) Dumort.	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	-	
<i>Frullania tamarisci</i> (L.) Dumort.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Geocalyx graveolens</i> (Schrad.) Nees	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Jamesoniella autumnalis</i> (DC.) Steph.	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	
<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	
<i>Lophozia ventricosa</i> (Dicks.) Dumort.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	
<i>Odontoschisma denuatum</i> (Mart.) Dumort.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	
<i>Pellia epiphylla</i> (L.) Corda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Plagiochila porelloides</i> (Torr. ex Nees) Lindenb.	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	
<i>Porella platyphylla</i> (L.) Pfeiff.	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	
<i>Radula complanata</i> (L.) Dumort.	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	-	
<i>Scapania nemorea</i> (L.) Grolle	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) M. Fleisch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
<i>Amblystegium radicale</i> (P. Beauv.) Bruch et al.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Bruch et al.	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	
<i>Amblystegium juratzkanum</i> (Schimp.) Rau & Herv.	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-	
<i>Anomodon attenuatus</i> (Hedw.) Huebener	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-	
<i>Anomodon longifolius</i> (Brid.) Hartm.	+	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	
<i>Anomodon viticulosus</i> (Hedw.) Hook. & Taylor	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P. Beauv.	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Aulacomnium androgynum</i> (Hedw.) Schwaegr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Bryum argenteum</i> Hedw.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Bryum amblyodon</i> Muell. Hal.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
<i>Bryum bimum</i> (Schreb.) Turner	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Bryum capillare</i> Hedw.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Вид	Форофиты													
	Д	Г	Я	К	Л	В	И	ОС	Т	ОЛ	Б	Е	С	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
<i>Bryum creberrimum</i> Taylor	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Bryum pallescens</i> Schleich. ex Schwaegr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
<i>Bryum subelegans</i> Kindb.	+	+	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignalov & Huttunen	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	
<i>Brachythecium campestre</i> (Muell. Hal.) Bruch et al.	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	
<i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.	+	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	
<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	-	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Bruch et al.	+	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	
<i>Brachythecium salebrosum</i> (F. Weber & D. Mohr) Bruch et al.	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	
<i>Callicladium haldanianum</i> (Grev.) H.A. Crum	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	
<i>Calliergonella lindbergii</i> (Mitt.) Hedenas	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Campylidium sommerfeltii</i> (Myrin) Ochyra	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) C.E.O. Jensen	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Campylophyllum calcareum</i> (Crundw. & Nyholm) Hedenäs	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber & D. Mohr	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
<i>Dicranodontium denudatum</i> (Brid.) E. Britton	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	
<i>Dicranum flagellare</i> Hedw.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	+	
<i>Dicranum tauricum</i> Sapeh.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Dicranum viride</i> (Sull. & Lesq.) Lindb.	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	+	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Bruch et al.) Hedenas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	
<i>Eurhynchium angustirete</i> (Broth.) T.J. Kop.	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	
<i>Fissidens adianthoides</i> Hedw.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Fissidens osmundoides</i> Hedw.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Geocalyx graveolens</i> (Schrad.) Nees	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Herzogiella seligeri</i> (Brid.) Z. Iwats.	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	-	
<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Bruch et al.	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-	
<i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) Bruch et al.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	
<i>Hygroamblystegium varium</i> (Hedw.) Moenk.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Isoetecium alopecurooides</i> (Lam. ex Dubois) Isov.	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Kindbergia praelonga</i> (Hedw.) Ochyra	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.	+	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	-	
<i>Leucobryum glaucum</i> (Hedw.) Angstr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Leucodon sciurooides</i> (Hedw.) Schwaegr.	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-	
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Mnium marginatum</i> (Dicks.) P.Beauv.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Mnium stellare</i> Hedw.	+	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	
<i>Neckera complanata</i> (Hedw.) Huebener	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Neckera crispa</i> Hedw.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Neckera pennata</i> Hedw.	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
<i>Orthotrichum affine</i> Brid.	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	
<i>Orthotrichum anomalum</i> Hedw.	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Orthotrichum affine</i> Brid.	+	+	+	+	-	+	-	+	-	+	+	-	-	
<i>Orthotrichum diaphanum</i> Brid.	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Orthotrichum gymnostomum</i> Bruch ex Brid.	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	
<i>Orthotrichum lyellii</i> Hook. & Taylor	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	

Окончание таблицы

Вид	Форофиты													
	Д	Г	Я	К	Л	В	И	ОС	Т	ОЛ	Б	Е	С	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.	+	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	
<i>Orthotrichum pallens</i> Bruch ex Brid.	+	+	+		-	-	-	+	-	-	-	-		
<i>Orthotrichum patens</i> Bruch ex Brid.	-	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	
<i>Orthotrichum pumilum</i> Sw.	-	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	
<i>Orthotrichum speciosum</i> Nees	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	
<i>Orthotrichum stramineum</i> Hornsch. ex Brid.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Orthotrichum striatum</i> Hedw.	-	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	
<i>Orthotrichum tenellum</i> Bruch. ex Brid.	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	
<i>Oxyrrhynchium speciosum</i> (Brid.) Warnst.	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-			-	
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	
<i>Plagiomnium drummondii</i> (B. & S.) T.Kop.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T.J. Kop.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Plagiothecium cavifolium</i> (Brid.) Z.lwats.	+	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Bruch et al.	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	-	
<i>Plagiothecium laetum</i> Bruch et al.	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-	
<i>Plagiothecium nemorale</i> (Mitt.) A.Jaeger	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Bruch et al.	+	+	+	-	-	+	+	+	-	+	+	-	+	
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	
<i>Pohlia bulbifera</i> (Warnst.) Warnst.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	
<i>Pseudoleskeella nervosa</i> (Brid.) Nyholm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Bruch et al.	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	
<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	+	+		-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	
<i>Serpoleskea subtilis</i> (Hedw.) Loeske	+	+	+	+	-	+	-	+	-	-	+	-	-	
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i> (Mitt.) Ignatov & Huttunen	+	-	+	-	-	+		+	-	+	+	+	-	
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov & Huttunen	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	
<i>Stereodon fertilis</i> (Sendtn.) Lindb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	
<i>Stereodon pallescens</i> (Hedw.) Mitt.	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	
<i>Syntrichia papillosa</i> (Wilson) Juratska	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
<i>Syntrichia virescens</i> (De Not.) Ochyra	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	
<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) A. Jaeger	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	
<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Bruch et al.	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	
<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Lindb.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Thuidium tamariscinum</i> (Hedw.) Bruch et al.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	
<i>Ulota coarctata</i> (P. Beauv.) Hammar	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
<i>Ulota crispa</i> (Hedw.) Brid.	+	+	+	+	-	-	-	+	-	+	+	+	-	

Примечание. «+» – вид присутствует, «-» – вид отсутствует.

Д – дуб, Г – граб, Я – ясень, К – клен, Л – липа, В – вяз, И – ива, ОС – осина, Т – тополь, ОЛ – ольха, Б – береза, Е – ель, С – сосна.

Примат ольхи в численности эпифитной бриофлоры вызван в сущности теми же причинами, что и в отношении дуба, хотя экологическая амплитуда ольхи смещена в сторону более влагообеспеченных и богатых местообитаний. В отличие от дуба на коре ольхи неморальные мохообразные развиваются заметно слабее. На осине отмечено до 60 видов бриофитов (таблица), причем особенно характерны мелкий плеврокапный мох *Pylaisia polyantha* и мелкие печеночники из родов *Radula* и *Frullania*, как и в других регионах умеренных широт Голарктики. На ивах в Полесье известно 34 вида мохообразных, в том числе ряд настоящих эпифитов, особенно из рода *Orthotrichum*, учитывая произрастание древовидных ив зачастую по берегам водоемов.

На составе бриофитов коры берез (*Betula pendula* и *B. pubescens*, таблица) отражаются такие их свойства, как неприхотливость к среде, невысокая тенистость кроны, неблагоприятные физические свойства коры и в целом своеобразный адаптивный комплекс, присущий березам, в какой-то мере имитирующий свойства сосны (*Pinus sylvestris*) как места поселения мохообразных. В этом отношении род *Betula* образует как бы переход от покрытосеменных деревьев к хвойным. На коре берез всего выявлено 46 видов мохообразных.

Бриофиты, произрастающие на коре хвойных деревьев Полесья (таблица), почти исключительно неспецифичны для эпифитных местообитаний чаще всего это виды, неразборчивые к природе субстрата (политопные, эпиксилы и эпигеиды). Важнейшее значение здесь имеют физико-химические свойства коры хвойных – легкая слущиваемость, плохая водопроницаемость, смолистость, сильно кислая реакция. На коре ели в связи с особенностями ее местообитаний и высокой тенистостью кроны создается влажный микроклимат, допускающий поселение на комле стволов старых деревьев не только мхов, но и некоторых печеночников, иногда встречаются даже отдельные виды облигатных эпифитов (из рода *Ulota*). Всего на ели отмечено до 35 видов бриофитов.

Для Южной Сибири Л. В. Бардунов [11] подчеркивает, что наиболее богата флора эпифитных мхов на тех форофитах, которые имеют широкую экологическую амплитуду (береза) или растут в сравнительно влажных условиях (пихта и ель). На территории Полесья это прежде всего относится к дубу и ольхе. Как отмечает данный автор, неблагоприятные свойства коры березы, произрастающей в Южной Сибири в очень различных условиях, отступают на задний план: мхи отыскивают участки, где эти свойства не проявляются (основание ствола), что выводит березу по богатству флоры эпифитов (39 видов) на первое место среди форофитов. Однако такой уровень «богатства» вполне сопоставим с числом видов мхов, встречающихся на коре берез в Полесье. Наиболее бедна бриофлора сосны как светлохвойной породы с плотной и гладкой, легко отслаивающейся корой. Хотя на ней (в трещинах оснований стволов старых деревьев) известно до 23 видов мохообразных (особенно из рода *Hypnum*), но чаще всего на соснах бриофиты вообще отсутствуют. Настоящие эпифиты здесь единичны (из рода *Orthotrichum*) и очень редки, а представлены главным образом политопные виды, эпиксилы и эпигеиды. Всего на коре хвойных в Полесье выявлено до 40 видов (27 % видов, встречающихся как эпифиты).

Нами предложена концепция происхождения и последующей эволюции эпифитной группы мхов [12], основывающаяся на эколого-биологических принципах и учитывающая особенности организации мхов, их жизненные стратегии и особенности коры деревьев как субстрата для поселения мхов, а также конкурентные свойства семенных растений. При этом предпринята попытка оценить значение различных факторов эпифитных местопроизрастаний для мохообразных. Относительно распределения эпифитных бриофитов по видам деревьев наиболее приемлемо представление, что такие мохообразные могут быть почти индифферентными к видам деревьев в районах с благоприятными климатическими условиями, но ограничены определенными видами деревьев в областях с неблагоприятными условиями [13]. В любом случае по мере старения коры физико-химические различия, присущие представителям разных таксонов, сглаживаются за счет возрастания ее трещиноватости, пористости, накопления в трещинах гумуса и пыли, что, однако, менее всего затрагивает кору сосны в связи с ее особыми свойствами, и в данном случае микроклимат играет ограниченную роль [12].

Поскольку поселение мхов на коре деревьев вызвано, как мы полагаем, в основном уклонением их от конкуренции в надпочвенной обстановке и сопровождается параллельным повышением выносливости данных форм к воздействию факторов окружающей среды, не следует ожидать проявления узкой специализации тех или иных мхов к определенным видам деревьев, тем более что кора для бриофитов преимущественно место фиксации, к тому же она в общем не обладает в отличие от горных пород (карбонатные, силикатные и др.) столь резкой разницей в химическом составе. Хотя Полесье – область с доминированием в растительном покрове арбоценозов, но климатические условия здесь не столь уж благоприятны, чтобы до-

статочно сильно нивелировать особенности коры различных видов деревьев как субстрата для мохообразных. Важнейшим нивелирующим фактором в такой ситуации выступает изменение свойств коры, снижение ее специфики с возрастом деревьев, особенно при основании стволов. В связи с этим различия между группами широколиственных и мелколиственных деревьев по составу бриофлоры не столь уж значительны. Только около 20 % видов из числа известных на широколиственных деревьях не выявлено на мелколиственных и наоборот, т.е. до 40 видов являются дифференцирующими для этих двух эпифитных бриофлор. Более надежно отличие широколиственных деревьев от мелколиственных проявляется по части настоящих эпифитов, являющихся неморальными, из родов *Lejeunea*, *Porella*, *Isothecium*, *Homalothecium*, *Neckera*. Как бы буферным звеном между мелколиственными и широколиственными деревьями в Полесье в известной мере выступает осина, кора которой более доступна для поселения настоящих эпифитов, чем кора ольхи и тем более березы. Дифференциальные виды, отличающие группу хвойных деревьев от мелколиственных, практически отсутствуют.

Особенности эпифитной бриофлоры Полесья проявляются также в соотношении географических элементов. Если в составе бриофлоры Полесья бореальный элемент (s.l.) представлен 43,5 % видов, а неморальный (s.l.) – 37,9 %, то в составе эпифитной бриофлоры соответственно 41,0 и 54,5 %. Следовательно, бриофлору Полесья следует считать неморально-бореальной, тогда как эпифитный компонент этого региона бореально-неморальный, поскольку в последней явно преобладают неморальные (s.l.) виды. Такое положение является отражением неморальных корней эпифитной флоры, восходящих к миоцену, но несколько «размытых» последующими флорогенетическими процессами и давлением бореализации, особенно в антропогене.

Именно неморальные виды как более специализированные эпифиты оказались к тому же в числе наиболее уязвимых среди обитающих на коре бриофитов в связи с антропогенным воздействием на арбоценозы Полесья, становясь все более редкими.

В составе эпифитных компонентов широколиственных и мелколиственных деревьев преобладают неморальные бриофиты; участие неморальных и бореальных видов в этих группах видов соответственно – 62,8 и 35,0 %, 55,0 и 38,2 %, т.е. на широколиственных деревьях неморальные виды представлены максимально, хотя это превышение над мелколиственными не столь уж значительно. Более заметно оно по степени развития данной группы мохообразных. Существенные различия в соотношении неморальных и бореальных бриофитов отмечаются в составе бриофлоры отдельных видов мелколиственных деревьев: соответственно у осины 70 и 30 %, у ольхи 53,2 и 43,5 % и у березы 46,6 и 48,9 %. У ели и сосны имеется двойное превосходство бореальных мохообразных над неморальными. В этом аспекте их бриофлора является антиподом бриофлоры осины, тогда как неморальные и бореальные виды достигают приблизительно равновесия в составе бриофлоры березы. Это косвенно свидетельствует, что береза в отношении своих адаптивных особенностей максимально уклонилась от других покрытосеменных в арбофлоре Полесья и тем самым экологически как бы наиболее приблизилась к хвойным. В свою очередь в некоторой мере промежуточным звеном между березой и осиной по географическому составу эпифитных мохообразных является ольха. По степени снижения благоприятности для поселения эпифитных бриофитов деревья во флоре Полесья располагаются в следующий ряд: клен, ясень, липа, дуб, осина, ива, ольха, береза, ель, сосна.

В целом анализ степени развития и частоты встречаемости настоящих эпифитов, исторически адаптированных к произрастанию на коре деревьев, показывает, что в Полесье они предпочитают широколиственные деревья как представителей неморального арбокомплекса, а также в известной мере осину. У осины есть своя свита эпифитных мохообразных, способных успешно закрепляться на гладкой коре вертикальных стволов в условиях обычно повышенной влажности среды. Большая частота встречаемости ряда настоящих эпифитов именно на коре широколиственных деревьев при их совместном произрастании с мелколиственными и хвойными косвенно свидетельствует о первоначальном формировании их как эпифитов на каких-то широколиственных деревьях в связи с центральным положением и наиболее глубокими генетическими корнями последних среди древесных покрытосеменных.

Мелколиственные виды деревьев, не являясь основными, коренными лесообразующими породами и выполняя главным образом роль промежуточного звена в сукцессионных циклах дендроценозов, оттесняемые зачастую в менее благоприятные условия произрастания, едва ли могли выступить в качестве первоначального пристанища вытесняемых из надпочвенного покрова лесных сообществ бриофитов. Иной вопрос – поселение видов рода *Orthotrichum* на коре ив, для которых характерно произрастание по берегам проточных водоемов, где повышенное освещение сочетается с достаточной степенью влажности среды, но это следствие дальнейшей адаптивной радиации покрытосеменных, их экологической специализации.

Ортотриховые, надо полагать, произошли в среднегорных поясах, где их предшественники переходили под влиянием конкуренции покрытосеменных с почвы на основания стволов деревьев этой группы (прежде всего ивовых), произрастающих у края горных речек, а затем поднимались по коре и выше, на стволы. Это, по-видимому, наиболее широко стало происходить с позднего мела и продолжалось в третичный период, получив, возможно, максимальный импульс в миоцене. Ареной выработки широкого эпилитизма у бриофитов едва ли могли явиться хвойные деревья, так как при их господстве, скорее всего, не возникло бы стимула для освоения коры конкурентного давления растений нижнего яруса и к тому же физикохимические свойства коры хвойных не благоприятствовали бы этому процессу в инициальной стадии. По нашему предположению, первоначально освоив относительно менее экстремальные местообитания на коре покрытосеменных, чем хвойных, некоторые представители эпилитных таксонов затем адаптировались при благоприятных условиях к определенным голосеменным (хвойным) деревьям, где отдельные из этих бриофитов впоследствии даже стали пышно разрастаться. В других случаях расширение экологического диапазона тех или иных настоящих эпилитов привело к возможности их произрастания и на коре голосеменных (хвойных) в условиях достаточно влажного климата.

Проведенный анализ эпилитного компонента бриофлоры Полесского региона, находящегося согласно геоботаническому районированию в зоне европейских широколиственных лесов, характеризует структуру данного компонента по группам древесных растений. Это широколиственные, мелколиственные, хвойные деревья и кустарники, распределение бриофитов на которых зависит не только от свойств коры (лиственные и хвойные древесные растения), но и от степени распространения отдельных видов деревьев, что касается их лиственных представителей. В такой связи по видовой численности эпилитов выделяются дуб черешчатый и ольха клейкая. На примере полесского эпилитного компонента, но с широкой экстраполяцией Г. Ф. Рыковским выдвинуто предположение о возможной исходной дифференциации этой специфической экологической группы.

Что касается вопроса сохранения редких и исчезающих видов мохообразных-эпилитов Полесского региона, то в Красную книгу Республики Беларусь (2015) включены 4 вида – *Orthotrichum lyellii* (II категория), *Dicranum viride* (III), *Porella platyphylla* (III) и *Neckera pennata* (IV), а к видам, требующим внимания, отнесены *Frullania tamarisci* и *Ambystegium radicale*. К редким бриофитам, отмеченным на деревьях в Полесье в целом, можно причислить еще 17 видов: из печеночников – *Barbilophozia barbata*, *B. lycopodioides*, *Orthocaulis attenuates*, *Radula lindbergiana*, *Scapania curta*, а из мхов – *Brachythecium reflexum*, *Eurhynchium speciosum*, *Dicranodontium denudatum*, *Hymenoloma crispula*, *Hypnum fertile*, *Neckera crispa*, *Orthotrichum patens*, *O. stramineum*, *O. tenellum*, *Plagiomnium drummondii*, *Serpoleskea confervoides*, *Ulota coarctata*, хотя некоторые из этих видов на территории региона давно не обнаруживаются.

Список использованных источников

1. Рыковский, Г. Ф. Флора Беларуси. Мохообразные / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский. – В 2 т. – Т. 1–2. – Минск, 2004. – 437 с.; – 2009. – 213 с.
2. Игнатов, М. С. Флора мхов средней части европейской России / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – Т. 1–2. – М.: КМК, 2003–2004. – С. 1–608, 609–944. (Arctoa том 11, приложение 1–2).
3. Check-list of mosses of East Europe and North Asia / M. S. Ignatov [et al.] // Arctoa. – 2006. – Т. 15. – P. 1–130.

4. *Потемкин, А. Д.* Печеночники и антоцеротовые России / А. Д. Потемкин, Е. В. Софронова. – Т.1. – СПб.-Якутск: Бостон-спектр, 2009. – 368 с.
5. *Рыковский, Г. Ф.* Происхождение и эволюция мохообразных / Г. Ф. Рыковский. – Минск: Беларус. навука, 2011. – 433 с.
6. *Stebel, A.* Mosses of the pieniny range (Polish Western Carpatians) / A. Stebel, R. Ochrya, G. Voncina. – Poland, 2010. – 214 p.
7. *Pocs, T.* Tropical forest bryophytes / T. Pocs // Bryophyte ecology / A. J. E. Smith (ed.). – 1982. – P. 59–104.
8. *Бардунов, Л. В.* Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 119 с.
9. *Курский, П.* К бриологии Южного побережья оз. Ильмень / П. Курский; тр. Бот. сада Императ. Юрьевского ун-та, 1909. – Вып. 2. – № 3–4. – С. 164–184.
10. *Рыковский, Г. Ф.* Эпифитные мохообразные Припятского ландшафтно-гидрологического заповедника / Г. Ф. Рыковский, Т. Н. Клакоцкая // Ботаника: Исследования. – Минск: Наука и техника, 1979. – С. 74–82.
11. *Бардунов, Л. В.* Листостебельные мхи Алтая и Саян. – Новосибирск: Наука, 1974. – 107 с.
12. *Рыковский, Г. Ф.* Эпифитные мхи как экологическая группа экстремальных местообитаний / Г. Ф. Рыковский // Проблемы бриологии в СССР. – Л.: Наука, 1989. – С. 190–201.
13. *Piippo, S.* Epiphytic bryophytes as climatic indicators in Eastern Fennoscandia // Acta Bot. Fen. – 1982. – Vol. 119. – P. 1–39.

Поступила 21.02.2020