

Оксана ЛОБАЧЕВСЬКА

МОХОПОДІБНІ (BRYOPHYTA) УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Узагальнено результати дослідження бріофлори Українських Карпат: представлена історія бріологічних досліджень регіону; проаналізовано сучасний склад флори; наведено основні екологічні особливості поширення мохоподібних; проведено географічний аналіз бріофлори та з'ясовано основні етапи її формування на досліджуваній території; подано відомості про рідкісні види Карпат і заходи їх охорони.

Мохоподібні (*Bryophyta*) — своєрідний відділ рослинного світу, який відрізняється від інших груп рослин унікальним циклом розвитку. На відміну від папоротеподібних, голонасінних і покритонасінних, вегетативною стадією мохоподібних є статева гаплоїдна рослина — гаметофіт, тоді як в інших вищих — це нестатевий диплоїдний спорофіт. Бріофіти — дуже давня група рослин, яка зберегла своє морфологічне розмаїття і таксономічне багатство та має досить широке розповсюдження. Українські Карпати є одним з найцікавіших і найбагатших регіонів України за флористичним складом мохоподібних.

Історія вивчення мохоподібних Українських Карпат розпочалася понад сто п'ятдесят років тому з перших відомостей про збори мохів з цієї території польським ботаніком, професором Львівського університету Я. Лобажевським. Він зібрав великий бріологічний гербарій, проте опублікував лише дві невеликі праці [14]. Серед наведених ним 18 видів справжніх мохів з околиць Львова і Східних Карпат рідкісним і цікавим є *Anacamptodon splachnoides* (Brid.) Brid., зібраний у Східних Бескидах на горі Зелемінь. Пізніше матеріяли зборів Я. Лобажевського з Косівського району Івано-Франківської обл., Східних Бескидів, Чорногори та Покутських Карпат опрацьовані й опубліковані польськими ботаніками Ф. Лілієнфельд [46], Т. Вісневським [58] і І. Реймент-Гроховською [51]. Згодом з'являються праці Е. Гюкеля [42], Й. Черкавського [36], А. Ремана [50], присвячені мохоподібним Карпат, переважно Східних Карпат: Чорногори, околиць с. Микуличин і смт. Верховини Івано-Франківської обл. та Горган. У 1885 році великий список мохоподібних (71 вид печіночників і 225 видів справжніх мохів), зібраних переважно на території Івано-Франківської області (околиці с. Ворохта, смт. Яремча), опублікував Й. Крупа [45]. Подальші публікації, в яких подані відомості про бріофлору Українських Карпат, належать О. Волощаку [60], А. Геебу [40], Я. Волчанському [59].

Результати бріологічних досліджень Черногори (урочища Кіз'ї Улоги, Гаджина, Погірка, Шпиці, Кедроватий) представлені у статті Р. Вільчека [57], в якій наведені 180 видів справжніх і 10 сфагнових мохів; серед них новими для Карпат були 52 види справжніх мохів. У цей період виходять друком праці про вивчення флори та рослинності цієї території, в яких трапляються відомості і про бріофлору: це насамперед праці К. Доміна [38, 39] про букові ліси Свидовця і Черногори; низка праць Г. Козія [43, 44], в яких наводяться мохоподібні торфових боліт Черногори і Покуття. Серед них і праці про рослинність окремих районів: Боржавських полонин М. Малоха [47, 48]; долини р. Виженка Чернівецької області Т. Штефурака [54], список якого включає 124 види мохоподібних, а також праця З. Пілоуса [49] про поширення *Hookeria lucens* (Hedw.) Sm. У флористичному списку Б. Шафрана [55] налічується 10 видів сфагнових і 215 видів справжніх мохів. Необхідно згадати і дослідження бріофлори Чехословаччини Я. Шмардою [52, 53] і Угорщини А. Борошом [32, 33], які виявили місцезростання цікавих мохоподібних на території Українських Карпат — Мармароських горах та Черногорі. Пізніше результати проведених ними досліджень були узагальнені А. Борошом і Л. Вайдою [34].

Цілеспрямоване дослідження мохоподібних Українських Карпат розпочалося з 50-х років ХХ століття науковцями Академії наук УРСР — сфагнових мохів і печіночників Д. Зеровим і мохів А. Лазаренком. Крім зведених списків мохоподібних, дослідники більше уваги надавали географічному аналізу бріофлори та історії її розвитку, аналізу ролі мохів у рослинному покриві і в сукцесійних змінах рослинності. Ці питання насамперед розглядалися у працях науковців Інституту ботаніки НАН України. Унаслідок проведених досліджень були опубліковані праці М. Слободяна [23, 24], присвячені бріофлорі Свидовецького масиву і Мармароських Карпат. Бріофлору Буковинських Карпат досліджував К. Улична [26, 31]. Нові місцезнаходження рідкісних реліктових видів мохів подали у своїх працях М. Слободян [25], В. Мельничук [19, 20], Д. Зеров [11—13], А. Лазаренко [18], Л. Партика [21, 22], К. Улична [30] та ін. Опубліковано зведення щодо бріофлори України: „Визначник печіночних мохів УРСР“ [9]; „Определитель листовных мхов Украины“ [15]; „Флора печіночних і сфагнових мохів України“ [10]; „Мохоподібні Українських Карпат“ [14]; „Флора мохів Української РСР“ [1].

З 60-х років розпочалися каріологічні дослідження бріофлори України, в тому числі й Карпат [3, 4, 5, 7, 16, 17]. На підставі аналізу поширення хромосомних рас доведено, що Карпати є рефугіумом багатьох реліктових анцестральних і низькоплоїдних цитотипів мохів.

Розробляються методи аналізу мохових синузій і форм росту мохоподібних як показників певних екологічних умов, їхні зміни і напрям сукцесійного процесу в рослинному покриві альпійського й субальпійського поясів Карпат [27, 29]. Водночасно з працями українських бріологів продовжують з'являтися праці польських, угорських, румунських, чеських і словацьких бріологів, в яких знаходимо відомості про бріофлору Карпат. Проведені дослідження біорозмаїття флори заповідників на території Українських Карпат [6, 37] істотно поповнили список мохоподібних, крім того, виявили нові місцезростання багатьох рідкісних видів.

На сьогодні бріофлора Українських Карпат вивчена нерівномірно. Найповніше досліджений флористичний склад мохоподібних Чорногори. Лише бріофлорі цього масиву присвячені праці багатьох бріологів-флористів [28, 43, 57], крім того, проведене обстеження участі мохоподібних у рослинних угрупованнях цієї території [27, 29].

Оскільки протягом тривалої історії бріологічних досліджень Українських Карпат суттєвих змін зазнала номенклатура багатьох таксонів і їх обсяг, види, роди і надродові таксони у статті подано за системою, прийнятою у зведених списках [2, 35, 41].

Відділ мохоподібних (*Bryophyta*) традиційно [1] поділяють на три класи: антоцеротові — *Anthocerotopsida*, печіночники — *Hepaticopsida* і мохи — *Bryopsida*. Клас *Anthocerotopsida* представлений у бріофлорі Українських Карпат 2 видами з 2 родів однієї родини *Anthocerotaceae*: *Anthoceros punctatus* L. і *Phaeoceros laevis* (L.) Prosk. До класу *Hepaticopsida* належать 92 види з 36 родів і 25 родин, об'єднаних у три порядки (*Marchantiales*, *Metzgeriales*, *Jungermanniales*) і два підкласи (*Marchantiidae*, *Jungermanniiidae*). За видовим багатством родини печіночників розподіляються так: *Lophoziaceae* — 27, *Scapaniaceae* — 17, *Jungermanniaceae* — 12, *Cephaloziaceae* — 10, *Ricciaceae* — 6.

Решта родин представлена 1—5 видами. Найбільшими за кількістю видів є роди: *Scapania* (Dum.) Dum. — 14, *Lophozia* (Dum.) Dum. — 12, *Jungermannia* L. emend. Dum. — 8, *Cephalozia* (Dum. emend. Schiffn.) Dum. — 8, *Riccia* L. — 5. Клас *Bryopsida* об'єднує 3 підкласи: сфагнові мохи — *Sphagnidae*, андрееві мохи — *Andreaeidae* і брієві (справжні) мохи — *Bryidae*. У бріофлорі Карпат до підкласу *Sphagnidae* належать 24 види моногітного роду *Sphagnum* L. однієї родини *Sphagnaceae*, а підклас *Andreaeidae* представлений лише 2 видами роду *Andreaea* Hedw.: *A. alpestris* (Tred.) B., S. & G. і *A. rupestris* Hedw. Кількість справжніх мохів — 461 вид [14] не остаточна, оскільки матеріяли бріологічних гербаріїв повністю не опрацьовані, а деякі літературні дані потребують перевірки. Найчисельнішими родинами підкласу *Bryidae* є: *Dicranaceae*, яка охоплює 48 видів, *Bryaceae* — 43, *Trichostomaceae* — 33, *Grimmiaceae* — 31, *Orthotrichaceae* — 27. Найбагатші за кількістю видів роди: *Bryum* Hedw. — 25, *Grimmia* Hedw. — 18, *Orthotrichum* Hedw. — 17, *Dicranum* Hedw. — 13, *Tortula* Hedw. — 12, *Polytrichum* Hedw. — 9.

Більшість мохоподібних Українських Карпат належить до видів, у яких основний ареал — у межах Голарктики. Істотно менша кількість видів карпатської бріофлори поширена, крім Голарктики, і в інших зонах, однак, за своїм походженням більшість з них — голарктична, і лише невелика кількість видів має позаголарктичне походження. Ареал виду мохоподібних більшою або меншою мірою відповідає ареалу секції і навіть роду покритонасінних. Пояснюють такий характер поширення морфо-фізіологічними особливостями бріофітів, зокрема здатністю до вегетативного розмноження і їх ростоюю формою, які дають їм можливість легко пристосовуватися до несприятливих умов середовища і використовувати мікрокліматичні умови з більшою користю, ніж це властиво квітковим рослинам. Другою причиною широких ареалів мохоподібних,

очевидно, є значний вік окремих таксонів, у зв'язку з чим багато родів і видів змогло розселитися на всіх континентах.

Чималу частину мохоподібних Українських Карпат становлять види **аркто-альпійського елемента** флори. Це види, які широко розповсюджені в Арктиці, а також в альпійському й субальпійському поясах гір помірної зони. До них належать рідкісні для України, але вельми поширені в Карпатах види: *Polytrichum sexangulare* Brid., *Oligotrichum hercynicum* (Hedw.) Lam. & DC., *Oncophorus virens* (Hedw.) Brid., *Rhizomnium pseudopunctatum* (B. & S.) T.Kop., *Philonotis tomentella* Mol. Проте серед них є і такі, що мають досить ізольовані місцезростання і, без сумніву, є реліктовими видами: *Arctoa fulvella* (Discks.) B., S. & G., *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwaegr., *Pseudobryum cinclidioides* (Hüb.) T.Kop. Арктичний елемент охоплює і види, поширені, крім Арктики, у високогірних поясах середньоєвропейських гір (це лише два види *Gymnomitrium apiculatum* (Schiffn.) K.Müll., *Bryum veronense* De Not.) та Середньої Європи і Північної Америки: *Scapania uliginosa* (Sw. ex Lindenb.) Dum., *Athalamia hyalina* (Sommerf.) Hatt., *Haplomitrium hookeri* (Sm.) Nees та ін.

До **субарктичного елемента** належать види, поширені в північній частині бореальної зони і з широким заходом в Арктику. На відміну від арктичних форм, які іноді трапляються на півдні як аркто-монтанні, субарктичні на півдні, крім гір, поширені й на рівнині. До субарктичного елемента належать такі карпатські види: *Cephalozia pleniceps* (Aust.) Lindb., *Cephalozia subdentata* Warnst., *Scapania apiculata* Spruce, *Sphagnum compactum* Lam. & DC., *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp., *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. Kop., *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb.

Монтанний елемент охоплює гірські види північної півкулі, які не заходять в Арктику (крім гірських лісових видів): *Grimmia montana* B. & S., *Seligeria pusilla* (Hedw.) B., S. & G., *Dicranodontium denudatum* (Brid.) Britt. та ін. До голарктичного монтанного типу ареалу належать поширені в Українських Карпатах види родів *Racomitrium* Brid., *Hygrophypnum* Lindb., *Rhytidium* (Sull.) Kindb., *Mnium* Hedw. Європейсько-північноамериканський тип ареалу мають *Haplomitrium hookeri*, *Hookeria lucens*, *Anacamptodon splachnoides*, *Diphyscium foliosum* (Hedw.) Mohr, *Brachyodontium trichodes* (Web.) Milde. До видів з великою диз'юнктивністю ареалу належать *Tetradontium brownianum* (Dicks.) Schwaegr., *Rhabdoweissia fugax* (Hedw.) B., S. & G., *Anastrepta orcadensis* (Hook.) Schiffn.

Бореальний елемент об'єднує види, поширені в зоні хвойних лісів Голарктики. Це здебільшого лісові види, які беруть участь у наземному покриві хвойних і дрібнолистяних лісів, а також болотні й лучні. Основна частина видів цього елемента належить до панбореального типу ареалу з циркумполярним поширенням: *Pellia neesiana* (Gott.) Limpr., *Tritomaria exsecta* (Schrad.) Loeske, *Sphagnum majus* (Russ.) C.Jens., *Polytrichum commune* Hedw., *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P.Beauv., *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B., S. & G., *Brachythecium velutinum* (Hedw.) B., S. & G., *Plagiothecium laetum* B., S. & G.

Поширені в широколистяних лісах Голарктики види належать до **неморального елемента** флори. Внаслідок фрагментарності у неморальних видів широкі зональні ареали завжди диз'юнктивні в Євразії та Північній Америці. До паннеморального типу ареалу зараховують ареали видів Українських Карпат, поширених диз'юнктивно в Європі, Східній Азії та Північній Америці: *Scapania nemorosa* (L.) Grolle, *Bazzania trilobata* (L.) S.Gray, *Atrichum undulatum* (Hedw.) P.Beauv., *Bryum capillare* Hedw., *Fissidens bryoides* Hedw., *Plagiomnium undulatum* (Hedw.) T.Kop., *Orthotrichum pallens* Bruch ex Brid., *Campylium sommerfeltii* (Mur.) J.Lange, *Leskea polycarpa* Hedw., *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp., *Hypnum cupressiforme* Hedw. Євразійський неморальний тип ареалу складається з ареалів неморальних видів, поширених в Європі — Східній Азії: *Scapania verrucosa* Heeg, *Neckera besseri* (Lob.) Jur., *Plagiothecium nemorale* (Mitt.) Jaeg., *Anomodon longifolius* (Brid.) Hartm., *Isothecium alopecuroides* (Dubois) Isov.

До **аридного елемента** можна віднести види мохоподібних, поширення яких пов'язане переважно з аридним кліматом Голарктики. У бріофлорі Українських Карпат аридних видів мало. Це *Radula lindenbergiana* Roth. ex Hartm., *Weissia condensa* (Voit) Lindb., *W. longifolia* Mitt., *Tortella inclinata* (Hedw.) Limpr., *Syntrichia ruralis* (Hedw.) Brid., *Thuidium abietinum* (Hedw.) B., S. & G., *Tortula lingulata* Lindb., *Thamnobryum alopecurum* (Hedw.) Nieuwl.

У бріофлорі Українських Карпат є велика кількість біполярних видів, які крім Голарктики трапляються у південній півкулі: Австралії, Новій Зеландії, рідше в Південній Америці. Серед них трапляються і види, можливо, тропічного походження (*Riccia fluitans* L., *Ricciolepis natans* (L.) Corda), оскільки більша частина їхнього ареалу припадає на тропічні області. Крім видів, що належать до зональних елементів, є види азонального поширення, серед яких виділяється група космополітів, як *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Bryum argenteum* Hedw., *B. caespiticium* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw., *Marchantia polymorpha* L., поширення яких істотною мірою залежить від господарської діяльності людини.

Результати аналізу географічних елементів свідчать, що у бріофлорі Українських Карпат кількісно переважають бореальні види, особливо серед печіночників і сфагнових мохів. Це здебільшого види, поширені в альпійському і субальпійському поясах гір. Найдавніших неморальних видів трапляється менше. Види монтанного географічного елемента становлять досить велику групу, однак дуже неоднорідну за походженням та часом проникнення у Карпати.

Історія флори і рослинності Українських Карпат починається з третинного періоду — міоцену, коли завершилося формування основних рис рельєфу гір. У міоцені флора передгір'я Карпат була близька до сучасної середземноморсько-субтропічної або навіть тропічної. Неморальна флора цього періоду була надзвичайно різноманітна й охоплювала багато видів стародавніх лісових родів: *Mnium*, *Thuidium* B., S. & G., *Thamnobryum* Nieuwl., *Anomodon* Hook. & Tayl., *Brachythecium* B., S. & G., а також види з тропічних родин (*Leucobryum glaucum* (Hedw.) Ångstr., *Hookeria lucens*).

Про це свідчать пліоценові викопні рештки з передгір'я Карпат і Західної Європи [56]. Але вже в кінці олігоцену — на початку міоцену починається поступове похолодання, і вічнозелена рослинність починає відступати на крайній південь Західної Європи, її місце займають листопадні широколистяні ліси тургайської флори, сформованої на півночі і північному сході Євразії. Тоді велика кількість неморальних видів у Карпатах загинула, а бореальна флора почала наступати широким фронтом. З цих найдавніших міоценових часів в Українських Карпатах збереглися монтанні види. Проникнення цих видів у Карпати К. Улична [28] пов'язує з першими етапами горотворення на цій території у крейдяному періоді. Для більшості монтанних видів характерні архаїчна будова, систематична ізоляція і високодиз'юнктивні ареали.

Більшість дослідників [14, 28] визнає дворазове зледеніння Українських Карпат. Особливо негативно на флору Карпат вплинуло перше — Дніпровське зледеніння, під час якого на цю територію поширилися арктичні види і, внаслідок їх змішування з альпійською гірською флорою, з'явилися аркто-альпійські види *Polytrichum alpinum* Hedw., *Dicranum elongatum*, *Tortella tortuosa* (Hedw.) Limpr., *Hypnum revolutum* (Mitt.) Lindb. Такий розвиток флори підтверджується аналізом викопних решток дольодовикової бріофлори Європи [56], старших від плейстоценових; серед них зовсім відсутні арктичні і субарктичні види мохів. Під час Дніпровського зледеніння було знищено багато теплолюбивих видів, лише поодиноким третинним реліктам (*Tetrodontium brownianum*, *Schistostega pennata* (Hedw.) Web. & Mohr, *Hookeria lucens*, *Anacamptodon splachnoides*) удалося вижити в рефугіумах. Розпочався наступ бореальної флори. Внаслідок подальших змін клімату й рослинності скоротилися ареали неморальних і гірських видів, деяким з цих видів (особливо неморальним) надалі не вдалося відновити свої ареали. Інші монтанні види повернулися у високогір'я Карпат з передгір'я та схвищ у Південних Карпатах і Північних Балканах, а згодом успішно розселилися.

Вплив валдайського зледеніння був трохи слабший. У льодовиковому періоді почалася нова хвиля наступу бореальної бріофлори, вона стає пануючою в Українських Карпатах. Продовжується розселення монтанних видів і розширення їхніх ареалів. Наступні кліматичні зміни та зміщення лісових поясів спричинювали то розселення неморальних видів хвойношироколистяних і широколистяних лісів, то скорочення їхніх ареалів. Неморальна флора містила види, серед яких одні були вузько локальними, інші ж — широко розповсюджені. Залежно від фізико-географічних умов того часу й екологічних особливостей видів формувалися їхні ареали. Так, зміна кліматичних умов, спричинена зледенінням, не зумовила редукцію ареалу *Tetraphis pellucida* Hedw., а навпаки — сприяла його значному розширенню. Крім роду *Tetraphis* Hedw., з листяних мохів дуже давніми бореальними формами є оліготипні й монотипні роди: *Timmia* Hedw., *Climacium* Web. & Mohr, *Pleurozium* Mitt. На ці форми льодовиковий період впливав у напрямі збіднення роду на роди, родів — на види, але вони після його закінчення отримали широкі можливості розселитися на звільнені від льодовика території. Види з паннеморальним поширенням тепер утворюють диз'юнктивний, здебільшого паннеморальний тип ареалу. Якщо під час зледеніння вид ви-

жив у небагатьох схованках, тоді, залежно від того, з яких із них він усе таки поширився і на які відстані, утворилися різні типи диз'юнкції.

Отже, під впливом суворих кліматичних умов у Карпатах зникла корінна флора, яка нагадувала сучасну неморальну, і відбулася заміна її сучасною бореальною, що призвело до знищення стародавніх неморальних ареалів, в іншому випадку ці ж зміни зумовили зворотний ефект — сприяли розширенню ареалу.

На основі екологічного аналізу бріофлори Українських Карпат [8] виділено вісім основних місцезростань мохоподібних: ґрунт, скелі, каміння, кора дерев, гнила деревина, торф, болото, вода.

Найрепрезентативнішою та найрізноманітнішою групою є наземні мохоподібні. У буковому і смерековому лісових поясах вони займають лише невеликі відкриті ділянки, де не затримується підстилка, а також уздовж потоків і біля джерел. На освітлених схилах, на узбіччі доріг та на оголених незадернованих ділянках ґрунту поширені переважно світлолюбиві види мохоподібних: *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp., *Fissidens taxifolius* Hedw., *Barbula unguiculata* Hedw., *Ditrichum pusillum* (Hedw.) Hampe, *Polytrichum formosum* Hedw., *Atrichum undulatum* та ін.

У наземному покриві затінених вологих екоотопів ялицевих лісів домінують такі види: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst., *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils., *Polytrichum juniperinum* Hedw. та ін., які часто утворюють суцільне килимове покриття. Для наземного мохового покриву чистих смерекових лісів характерний рясний розвиток і велика розмаїтість видів. Найчастіше трапляються види *Dicranum scoparium* Hedw., *Polytrichum formosum*, *Thuidium tamariscinum* (Hedw.) B., S. & G., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Bazzania trilobata* (L.) S.Gray, *Plagiochila asplenioides* (L. emend. Tayl.) Dum., *Lepidozia reptans* (L.) Dum.

Трухлява деревина пнів і повалених дерев є сприятливим субстратом для зростання епиксильних мохоподібних, які майже суцільно вкривають гнилу деревину. Видове розмаїття епиксильних залежить від рівня розкладу деревини. Спочатку на тільки що поваленому дереві або свіжозрубаному пні поселяються поліекотопні види мохів: *Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium salebrosum* (Web. et Mohr) B., S. et G., *Plagiothecium laetum*, *Homalothecium sericeum* (Hedw.) B., S. et G., а з печіночників *Lophozia incisa* (Schrad.) Dum., *Mylia taylori* (Hook.) S. Gray, *Cephalozia pleniceps*. На сильніше розкладеній деревині переважають епиксильні види *Dicranum montanum* Hedw., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T.Kop. До облігатних епиксильних належать *Tetraphis pellucida*, *Dicranodontium nudatum*, *Riccardia palmata* (Hedw.) Carruth., *Scapania nemorea* (L.) Grolle, *Lophozia ascendens* (Warnst.) Schust. На зовсім трухлявій деревині, що розсипається, поселяються уже здебільшого наземні види мохоподібних *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.

На корі живих дерев знаходять прихисток здебільшого екологічно неоднорідні мохоподібні. На корі хвойних дерев мохи трапляються дуже рідко. На стовбурі смерек зрідка поселяються печіночники *Frullania dilatata* (L.)

Dum., *Plagiochila asplenoides* і лише на всохлих гілках — *Ulotia crispa* (Hedw.) Brid. На ялицевих стовбурах, крім печіночників роду *Frullania* Raddi, трапляється *Radula complanata* (L.) Dum. У старих вологих широколистяних лісах найчастіше епіфіти (*Isothecium alopecuroides*, *Hypnum cupressiforme*, *Leskea polycarpa*, *Pseudoleskeella nervosa* (Brid.) Nyl., *Anomodon attenuatus* (Hedw.) Hub., *Frullania dilatata*, *Radula complanata*) зростають на оголених коренях або майже суцільно вкривають нижню частину стовбура, інколи покрив *Orthotrichum speciosum* Nees, *Ulotia crispa*, *Neckera pen-nata* Hedw., *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr. підіймається досить високо по стовбурі.

Склад епіфітної бріофлори та ступінь розвитку мохового покриву залежить від багатьох показників: виду дерева, його віку, кута нахилу стовбура. Однак вплив умов довкілля (вологість, освітленість) є визначальними, часто дерево однієї і тієї ж породи та віку в різних місцезростаннях характеризується або досить різноманітним видовим складом, або повною відсутністю епіфітів.

На скельно-кам'янистих субстратах зростає найбагатша та найчисельніша за видовим складом група мохоподібних. Специфічність кам'янистого субстрату (ксероморфність і збіднене живлення) є перешкодою для поселення інших конкурентноспроможніших видів і зумовлює своєрідність епілітної бріофлори. Облігатні епіліти — це види, що зростають як на затінених місцях, так і в умовах відкритої експозиції, створюючи здебільшого густі подушкоподібні або килимові дернини переважно темного або чорного кольору та високої гігроскопічності. Характер зволоження, освітленості, величина шару ґрунту на скелях і на камінні, кут нахилу їхньої поверхні визначають видовий склад і величину покриття дернин.

На освітлених сухих скелях переважають мохоподібні *Radula complanata*, *Andreaea rupestris*, *Tortula muralis* Hedw., *Tortella tortuosa*, *Schistidium apocarpum* (Hedw.) Schimp., *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid., *Seligeria calcarea* (Hedw.) B., S. et G. Багато з них з однаковою частотою трапляється як на вапнякових, так і на силікатних породах. Печіночники в таких ектопах представлені бідніше, вони переважають на затінених вологих скелях: *Metzgeria furcata* (L.) Dum., *Conocephalum conicum* (L.) Dum., *Plagiochila asplenoides*, *Barbilophozia barbata* (Schimid. ex Schreb.) Loeske.

Мохоподібні, які поселяються у воді (гідрофіли), розподіляються на вільно плаваючі на поверхні і цілком занурені у воду. До групи вільно плаваючих мохоподібних належать *Ricciocarpus natans* і *Riccia fluitans*, а до постійно занурених — прикріплені до субстрату у воді *Fontinalis hypnoides* Hartm. і *F. antipyretica* Hedw.

За багатством видового складу виділяється група гідрофітів — видів переважених місць (болота, береги річок і потоків, джерела). Бріофлора заболочених лук і оліготрофних боліт лісового поясу представлена переважно сфагновими мохами: *Sphagnum subsecundum* Nees, *S. palustre* L., *S. magellanicum* Brid. На торфових болотах трапляються мохи *Meesia uliginosa* Hedw., *Pseudobryum cinclidioides*, *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. Для приджерельних місцезростань на рівнині властиві види

Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske, *Calliergon cordifolium*, *Drepanocladus exannulatus* (B., S. & G.) Warnst., *D. fluitans* (Hedw.) Warnst., *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid., *Bryum pallens* Sw., *B. cappilare*, тоді як у субальпійському та альпійському поясах переважають *Scapania undulata* (L.) Dum., *Philonotis seriata* Mitt., *P. tomentella*, *Cratoneuron decipiens* (De Not.) Loeske, *Plagiomnium affine* (Bland.) T.Kop.; на вологому ґрунті біля сніжників — *Pohlia ludwigii* (Spreng. ex Schwagr.) Broth. На сухіших місцях і купинах зростають *Dicranum polysetum* Sw., *Polytrichum strictum* Brid. По краях боліт трапляються *Dicranum bonjeanii* De Not., *Marchantia polymorpha*, *Cratoneuron decipiens* (De Not.) Loeske.

Залежно від екологічного діапазону деякі види можуть зростати на субстратах декількох типів (ґрунт, гнила деревина, кора дерев, каміння та ін.). Субстрати майже всіх типів заселяються мохоподібними *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum scorarium*, *Eurhynchium hians* (Hedw.) Sande Lac., *Dicranum montanum* Hedw., *Plagiochila asplenioides*, *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) B., S. et G., *Pleurozium schreberi*, *Drepanocladus uncinatus*. Це переважно широко розповсюджені лісові мезо-, гіромезо- або мезогігрофіти.

Приуроченість систематичних груп мохоподібних до основних екоотопів проявляється так: печіночники трапляються здебільшого на гнилій деревині та ґрунті (у лісі), сфагни — на ґрунті (у лісах на болоті), мохи заселяють всі екотопи, однак найбільшою видовою розмаїтістю характеризуються скельно-кам'янистий субстрат та ґрунт.

У бріофлорі Українських Карпат переважають види середніх і високх (арктичних і субарктичних) широт із циркумполярним поширенням. Трапляються рідкісні види, ареали яких здебільшого охоплюють декілька континентів. У бріофлорі Карпат відсутні ендемічні види, оскільки в мохоподібних нема вузько локальної приуроченості, для них характерний ендемізм на рівні родів та родин.

До Червоної книги України занесено 28 видів мохоподібних (6 печіночників, 4 сфагни і 18 справжніх мохів), з них в Українських Карпатах відомі місцезростання 16 видів (5 печіночників, 2 сфагни і 9 справжніх мохів), які належать до III категорії рідкісних видів і лише один гірський вид *Fissidens rufulus* B.S.G. (*Fissidentaceae*) віднесений до I категорії зникаючих видів.

До третинних реліктів належать *Cololejeunea rossettiana* (Mass.) Schiffn. (*Lejeuneaceae*) [10] і *Hookeria lucens* (*Hookeriaceae*) [18], а також види з диз'юнктивними ареалами: *Schistostega pennata* (*Schistostegaceae*) [25], *Lescuraea plicata* (Web. et Mohr) Broth. (*Leskeaceae*) [57] і арктоальпійський вид *Tayloria lingulata* (Dicks.) Lindb. (*Splachnaceae*) [15]. На території Карпатського національного природного парку охороняється реліктовий вид з арктоальпійською диз'юнкцією ареалу *Pleurocladula albescens* (Hook.) Grolle (*Sephaloziaaceae*) [14]. Представником реліктових видів льодовикового періоду є *Meesia triquetra* (Richter) Engstr. (*Meesiaceae*) [1]. До рідкісних сфагнових мохів Українських Карпат належать *Sphagnum subnitens* Russ. et Warnst. [10], який поширений на пд.-сх. межі європейської частини основного ареалу, і *S. tenellum* (Brid.) Brid. [14], ареал якого простягається за цією межею.

Рідкісними є види, які представляють оліготипний рід монотипної родини *Haplomitriaceae* — *Haplomitrium hookeri* [46] і монотипний рід родини *Dicranaceae* — *Saelania glaucescens* (Hedw.) Broth. [14]. Печіночник *Athalamia spathysii* (Lindenb.) Hatt. (*Cleveaceae*) [12] — рідкісний середземноморський вид за межами основної частини ареалу. Для Українських Карпат рідкісними монтанними видами є *Plagiothecium neckeroideum* B.S.G. (*Plagiotheciaceae*) [15] — вид із фрагментарним євразійським ареалом, європейський вид *Scapania helvetica* Gott. (*Scapaniaceae*) [13] і *Fissidens rufulus* B. S. G. (*Fissidentaceae*) [15, 26]. Останній — гірський вид із фрагментарним ареалом, у кожній частині якого вважається раритетом. Рідкісний вид *Orthothecium rufescens* (Brid.) B.S.G. (*Hypnaceae*) [55] характеризується широким диз'юнктивним ареалом. Спостерігається істотне скорочення нечисленних популяцій цих рідкісних видів. Вірогідно, що деякі види завжди були рідкісними, наприклад, печіночник *Athalamia spathysii*. Проте нових даних про чисельність і її зміни для більшості з них нема. Вони ростуть здебільшого окремими особинами або невеликими групами серед інших мохоподібних. Нечисленні угруповання цих видів рідко спороносять. Унаслідок слабкої конкурентної здатності та пригнічення квітковими рослинами покриття рідкісних видів незначне. Часто лімітуючим фактором для них є конкуренція домінанта килимової мохової синузії. Можливо, витоптування худобою та ерозійні процеси призводять до порушення умов спороношення та скорочення чисельності популяцій рідкісних видів.

Причини ж зміни чисельності рідкісних сфагнів і моху *Meesia triquetra*, що трапляється на торфових евтрофних чи мезотрофних болотах, мабуть, пов'язані з торфорозробками, надмірним осушенням боліт і заболочених лісів та іншими меліоративними заходами. Антропогенне порушення природних екотопів, вирубування лісів впливають на сукцесії рослинного покриву, знижуючи чисельність рідкісних популяцій. Різкі зміни гідрологічного режиму р. Білий Черемош та механічні пошкодження під час лісосплавів і повені створюють загрозу для досі єдиної популяції в Україні гірського виду *Fissidens rufulus*, тому для збереження його в наших Карпатах треба створити заказник на Білому Черемоші.

Для охорони рідкісних мохоподібних Українських Карпат необхідно здійснити такі заходи: обстежити раніше відомі місцезростання виду і встановити його чисельність. Слід з'ясувати причини зміни чисельності популяції та контролювати за її станом. На основі проведених досліджень виділити нові природно-заповідні місця.

На території Карпатського національного природного парку, крім *Pleurocladula albescens*, під охороною перебувають *Haplomitrium hookeri*, *Lescuraea plicata*, *Plagiothecium neckeroideum* і *Tayloria lingulata*, а Карпатського біосферного заповідника — *Cololejeunea rossettiana*, *Hookeria lucens* і *Schistostega pennata*. Сфагнові мохи *Sphagnum subnitens* і *S. tenellum* охороняють у заказниках загальнодержавного значення Дідове Озеро та Плотниця на Поліссі. Треба обстежити відомі місцезростання усіх цих видів на території Українських Карпат і, можливо, створити нові заказники.

Для виду *Orthothecium rufescens* відоме єдине місцезростання у верхньогірському лісовому поясі на г. Мокринів Камінь в Чивчинських горах

[15, 55] не тільки в Українських Карпатах, а й на території України. Поряд з *O. rufescens* на вологих затінених вапнякових скелях трапляються й інші досить рідкісні в наших Карпатах види мохів та квіткових рослин [31]. Оскільки заходи охорони для даного виду не здійснювалися, варто створити заказник на г. Мокринів Камінь, де б під охороною був цілий комплекс цікавих кальцефільних видів.

ЛІТЕРАТУРА

1. Бачурина Г. Ф., Мельничук В. М. Флора мохів Української РСР. Вип. I. К.: Наук. думка, 1987. 180 с.; Вип. II. 1988. 179 с.; Вип. III. 1989. 176 с.
2. Ваня І., Вірченко В. М. Зведений список антоцеротів та печіночників України // Укр. ботан. журн. 1993. 50, № 4. С. 83—93.
3. Висоцька О. І. Нові дані про числа хромосом *Bryopsida* України // Там само. 1975. 32, № 4. С. 499—503.
4. Висоцька О. І. Числа хромосом листяних мохів Українських Карпат // Там само. 1979. 36, № 3. С. 209—213.
5. Данилків І. С., Висоцька Е. И., Лесняк Е. Н. Числа хромосом некоторых видов листовных мхов (*Musci*) Украины // Ботан. журн. 1983. 68, № 3. С. 342—346.
6. Данилків І. С., Демків О. Т., Лобачевська О. В., Мамчур З. І. Мохоподібні — *Bryophyta* // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. К., 1997. С. 190—198, 576—592.
7. Данилків І. С., Лобачевська О. В. Хромосомні числа листяних мохів з території СРСР // Укр. ботан. журн. 1988. 45, № 5. С. 52—54.
8. Данилків І. С., Лобачевська О. В., Мамчур З. І. Екологічна характеристика мохоподібних Карпатського біосферного заповідника // Міжнародні аспекти вивчення та охорони біорізноманіття Карпат / Матер. міжн. наук.-практ. конф. (25-27 вересня 1997 р.). Україна, Рахів. 1997. С. 38—42.
9. Зеров Д. К. Визначник печіночних мохів УРСР. К.: Вид-во АН УРСР, 1939. 152 с.
10. Зеров Д. К. Флора печіночних і сфагнових мохів України. К.: Наук. думка, 1964. 356 с.
11. Зеров Д. К. Рід *Cololejeunea* Spruce в Українських Карпатах // Укр. ботан. журн. 1969. 26, № 1. С. 104—105.
12. Зеров Д. К., Партика Л. Я. Рід *Clevea* Lindb. в Українських Карпатах // Там само. 1972. 29, № 3. С. 367—377.
13. Зеров Д. К., Партика Л. Я. Нові та рідкісні види мохоподібних у флорі Українських Карпат // Там само. 1973. 30, № 4. С. 521—523.
14. Зеров Д. К., Партика Л. Я. Мохоподібні Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1975. 230 с.
15. Лазаренко А. С. Определитель листовных мхов Украины. К.: Изд-во АН УССР, 1955. 467 с.
16. Лазаренко А. С., Висоцька Е. И. Матеріали к познанию чисел хромосом у листовных мхов Украины // Цитология и генетика. К.: 1965. С. 174—179.

17. Лазаренко А. С., Высоцкая Е. И., Лесняк Е. Н. Атлас хромосом листовных мхов СССР. Киев: Наук. думка, 1971. 144 с.
18. Лазаренко А. С., Улична К. О. Гукерія блискуча в Східних Карпатах // Наук. зап. природозн. музею Львів. філіялу АН УРСР. 1956. 5. С. 145—148.
19. Мельничук В. М. Нові та рідкісні види роду *Fissidens* Hedw. у флорі України // Укр. ботан. журн. 1959. 16, № 2. С. 83—87.
20. Мельничук В. М. Новий для флори СРСР вид *Orthotrichum leucomitrium* V. S. G. // Там само. 1965. 22, № 1. С. 89—90.
21. Партика Л. Я. Нове місцезнаходження *Hookeria lucens* (Hedw.) Smith в Українських Карпатах // Там само. 1969. 26, №1. С. 107—110.
22. Партика Л. Я. До поширення *Polytrichum decipiens* Limpr. в Українських Карпатах // Там само. 1971. 28, № 2. С. 229—231.
23. Слободян М. П. Бріофлористичні знахідки з Свидівця (східні Карпати) // Ботан. журн. АН УРСР. 1950. 7, № 2. С. 80—84.
24. Слободян М. П. До бріогеографії Західного Поділля, Опілля і Покуття // Наук. зап. Львів. наук. - природ. музею АН УРСР. 1951. 1. С. 66—90.
25. Слободян М. П., Мельничук В. М. Самосвітній мох *Schistostega repnata* (Hedw.) Hook. et Tayl. в Горганах // Ботан. журн. АН УРСР. 1948. 5, № 2. С. 85—87.
26. Улична К. О. Зведений список листяних мохів Чернівецької області // Наук. зап. Львів. наук.-природ. музею АН УРСР. 1956. 5. С. 126—144.
27. Улична К. О. Поширення видів мохоподібних у рослинних угрупованнях Чорногори // Матеріяли III з'їзду Укр. ботан. т-ва. К.: Наук. думка, 1965. С. 62—67.
28. Улична К. О. До історії поширення мохоподібних на хребті Чорногора (Українські Карпати) // Укр. ботан. журн. 1966. 23, № 4. С. 53—63.
29. Улична К. О. Форми росту мохів високогір'я Карпат // Там само. 1970. 27, № 2. С. 189—196.
30. Улична К. О. Два нових види для бріофлори України // Там само. 1974. 31, № 5. С. 653—654.
31. Улична К. О., Партика Л. Я. До бріофлори Чивчинських гір // Там само. 1970. 27, № 1. С. 25—29.
32. Boros A. Beitrage aus den Karpaten // Bot. Kozlem. 1941. 38. S. 96—97.
33. Boros A. Die Flora des Hainwaldes „Csere“ bei Bustynhesa in der Maramoros // Scripta Bot. Trans. 1944. 3. S. 15—20.
34. Boros A., Vajda I. Bryoflora Carpathorum Septentrionale Orientaliorum // Rev. Bryol. et Lichenol. 1969. 36, fasc. 3/4. S. 397—450.
35. Corley M. F. V., Crundwell A. C., Dull R. et al. Mosses of Europa and the Azores; an annotated list of Species, with synonyms from the recent literature // J. Bryol. 1981. 11. P. 609—689.
36. Czerkawski I. Spis mchów z różnych stanowisk Wschodniej Galicyi i Tatrów // Spraw. komis. Fizjogr. 1868. 2. S. 31—34.
37. Danylkiv I. Bryophytes of the Ukrainian part of the international biosphere reserve „Eastern Carpatians“ // Rochniki Bieszczadzkie. 1998. 7. S. 365—371.
38. Domin K. Tri zajímavé horské asociace na Geresece v skupine Swiadowce // Veda Prir. 1930. 11. S. 214—216.

39. *Domin K.* Juncetum trifidi na Bliznice v Podkarpatske Rusi // *Ibid.* 1930 a. 11. S. 216—217.
40. *Geheeb A.* Bryologisches Fragmenta / IV. Moose aus Galizien resp. den Ost-Karpaten // *Allg. Botan. Zeitung.* 1899. 5. S. 20.
41. *Grolle R.* Hepatics of Europe including the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // *J. Bryol.* 1983. 12, № 3. P. 403—459.
42. *Hüekel E.* Wycieczka botaniczna w Karpaty Stryjske do źródeł Swicy // *Spraw. komis. fizjogr.* 1888. 2. S. 20—30.
43. *Koziy G.* Wysokogórskie torfowiska północno-zachodniego pasma Charnohory // *Pamiętnik Państ. Inst. Naukow. Gospodarswa Wiejskiego w Puławach.* 1932. 13. S. 162—177.
44. *Koziy G.* Stratigraphie der Torf-Moore und Moorwiesen-typen der Pokuckischen Karpaten // *Ibid.* 1934. 15. S. 160—224.
45. *Krupa I.* Zapiski bryologiczne z okolic Lwowa, Krakowa i Wschodnich Karpat // *Spraw. komis. Fizjogr.* 1885. 19. S. 133—167.
46. *Lilienfeldywna F.* Wątrobowce Karpat pokuckich w zbiorach H. Łoborzewskiego // *Kosmos.* 1911a. 36. S. 300—302.
47. *Maloch M.* Prispěvek k poznání bezcevných rostlin z Poloninských Karpat // *Sborn. Prirod. klubu Kosciach.* 1932(1933). 1. S. 56—68.
48. *Maloch M.* Agrobotanická studie o Nardetach Borzavských Polonin na Podkarpatske Rusi // *Ibid.* 1932. 83. S. 1—137.
- Pilous L.* Rozšíření mechu *Hookeria lucens* v Československu // *Časopis Narod. Mus.* 1936. 110. S. 57—58.
50. *Rehman A.* Przyczynek go bryologii Galicji // *Spraw. komis. Fizjogr.* 1879. 13. S. 139—159.
51. *Reiment-Grochowska J.* Wątrobowce Bieszczad w zbiorach H. H. Łoborzewskiego // *Acta Soc. Bot. Poloniae.* 1958. 27, № 2. S. 273—289.
52. *Swarda J.* Prispěvek k rozšíření jatrovek na Slovensku a Podkarpatske Rusi // *Veda Priz.* —1936. 17. S. 15—21.
53. *Swarda J.* Mechy Slovenska // *Casop. Zemsk. Muzea v Brno.* 1948. 32. S. 1—75.
54. *Stefureac T.* Cateva consideratiuni fitogeografice asupra muschiului *Buxbaumia aphylla* din regiunea alpina a Carpatior Bucovinei // *Bull. Fac. de stiinte in Cernauti.* 1936. 10, № 1—2. S. 291—300.
55. *Szafran B.* Materiały do flory mchów Karpat Pokuckich // *Kosmos.* 1936. 61, 2/3. S. 281—302.
56. *Szafran B.* Tortońskie mchy z zatoki Gdowskiej // *Acta Soc. Bot. Polon.* 1964. 33, № 3. S. 557—561.
57. *Wilczek R.* Spis mchów Czarnohory // *Rozpr. Wydz. mat.* // *Przyr. P. A. U.* 1931. 69, № 9. S. 1—41.
58. *Wisniewski T.* Musci Frondosi Haliciensis quos in itineribus bonanico—geographicis annis 1840—1844 per universam Halician collegit H. J. Łoborzewski // *Rozpr. i wiad. z muzeum im. Dzieduszyckich.* 1923(1924). 9. S. 65—85.
59. *Wolcsansky J.* Beiträge zur Kenntnis der Laubmoose Ungarns // *Nov. Kozl.* 1905. 4. S. 28—33.
60. *Wołoszczak E.* Przyczynek do flory Pokucia // *Spraw. komis. Fizjogr.* 1888. 21. S. 111—139.

SUMMARY**Oksana LOBACHEVSKA****BRYOFLORA OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS**

The results of investigation of bryoflora of the Ukrainian Carpathians are generalized: the history of bryological research of the region is represented; the present floristic composition of the bryoflora was analyzed; the general ecological peculiarities of *Bryophyta* distribution are described; the geographical analysis of bryoflora was fulfilled and the basic stages of its formation for this territory were defined; the information about the rare species of the Carpathians and the measures of their reservation are given.