

Локально рідкісні бріофіти Харківщини, їх особливості та стан охорони

ОЛЕКСІЙ ОЛЕКСАНДРОВИЧ БАРСУКОВ

BAR SUKOV O.O. (2015). **Locally rare bryophytes of Kharkiv region, their peculiarities and state of protection.** *Chornomors'k. bot. z.*, **11** (1): 57-72. doi:10.14255/2308-9628/15.111/6.

On the basis of the frequency of occurrence of bryophytes in Kharkiv region 60 species and varieties can be classified as rare, 73 as relatively rare and 75 as common species on this territory. The belonging to the class *Sphagnopsida* and the lack of sporophytes and vegetative propagules are positively associated with local rarity, while the belonging to pleurocarpous mosses, the growth form of mats, the monoicy and the sporophyte production are negatively associated. Up-to-date natural reserve fund provides protection of localities of 176 species, of which only 36 are locally rare. The habitats with high relative proportion of rare bryophyte species as sphagnum bogs and chalk outcrops are presented insufficiently in the NRF and their number should be increased.

Key words: bryophytes, locally rare species, protection, Kharkiv region

БАРСУКОВ О.О. (2015). **Локально рідкісні бріофіти Харківщини, їх особливості та стан охорони.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **11** (1): 57-72. doi:10.14255/2308-9628/15.111/6.

На підставі аналізу частоти трапляння бріофітів в Харківській області 60 видів та різновидностей можна віднести до рідкісних, 73 – до відносно рідкісних, 75 – до звичайних на даній території. Позитивно асоційовані з локальною рідкісністю приналежність до класу *Sphagnopsida* і відсутність спорогонів та виводкових органів, негативно – приналежність до бокоплідних мохів, форма росту «мат», однодомність та утворення спорогонів. Існуючий природно-заповідний фонд області забезпечує охорону місцезнаходжень 176 видів мохоподібних, з яких лише 36 локально рідкісні. Екотопи з високою відносною часткою рідкісних видів мохоподібних – сфагнові болота та крейдянні відслонення – представлені у складі ПЗФ недостатньою мірою, і їх кількість має бути збільшена.

Ключові слова: мохоподібні, локально рідкісні види, охорона, Харківська область

БАРСУКОВ А.А. (2015). **Локально редкие мохообразные Харьковской области, их особенности и состояние охраны.** *Черноморск. бот. ж.*, **11** (1): 57-72. doi:10.14255/2308-9628/15.111/6.

На основании анализа частоты встречаемости мохообразных в Харьковской области 60 видов и разновидностей можно отнести к редким, 73 – к относительно редким и 75 – к обычным на данной территории. Положительно ассоциированы с локальной редкостью принадлежность к классу *Sphagnopsida* и отсутствие спорогонов и выводковых органов, отрицательно – принадлежность к бокоплодным мхам, форма роста «мат», однодомность и образование спорогонов. Существующий природно-заповедный фонд области обеспечивает охрану местонахождений 176 видов мохообразных, из которых только 36 локально редкие. Экотопы с высокой относительной долей редких видов мохообразных – сфагновые болота и меловые обнажения – представлены в составе ПЗФ в недостаточной степени, и их число должно быть увеличено.

Ключевые слова: мохообразные, локально редкие виды, охрана, Харьковская область

Вступ

Дослідження з питань збереження різноманіття мохоподібних проводяться вже чверть століття, і за цей час в країнах Європи з'явилась велика кількість теоретичних та практичних напрацювань, що спираються на в цілому високий рівень вивченості бріофлори. Вироблено підходи до наукового обґрунтування, які саме таксони є пріоритетними з точки зору витрати ресурсів на їх охорону, до виявлення та прогнозування «гарячих точок» – територій з високим різноманіттям бріофітів та значним соцологічним потенціалом [SERGIO et al., 2000, VANDERPOORTEN et al., 2004; CALLAGHAN, ASHTON, 2009].

В Україні подібні дослідження перебувають на початковій стадії розвитку. Хоча видове різноманіття бріофлори вивчено досить повно, але відомостей щодо поширення бріофітів абсолютно недостатньо для застосування вироблених в Європі підходів та методів. Остання редакція Червоної книги України [RDBU, 2009] містить лише 56 видів бріофітів, з яких переважна більшість зростає в Карпатах. У східних регіонах, зокрема в Харківській області, проблема збереження різноманіття мохоподібних не дістала теоретичної розробки і практичної реалізації: в офіційному регіональному «червоному списку» [ANDRIENKO, PEREGRYM, 2012] вони відсутні.

До охорони бріофітів було запропоновано кілька альтернативних підходів, в тому числі досить радикальні, наприклад, поділ рідкісних та зникаючих видів на «замінні» та «цінні» за філогенетичними критеріями з використанням методів кладистики [HEDENÄS, 1996; BISANG, HEDENÄS, 2000]. Подібні підходи передбачають затвердження глобальних рішень, щоб запобігти розпорошенню ресурсів, і тому їх важко реалізувати практично. Більш консервативні підходи спираються на пошук критеріїв рідкості, в тому числі у локальному масштабі, які мають бути своєрідним «грубим фільтром» [HEINLEN, VITT, 2003] для визначення пріоритетів у спрямуванні охоронних заходів локального рівня.

З'ясування причин рідкості та оцінка ризиків зникнення виду в усьому ареалі чи окремих його частинах потребує багаторічних фундаментальних досліджень, а біологічні особливості бріофітів додатково ускладнюють це завдання. Проте сам факт рідкості встановити достатньо просто. Тому одним з напрямків досліджень в галузі охорони бріофітів є виявлення «тенденцій» (patterns) [VITT, BELLAND, 1997; HEINLEN, VITT, 2003] чи «атрибутивів» [CALLAGHAN, ASHTON, 2008] локальної рідкості, тобто дослідження ознак та властивостей мохоподібних, асоційованих з низькою частотою їх трапляння.

Метою нашого дослідження було узагальнення інформації про види бріофітів, що є локально рідкісними в Харківській області, виявлення їх таксономічних, морфологічних, репродуктивних, еколого-ценотичних та географічних особливостей, а також аналіз стану справ в галузі збереження різноманіття мохоподібних Харківщини.

Матеріали та методи дослідження

Згідно із загальноприйнятими методиками, відомості про частоту трапляння бріофітів отримують методом сіткового картування бріофлори. Розмір чарунок сітки залежить від масштабу території, завдань дослідження та можливостей дослідників, і може варіювати від 4 [CALLAGHAN, ASHTON, 2009] до кількох сотень [VITT, BELLAND, 1997] квадратних кілометрів. Оскільки ніде в Україні такого картування не робили, то щодо частоти трапляння можна судити лише за кількістю знахідок.

За період 2008–2013 рр. автор зібрав близько 3200 зразків мохоподібних у 45 локалітетах на території Харківської області. Під локалітетом автор розуміє околиці географічного пункту, прийнятого за базову точку, в радіусі до 5 км. Виключення зроблено лише для міст, які вважаються окремими локалітетами незалежно від розмірів.

Оскільки більшість зразків є багатовидовими, то знахідкою ми вважали наявність виду у зразку у кількості, достатній для впевненої ідентифікації. Безумовно, при такому підході кількість знахідок залежить не тільки від частоти трапляння, але й від рясності виду, що вносить певні викривлення. Однак це призводить, головним чином, до завищення частоти трапляння найбільш розповсюджених видів, що в межах даного дослідження є несуттєвим.

Також були проаналізовані всі опубліковані відомості про бріофлору Харківщини за останні 100 років [ALEKSENKO, 1916; FOMIN, 1924; KATS, 1924; ZEROV, 1964; VACHURINA, MELNICHUK, 1987, 1988, 1989, 2003; DRULIOVA, VELIKODNA, 1989; GAPON, 1998]. Для літературних даних знахідкою вважали одну географічну вказівку виду чи різновидності. Загальна кількість знахідок склала, таким чином, 6465.

Повноту виявлення видового різноманіття розраховували за формулою Тюрінга (LEONTIEV, 2007): $C = \left(1 - \frac{f_1}{S}\right) \times 100\%$, де f_1 – кількість видів чи різновидностей, що представлені однією знахідкою (синглетонів), а S – загальна їх кількість.

Систематичне положення всіх таксонів наведено за «Чеклістом мохоподібних України» (ВОЙКО, 2008), до цієї ж класифікації приведено і всі літературні дані. Різновидності розглядаються окремо поряд з видами.

Відомості про географічне поширення мохоподібних та деякі репродуктивно-біологічні особливості (одно- чи дводомність) взяті з літературних джерел [KHMELEV, POPOVA, 1988, GAPON, 1998; MAMATKULOV et al., 1998; DIERSSEN, 2001; IGNATOV, IGNATOVA, 2003, 2004]; про утворення спорофітів та вегетативних діаспор – з власних спостережень. Форми росту наводяться за класифікацією К. Магдєфрау, доповненою Дж. Гляймом [GLIME, 2013].

Види розподілені за трьома частотними класами:

- 1) **рідкісні (R)** – кількість знахідок не перевищує 2, або всі знахідки з одного локалітету;
- 2) **відносно рідкісні (F)** – 3-10 знахідок у 2 і більше локалітетах;
- 3) **звичайні (C)** – 11 і більше знахідок.

Для виявлення тенденцій у розподілі ознак, пов'язаних із частотою трапляння, був використаний критерій відповідності χ^2 [LAKIN, 1990]; нульова гіпотеза передбачала їх відсутність (рівномірний розподіл) і відхилялася при $p < 0,05$. Всі розрахунки робилися в MS Excel та статистичному пакеті PAST.

В екологічному аналізі ми дотримувалися трактування понять «екотоп» та «оселище» за Я.П. Дідухом [DIDUKH et al., 2011] та використовували класифікації екотопів EUNIS [DAVIES et al., 2004]. Для кожного класу екотопів та субстрату був

розрахований коефіцієнт рідкості за формулою $K_R = \frac{n_R \times N_G}{N_R \times n_G}$, де N_G та N_R – загальне число видів та число рідкісних для Харківської області, а n_G та n_R , відповідно, в певному класі місцезростань чи на певному субстраті.

В якості показника рівня охорони різноманіття мохоподібних ми використовуємо частку загального видового складу та раритетної фракції бріофлори, виявленої на територіях природно-заповідного фонду Харківської області.

Результати та обговорення

Бріофлора Харківської області складається з представників відділів *Marchantiophyta* та *Bryophyta* і налічує 200 видів та 8 різновидностей. З них 168 були виявлені автором в ході польових досліджень, а 40 відомі лише з літератури. Слід зазначити, що дослідження різних авторів, які працювали на Харківщині, не співпадають географічно та розділені великими проміжками часу, отже, зіставність цих даних залишається під питанням.

За частотними класами ці таксони розподіляються наступним чином: 60 видів та різновидностей є рідкісними (табл. 1), 73 – відносно рідкісними, 75 – звичайними. Отже, можна казати про приблизно рівне співвідношення частотних класів ($\chi^2=1,91$, $p=0,38$), що свідчить про коректність формулювання нульової гіпотези (рівний розподіл ознак за частотними класами).

Рідкісні для Харківської області види і різновидності бріофітів
Species and varieties of bryophytes rare in the Kharkiv region

Таблиця 1

Table 1

Вид	Знахідки	Локалітети
1	2	3
* <i>Aloina rigida</i> (Hedw.) Limpr.	1	1
! <i>Aneura pinguis</i> (L.) Dum.	1	1
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) Chen	2	2
* <i>Bryum argenteum</i> var. <i>lanatum</i> (P.Beauv.) Hampe	1	1
<i>Bryum creberrimum</i> Taylor	2	2
* <i>Bryum dichotomum</i> Hedw.	2	2
! <i>Bryum pallescens</i> Schleich. ex Schwägr.	2	2
! <i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn. et al.	1	1
* <i>Bryum tenuisetum</i> Limpr.	1	1
<i>Buxbaumia aphylla</i> Hedw.	2	2
* <i>Calliargon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	1	1
! <i>Cephaloziella hampeana</i> (Nees) Schiffn.	2	2
! <i>Dicranella cerviculata</i> (Hedw.) Schimp.	2	2
! <i>Dicranella varia</i> (Hedw.) Schimp.	1	1
! <i>Dicranum bonjeani</i> De Not.	2	2
! <i>Didymodon acutus</i> (Brid.) Saito	1	1
* <i>Didymodon tophaceus</i> (Brid.) Lisa	1	1
* <i>Didymodon vinealis</i> (Brid.) Zander	1	1
! <i>Ditrichum pusillum</i> (Hedw.) Hampe	2	2
! <i>Drepanocladus aduncus</i> var. <i>kneiffii</i> (Schimp.) Mönk.	2	2
! <i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	2	2
! <i>Fossombronina wondraczekii</i> (Corda) Lindb.	1	1
* <i>Grimmia laevigata</i> (Brid.) Brid.	2	1
* <i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) Schimp.	1	1
! <i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	2	2
* <i>Myrinia pulvinata</i> (Wahlenb.) Schimp.	1	1
* <i>Orthotrichum gymnostomum</i> Bruch ex Brid.	1	1
* <i>Orthotrichum striatum</i> Hedw.	1	1
! <i>Philonotis fontana</i> (Hedw.) Brid.	1	1
<i>Physcomitrella patens</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	1	1
! <i>Plagiomnium affine</i> (Bland. ex Funck) T.Kop.	2	2
* <i>Plagiomnium elatum</i> (Bruch et Schimp.) T.Kop.	2	2
* <i>Plagiothecium denticulatum</i> var. <i>undulatum</i> Ruthe et Geheeb	1	1
! <i>Plagiothecium nemorale</i> (Mitt.) Jaeg.	2	2
! <i>Plagiothecium platyphyllum</i> Mönk.	1	1
! <i>Plagiothecium succulentum</i> (Wils.) Lindb.	1	1
! <i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P.Beauv.	2	2
* <i>Pohlia bulbifera</i> (Warnst.) Warnst.	1	1
! <i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.	1	1
* <i>Pohlia wahlenbergii</i> (Web. et Mohr) Andr.	1	1
<i>Riccia fluitans</i> L. emend. Lorbeer	2	2
! <i>Riccia glauca</i> L.	1	1
! <i>Riccia lamellosa</i> Raddi	1	1
! <i>Ricciocarpos natans</i> (L.) Corda	1	1
! <i>Sanionia uncinata</i> var. <i>contigua</i> (Nees) Mönk.	1	1

Продовження таблиці 1		
1	2	3
!Seligeria calcarea (Hedw.) Bruch et Schimp.	1	1
*Sphagnum angustifolium (C.Jensen ex. Russow) C.Jensen	1	1
*Sphagnum auriculatum Schimp.	1	1
!Sphagnum compactum Lam. et DC.	2	2
!Sphagnum magellanicum Brid.	2	2
!Sphagnum majus (Russow) C.Jensen	1	1
!Sphagnum papillosum Lindb.	1	1
!Sphagnum teres (Schimp.) Ångstr.	1	1
*Syntrichia latifolia (Bruch ex Hartm.) Hüb.	1	1
!Thuidium assimile (Mitt.) Jaeg.	2	2
!Tortella inclinata (R.Hedw.) Limpr.	5	1
*Trichostomum crispulum Bruch	1	1
*Ulota crispa (Hedw.) Brid.	1	1
*Weissia brachycarpa (Nees et Hornsch.) Jur.	1	1
!Weissia condensa (Voit) Lindb.	1	1
Примітки: * – виявлені на території вперше, ! – відомі лише за літературою.		

Повнота виявлення бріофлори за формулою Тюрінга становить 80,77%, що передбачає потенційну можливість знаходження на території області ще до 40 видів бріофітів, які потраплять здебільшого до класу рідкісних. Однак можна припустити, що подальші дослідження призведуть і до зростання кількості знахідок вже відомих видів, і загальний характер розподілу істотно не зміниться.

Причини локальної рідкісності вищеназваних видів є різними і потребують подальшого дослідження, поки що з цього приводу можна висловлювати більш-менш обґрунтовані припущення. Наприклад, *Grimmia laevigata* та *Myrinia pulvinata* – адвентивні види, що опинилися в незвичних умовах, в той час як сфагні та кальцефільні види крейдяних відслонень трапляються зрідка через обмежену кількість відповідних екоотопів. Нарешті, багато видів просто важко виявити в природі через дрібні розміри або особливості життєвого циклу, або їх неможливо ідентифікувати в стерильному стані.

Розподіл за частотою трапляння на рівні відділів (рис. 1) демонструє, що частка рідкісних видів серед печіночників вища за очікувану, а серед мохів, навпаки, нижча, хоча в обох випадках рівень значущості не дозволяє відхилити нульову гіпотезу ($p=0,44$ та $0,21$ відповідно). В принципі, переважання локально рідкісних видів серед печіночників на території Харківської області є цілком очікуваним явищем і пов'язане із загальним їх низьким різноманіттям у регіоні. М.Ф. Бойко (ВОКО, 1999) пов'язує зменшення частки печіночників у бріофлорі з несприятливим для бріофітів в цілому кліматом, насамперед, з аридністю. Для Харківщини співвідношення між мохами та печіночниками складає всього лише 1:12. Крім того, більша частина видового різноманіття печіночників представлена тут неморальними та бореальними видами, що віддають перевагу затіненим оселищам з постійною відносно високою вологістю, які трапляються достатньо нечасто на межі лісостепової та степової зон. По-справжньому широко розповсюджені лише три види: *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort., *Radula complanata* (L.) Dumort. та *Marchantia polymorpha* L., достатньо відмінні за своїми екологічними особливостями, однак здатні активно розселятися завдяки масовому утворенню спор чи вегетативних пропагул.

При розгляді окремих груп мохів найбільш виразна тенденція у розподілі за частотою трапляння проглядається у сфагнів: частка звичайних видів тут значно менша за очікувану ($p=0,047$). Це пов'язано, насамперед, з рідкісністю відповідних екоотопів – перезволожених ділянок піщаних терас. Слід також зазначити, що наявні дані дають завищене уявлення про розповсюдження сфагнових мохів на Харківщині. Значна їх частина отримана завдяки дослідженням Є.М. Лавренка на початку минулого століття

[FOMIN, 1924; KATS, 1924], однак вже до 70-х. рр. багато описаних ним боліт зникли [LAVRENKO, 1973]. Цей процес, посилений господарською діяльністю людини, продовжується й сьогодні [BARSUKOV, 2014]. Так, С.В. Гапон [GAPON, 1998] підтверджує лише 12 видів з 17, наведених за матеріалами Лавренка, а автору вдалося виявити лише 11, включаючи нові для Харківщини *S. angustifolium* та *S. auriculatum*, знайдені у найбільшому в області і раніше не дослідженому бріологами масиві сфагнових боліт на території НПП «Слобожанський». Цілком можливо, що частину видів, що потрапили до відносно рідкісних, слід вважати рідкісними, а деякі взагалі зникли. Тому питання про сучасне різноманіття сфагнів на Харківщині потребує додаткового дослідження, а всі виявлені їх оселища слід рекомендувати до включення до вже існуючих або новостворених заповідних об'єктів.

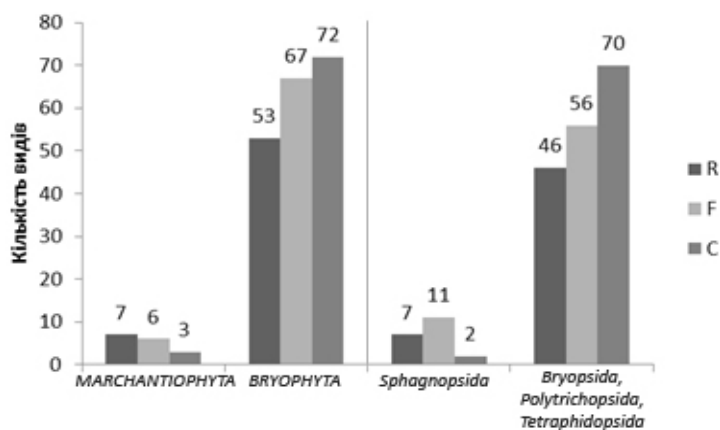


Рис. 1. Розподіл видів мохів та печіночників за частотою трапляння в Харківській обл. R – рідкісні, F – відносно рідкісні, C – звичайні.

Fig. 1. Frequency distribution in mosses and liverworts of Kharkiv region. R – rare, F – relative rare, C – common.

Серед окремих філогенетичних ліній (порядків) мохів, крім сфагнових, виражена тенденційність частотного розподілу спостерігається лише в порядку *Hypnales*. Це тенденція до переважання широко розповсюджених видів, тоді як відносна частка рідкісних значно менша за очікувану. Подібне явище відмічалось також іншими дослідниками в різних регіонах [VITT, BELLAND, 1997; HEINLEN, VITT, 2003]. Очевидно, воно пов'язане з особливістю морфології представників цього порядку, який об'єднує бокоплідні мохи: Г. Дюрінг [DURING, 1979] зазначає, що бічне розташування перихеціїв та спорогонів корелює з високою конкурентною здатністю, притаманною життєвій стратегії «стаєрів».

Ще однією важливою морфологічною ознакою бріофітів є форма росту (рис. 2). Серед мохоподібних Харківщини переважають форми «низька дернина» (більшість верхоплідних) та «мат» (значна частина бокоплідних та деякі печіночники). Остання, як і бічне розташування перихеціїв, значною мірою асоційована зі стратегією «стаєрів». Тому не дивно, що для неї характерна така ж тенденція частотного розподілу. Сама по собі ця форма свідчить про здатність виду заселяти значні площі придатних субстратів, витримуючи конкуренцію з іншими видами. Вона характерна для більшості видів, широко розповсюджених у природних та штучних листяних насадженнях на різноманітних субстратах, насамперед на стовбурах дерев та мертвій деревині, зокрема представників родів *Hypnum*, *Brachythecium*, *Amblystegium*, *Platygyrium*, *Pyloisia* та ін. Показово, що інша форма росту, також асоційована з віолентною життєвою стратегією – «плетиво», представлена малою кількістю видів, серед яких переважають відносно рідкісні. Ця форма, характерними представниками якої є звичайний у регіоні *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. та рідкісний *Hylocomium splendens*, пов'язана переважно з хвойними лісами-зеленомошниками бореальної зони.

Також досить значне відхилення, але вже у бік рідкісних видів, спостерігається для однорічників ($\chi^2=4,67$, $p=0,097$). Це, ймовірно, також пов'язано з особливостями їх життєвої стратегії – переважно «втікачів» (fugitive) зі швидким розвитком у

сприятливих умовах, що тривають недовго, і таким же швидким зникненням. До них належать печіночники родини *Ricciaceae*, що ростуть у пересихаючих водоймах та на ріллі, а також дрібні мохи, наприклад, *Physcomitrella patens*.

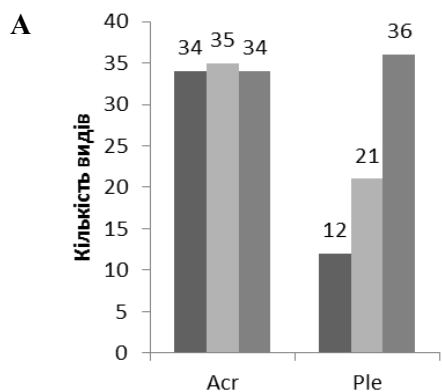
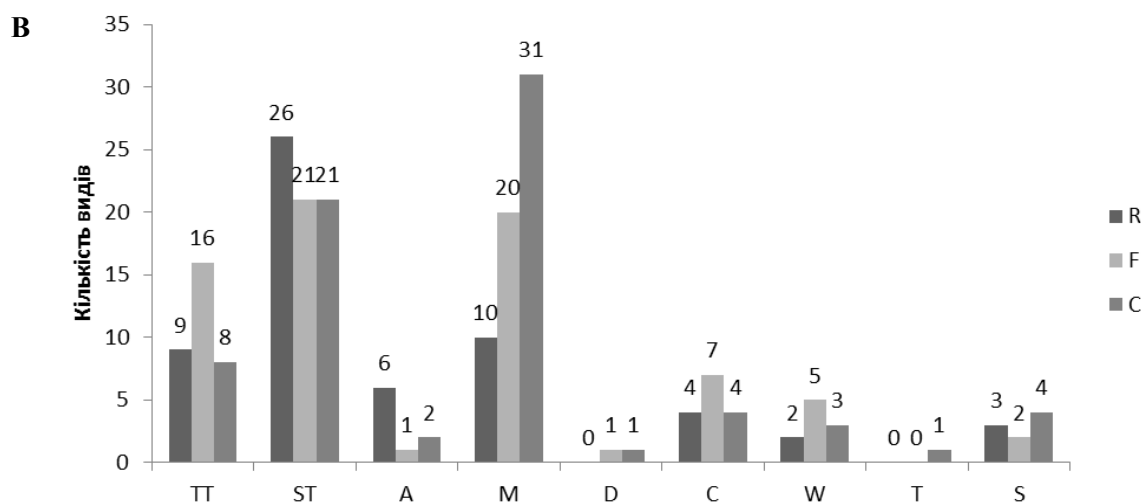


Рис. 2. Частотний розподіл серед верхоплідних (Acr) та бокоплідних (Ple) мохів (A) та мохоподібних з різними формами росту (GLIME, 2013) (B) у Харківській області. TT – «високі дернинки», ST – «низькі дернинки», A – «однорічники», M – «мати», D – «дендроїди», C – «подушки», W – «плетива», T – «хвости», S – «стрічки».

Fig. 2. Frequency distribution in acrocarpous (Acr) and pleurocarpous (Ple) mosses (A) and in different growth forms of bryophytes (GLIME, 2013) (B) of Kharkiv region. TT – tall turfs, ST – short turfs, A – annuals, M – mats, D – dendroids, C – cushions, W – wefts, T – tails, S – streamers.



Багато уваги в літературі приділяється зв'язкам між рідкісністю та репродуктивною біологією мохоподібних [LONGTON, 1992; LONGTON, HEDDERSON, 2000; CLEAVITT, 2005]. Тут існує дуже складне переплетіння проблем, пов'язаних з відмінностями генетичних процесів у популяціях дводомних та одностомних (із самозаплідненням) видів, адаптивною роллю генетичної рекомбінації, а також з різною потенціальною здатністю до розселення, пов'язаною з інтенсивністю утворення спорофітів. Очевидно принаймні, що ці зв'язки по-різному проявляються на локальному та глобальному рівнях [LONGTON, 1992]. Крім того, тут особливо важко визначити, що є причиною, а що наслідком у випадку, наприклад, низької частоти утворення спорофітів у рідкісних дводомних видів [CLEAVITT, 2005].

Ми дослідили розподіл одностомних та дводомних видів за частотними класами, а також зв'язок цього розподілу з утворенням спорофітів та/або спеціалізованих вегетативних діаспор, що може вважатися показником потенційної здатності до заселення доступних оселищ (рис. 3).

З високим ступенем достовірності ($\chi^2=6,83$, $p=0,033$) кількість рідкісних видів серед одностомних менша за очікувану. Ще більше відхилення від очікуваного рівномірного розподілу можна спостерігати за здатністю до утворення діаспор: більше половини видів, для яких на території Харківщини зафіксовано утворення спорофітів, та 8 з 9 здатних утворювати спорофіти та виводкові органи належать до звичайних у даній місцевості, в той час як серед видів, що не утворюють спеціалізованих діаспор, кількість звичайних видів нижче за очікувану ($\chi^2=9,53$, $p=0,008$).

Очевидно, що одно- чи дводомність гаметофіта впливає на частоту трапляння мохоподібних опосередковано через утворення спорофітів: вони зафіксовані у 53 з 89 одно- та багатодомних видів і лише в 17 зі 117 дводомних. Отже, можна зробити висновок, що важливою передумовою високої частоти трапляння на локальному рівні є потенційна здатність до заселення нових оселищ, пов'язана з утворенням спорофітів та виводкових органів. Їх відсутність, відповідно, асоційована з рідкісністю. В той же час Д. Вітт [VITT, BELLAND, 1997; HEINLEN, VITT, 2003] на основі показників заселеності мохоподібними придатних оселищ переконливо доводить, що ключову роль у локальній рідкісності відіграє доступність останніх, а відмінності у кількості утворюваних діаспор нівелюються. На жаль, для перевірки цього явища на прикладі Харківської області ми не маємо достатнього матеріалу.

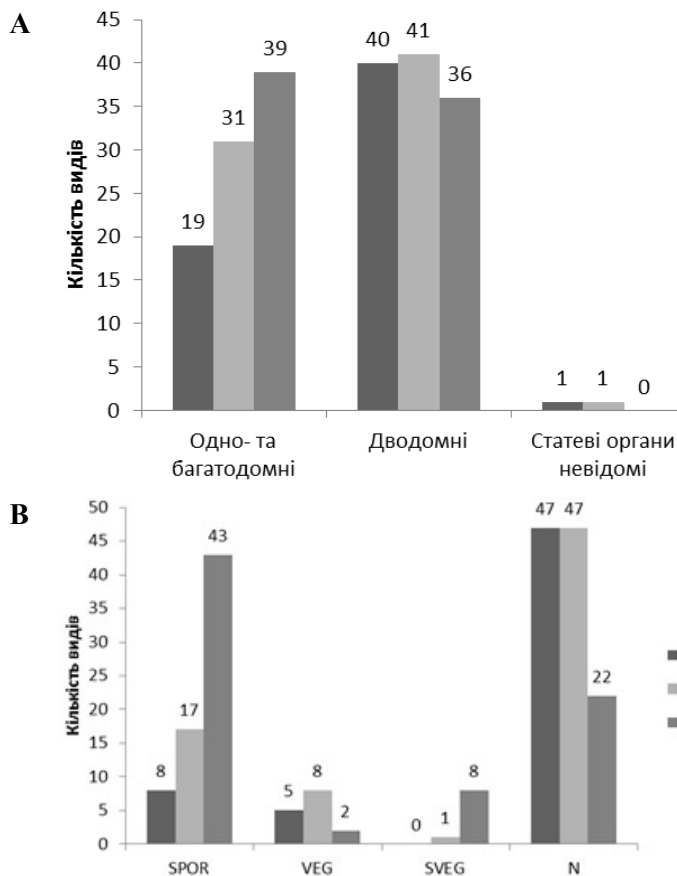


Рис. 3. Зв'язок частоти трапляння мохоподібних з одно- чи дводомністю (А) та утворенням діаспор (В) на прикладі Харківської області. SPOR – спорофіти, VEG – виводкові органи, SVEG – спорофіти та виводкові органи, N – діаспори не зафіксовані.

Fig. 3. Relationship between the frequency of occurrence of bryophytes and the mono- or dioecy (A) and diaspore production (B): a case study of Kharkiv region. SPOR – sporophyte production, VEG – vegetative propagules, SVEG – both sporophyte and vegetative propagules, N – no diaspores.

Підводячи підсумок, можна констатувати, що для бріофітів, локально рідкісних в Харківській області, дуже мало ознак, специфічно пов'язаних з рідкісністю, які можуть безпосередньо вказувати на причини. Їх можна назвати позитивно асоційованими з рідкісністю. Це, по-перше, приналежність до класу сфагнових мохів (з усіма їх екологічними особливостями), по-друге, нездатність до утворення спор та вегетативних проагул. В той же час, певні ознаки зі значним ступенем достовірності асоційовані з високою частотою трапляння, безпосередньо вказуючи на причини успіху їх носіїв. До таких належить бічне розташування перихеціїв (порядок *Hypnales*), форма росту мат, одностомність, утворення спорофітів. Їх можна назвати негативно асоційованими з рідкісністю, оскільки більшості рідкісних видів притаманні протилежні ознаки (верхоплідність, дводомність), які самі по собі не виявляють тенденцій частотного розподілу.

Розподіл видів з різною частотою трапляння за різними типами екоотопів наведений у табл. 2. Оскільки багато видів, особливо широко розповсюджених,

трапляються в кількох класах екотопів, то сама по собі кількість рідкісних видів мало про що говорить. Більш об'єктивним показником може виступати коефіцієнт рідкисності K_R . Так, за абсолютною кількістю рідкісних видів екотопи з домінуванням деревної рослинності набагато випереджають всі інші. Однак в них також трапляється і абсолютна більшість взагалі відомих на Харківщині видів бріофітів: 162, тобто 77,99 % бріофлори, тоді як рідкісних налічується 31 вид (всього 51,67 %). Таким чином, за коефіцієнтом рідкисності деревні екотопи знаходяться на одному рівні зі значно біднішими за видовим різноманіттям бріофітів безлісними болотами.

Таблиця 2
Розподіл видового різноманіття бріофітів у Харківській області за типами екотопів згідно до класифікації EUNIS (DAVIES et al., 2004)

Table 2
Distribution of bryophyte species diversity in Kharkiv region by habitat types according to EUNIS classification (DAVIES et al., 2004)

Класи екотопів	C	D	E	F	G	H	I	J	X
R	4	10	11	1	31	3	4	1	1
F	7	19	24	2	59	3	3	8	6
C	37	24	48	14	72	21	31	36	32
Всього	48	53	83	17	162	27	38	45	39
K_R	0,29	0,65	0,46	0,20	0,66	0,39	0,36	0,08	0,09

Примітка: C – водойми; D – безлісні болота; E – трав'янисті угруповання; F – чагарники; G – деревна рослинність; H – екотопи, позбавлені рослинності; I – культивовані угіддя; J – забудова, X – комплексні екотопи.

Однак, на наш погляд, класифікація EUNIS у даному випадку не дає цілком адекватного уявлення про екологічні умови в конкретних екотопах, оскільки її вищі одиниці виділяються на основі досить поверхневих ознак (клас G, наприклад, об'єднує ліси з фруктовими плантаціями), а оперування більш дрібними ускладнює аналіз. тому ми спробували згрупувати екотопи більш адекватно місцевим умовам:

- 1) **водні екотопи** (відповідають класу C EUNIS): **48 видів, 4 рідкісних, $K_R = 0,29$;**
- 2) **заболочені екотопи**, включаючи болотисті луки та заболочені ліси (вільшняки, осичники, сфагнові березняки): **109 видів, 17 рідкісних, $K_R = 0,54$;**
- 3) **трав'янисті екотопи** (стеги та луки, за винятком болотистих та дигресованих): **77 видів, 9 рідкісних, $K_R = 0,41$;**
- 4) **дрібнолистяні ліси** (за винятком заболочених): **53 види, 2 рідкісних, $K_R = 0,13$;**
- 5) **широколистяні ліси** (діброви): **92 види, 11 рідкісних, $K_R = 0,41$;**
- 6) **хвойні (соснові) та мішані ліси**: **88 видів, 11 рідкісних, $K_R = 0,43$;**
- 7) **вирубки та ділянки відновлення**: **38 видів, 1 рідкісний, $K_R = 0,09$;**
- 8) **різноманітні штучні насадження**, що за складом та структурою істотно відрізняються від природних лісів (сади, парки, лісосмуги etc.): **64 види, 4 рідкісних, $K_R = 0,22$;**
- 9) **угруповання крейдяних відслонень та осипів** (за виключенням крейдяних степів): **19 видів, 3 рідкісні, $K_R = 0,55$;**
- 10) **піски**: рідкісні види відсутні;
- 11) **сільський ландшафт** (включаючи власне сільську забудову, сільськогосподарські угіддя, дигресовані пасовища та рудеральні угруповання поблизу населених пунктів та об'єктів транспортної інфраструктури): **49 видів, 2 рідкісних, $K_R = 0,14$;**

12) міська забудова: 28 видів, 1 рідкісний, $K_R = 0,12$.

Насамперед слід відмітити, що для екотопів, пов'язаних з домінуючими у регіоні природними рослинними угрупованнями (діброви, сосняки, степи та сухі луки), характерна відносно постійна частка рідкісних видів (K_R 0,41-0,43), а в більшості азональних угруповань та порушених екотопів вона значно нижче. На цьому тлі виділяються болота та карбонатні (крейдянні) відслонення, де коефіцієнт рідкісності сягає, відповідно, 0,54 та 0,55, а при розгляді окремо сфагнових боліт – 0,65.

Таблиця 3
Розподіл видового різноманіття бріофітів у Харківській області за типами субстратів

Table 3
Distribution of bryophyte species diversity in Kharkiv region by substrate types

Субстрати	Ar	De	Gr	Hу	Pe	So	St	Tr	XI
R	0	2	5	6	6	36	4	7	2
F	0	9	21	8	15	47	4	21	17
C	14	40	38	29	12	62	31	53	51
Всього	14	51	64	43	33	145	39	81	70
R%	0,00	3,33	8,33	10,00	10,00	60,00	6,67	11,67	3,33
K_R	0	0,14	0,27	0,48	0,63	0,86	0,36	0,30	0,10
Примітка: Ar – штучні субстрати; De – лісова підстилка; Gr – щільна дернина, трав'янисті рослини; Hу – водойми, Pe – торф; So – оголений ґрунт; St – тверді гірські породи, асфальт, бетон, цегла; Tr – кора дерев, XI – мертва деревина. R% – відсоток від загальної кількості рідкісних видів.									

Що стосується різних типів субстратів (табл. 3), то найбільший відсоток рідкісних видів припадає на оголений ґрунт (60%), на другому місці з великим відривом кора дерев (11,67%), торф та водне середовище (по 10%). Однак за коефіцієнтом K_R торф опиняється на другому місці і поступається ґрунту значно менше. Крім того, враховуючи широке розповсюдження ґрунтових субстратів і вкрай обмежене – торфовищ, можна припустити, що рідкісні види, які ростуть на ґрунті, у порівнянні з видами торфовищ з більшою вірогідністю мають інші причини рідкісності, ніж субстратна специфічність.

Інтегральним показником адаптивного потенціалу виду є широта екологічної ніші [CALLAGHAN, ASHTON, 2008] – величина, що підсумовує частоту трапляння в різних екотопах та на різних субстратах. Однак прийняті в даній роботі критерії рідкісності за кількістю знахідок дозволяють лише приблизно оцінити цю величину. Так, з 60 локально рідкісних видів 52 знайдені на одному субстраті і лише 8 – на двох; в одному типі екотопів виявлені 54 види, а в двох – лише 6.

Більша частина видів, що є локально рідкісними на Харківщині, широко розповсюджені у світі: 14-ти з них притаманний космополітний чи субкосмополітний тип ареалу, а 39-ти – циркумполярний із траплянням у більшій частині широтних зон Північної півкулі; тільки в одного виду, *Plagiothecium platyphyllum* Mönk., поширення обмежене Євразією [DIERVEN, 2001]. Поширення цих видів в Україні теж достатньо широке [ВОЙКО, 2008]: лише 4 види обмежені 1-2 ботаніко-географічними регіонами, а 49 (81,67%) відомі з п'яти і більше (рис. 4). З шести географічних елементів, представлених у бріофлорі регіону (неморальний, бореальний, аридний, арктомонтанний, давньосередземноморський та космополітний) найбільше відхилення від рівномірного розподілу за частотними класами, яке, однак, не досягає рівня значущості ($\chi^2=3,79$, $p=0,15$), спостерігається серед неморальних видів: 25 з 57 є звичайними і тільки 13 – рідкісними, що є цілком природним для лісостепової зони. З іншого боку, для бореального елемента можна було б очікувати відхилення на користь рідкісних видів, пов'язаних з реліктовими угрупованнями. Однак попри те, що

за абсолютним їх числом (30) він дійсно перебуває на першому місці, це компенсується великою кількістю відносно рідкісних та звичайних видів.

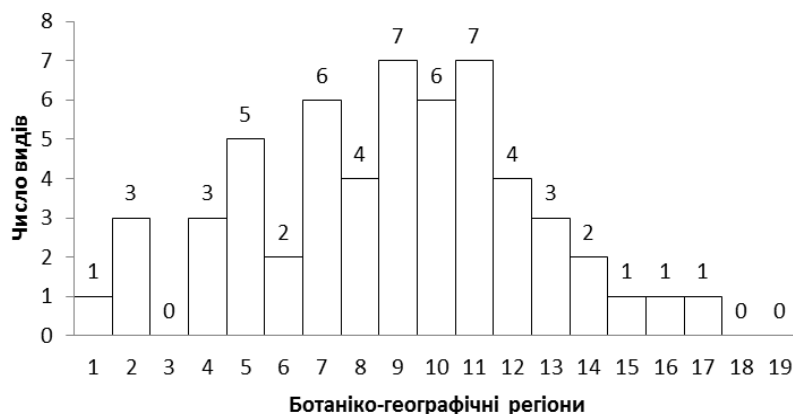


Рис. 4 Трапляння рідкісних для Харківської області видів мохоподібних на території України: по горизонталі вказано кількість ботаніко-географічних регіонів України, в яких було знайдено ці види [ВОІКО, 2008].

Fig. 4. Occurrence of rare for the Kharkiv region bryophyte species in Ukraine: horizontal scale shows a number of phytogeographical regions of Ukraine, in which these species were found [VOIKO, 2008].

Як співвідноситься локальна рідкісність мохоподібних в Харківській області з їх рідкісністю та природоохоронним статусом в масштабах України та Європи? З 56 видів бріофітів, занесених до ЧКУ, на Харківщині не зафіксовано жодного. У Червоній книзі європейських бріофітів [ЕССВ, 1995] статус рідкісного для України виду має лише *Weissia levieri* (Limpr.) Kindb., яка спорадично трапляється у північно-східних районах Харківщини на вапнистому ґрунті та крейді, і за критеріями, прийнятими в даній роботі, є відносно рідкісною. З 50 видів бріофлори Харківської області, що розглядаються у «Червоному списку мохоподібних України» [ВОІКО, 2010] як регіонально рідкісні для Лісостепової та/або Степової зони, рідкісними на локальному рівні є 21, відносно рідкісними – 25 та звичайними на Харківщині – 2.

Втім, Червона книга європейських бріофітів та список М.Ф. Бойка не мають в Україні статусу офіційних природоохоронних документів, що регламентують охоронні заходи та відповідальність за знищення охоронюваних видів. Таким чином, охорона мохоподібних, точніше їх оселищ у Харківській області, пов'язана з територіями природно-заповідного фонду.

Таблиця 4
Різноманіття бріофітів у різних за площею території об'єктах ПЗФ Харківщини

Table 4

Bryophyte diversity in different size of protected areas of Kharkiv region

ПЗФ Види	10-100 га (9)		100-1000 га (13)		1000-10000 га (8)		Більше 10000 га (1)	Всього
	N	min/max/avg	N	min/max/avg	N	min/max/avg		
R	2	0/1/0,22	7	0/1/0,54	27	0/6/3,5	15	36
F	12	0/6/1,44	26	0/5/2,23	53	3/17/10,75	31	65
C	47	4/27/13,78	67	11/34/20	71	23/50/42,87	61	75
Всього	61	4/34/15,44	100	12/39/22,77	151	33/73/57,12	107	176

Примітки: в дужках число об'єктів відповідної площі; N – сумарна; **min** – мінімальна, **max** – максимальна, **avg** – середня кількість видів.

На сьогодні більш-менш детально досліджена бріофлора 31 об'єкту ПЗФ Харківської області сумарною площею майже 39,8 тис. га. Всього на заповідних територіях виявлено 176 видів та різновидностей бріофітів, з яких локально рідкісні в межах Харківської області представлені 36 видами (60 % загальної кількості), відносно рідкісні – 65 (89,04 %) та звичайні – у повному обсязі.

Обстежені об'єкти умовно розділені на чотири групи за розміром (табл. 4) з метою прослідкувати, як площа заповідної території пов'язана з видовим різноманіттям бріофітів. Об'єкти площею 10–100 га, до числа яких потрапили заказники місцевого значення «Берецький», «Бурбулатівський», «Данилівський», «Міловський» (ботанічні), «Крюківський» та «Підлиманський», (гідрологічні), «Григорівський бір» (лісовий), парк-пам'ятка «Наталіївський» та ботанічний сад ХНУ ім. В.Н. Каразіна, демонструють найнижчі показники як за сукупним, так і за середнім видовим різноманіттям. В них представлені всього лише 29,33 % бріофлори Харківщини (61 вид та різновидність) та 3,33 % локально рідкісних (2 види). У 13 об'єктах, площею від 100 до 1000 га (заказники загальнодержавного значення «Бурлуцький» (загальнозоологічний) та «Вовчанський» (ботанічний), місцевого значення «Лиман» (загальнозоологічний), «Мохначанський» та «Старосалтівський» (лісові), «Печенізький» (ландшафтний), «Дубові гряди» (ентомологічний), заповідні урочища «Дегтярне», «Миколаївські насадження» та «Пивне», пам'ятки природи місцевого значення «Гора Кременець» (комплексна), «Помірки» та «Сокольники-Помірки» (ботанічні), представлена майже половина бріофлори області (100 видів та різновидностей), серед яких, однак, лише 7 локально рідкісних (11,67 %). Нарешті, 8 об'єктів ПЗФ з площею 1–10 тис. га, до яких належать заказники місцевого значення «Кочетоцька лісова дача», «Малинівський», «Печенізька лісова дача», «Савинська лісова дача», «Сіверськодонецький» (ландшафтні), «Середньодонецький» (лісовий) та національні природні парки «Слобожанський» та «Дворічанський», містять 3/4 видового різноманіття бріофлори і майже половину локально рідкісних видів. До категорії об'єктів з площею території понад 10 тис. га потрапляє лише НПП «Гомільшанські ліси» (14,3 тис. га), примітний, по-перше, тим, що охоплює один з найбільших та найстарших на сході України масивів дібров, а по-друге, достатньо детально досліджений бріологами [DRULIOVA, VELIKODNA, 1989; GAPON, 1998]. На його території зафіксовано більше половини видового різноманіття бріофітів Харківщини (близько 107 видів та різновидностей) і чверть локально рідкісних видів.

Такий розподіл має кілька причин. Перша і досить очевидна – чисто стохастична, безпосередньо пов'язана із визначенням рідкісності: менша вірогідність знаходження рідкісних та відносно рідкісних видів на ділянках з малою площею. Цей ефект ілюструє динаміка середньої кількості рідкісних видів: при переході від десятків до тисяч гектарів вона зростає майже в 16 разів, тоді як середній показник загального різноманіття – лише у 3,7. Друга причина – ціла низка прямих та непрямих ефектів, пов'язаних із фрагментацією природних ценозів, які ще потребують детального вивчення.

Крім того, дуже велике значення має те, що заповідні об'єкти з різними типами рослинності – не зіставні за площею території. Серед досліджених об'єктів можна умовно виділити лісові, степові, лучно-болотні та садово-паркові, а також комплексні, в яких значні площі займає рослинність різних типів (табл. 5). Об'єкти, в яких наявні крейдяні відслонення, через нерозривний просторовий зв'язок останніх зі степовою рослинністю, ми розглядаємо разом зі степовими. Комплексними об'єктами слід вважати національні природні парки «Слобожанський» (бір зі сфагновими болотами та діброва) та «Дворічанський» (крейдяні відслонення, степ, байрачні ліси, луки та болота). До лісових належить половина досліджених об'єктів, в тому числі, переважна більшість з площею понад 100 га – вони займають 3/4 сумарної площі. Оскільки ліси

взагалі переважають інші ценози за абсолютними показниками видового різноманіття бріофітів, то ця перевага зберігається і для заповідних об'єктів. У плані охорони оселищ бріофітів ліси також знаходяться у виграшному стані, оскільки, по-перше, в них легше контролювати господарську діяльність, по-друге, вони менш вразливі до непрямих впливів. У той же час, степові ділянки дуже фрагментовані і часто, попри заповідний статус, потерпають від надмірного випасу худоби та підпалів сухої трави, а болотисті пересихають внаслідок зниження рівня ґрунтових вод через меліорацію чи видобування піску в кар'єрах. Наприклад, наприкінці минулого століття пересохло та було знищено пожежею відоме ще за роботами Є.М. Лавренка Мохувате болото (пам'ятка природи місцевого значення), внаслідок чого там зникли сфагнові мохи.

Таблиця 5
Різноманіття бріофітів в об'єктах ПЗФ Харківської області з різними типами рослинності

Table 5
Bryophyte diversity in protected areas of Kharkiv region with different types of vegetation

Рослинність	Число об'єктів	Площа (га)	Різноманіття бріофітів				Відносне різноманіття (вид/га)	
			R	F	C	Всього	Рідкісні	Всього
Лісові	15	29716	23	52	70	145	$7,7 \times 10^{-4}$	$4,9 \times 10^{-3}$
Степові	8	1050	5	18	41	64	$4,8 \times 10^{-3}$	0,061
Лучно-болотні	4	559	1	3	64	68	$1,8 \times 10^{-3}$	0,122
Садово-паркові	2	90	0	6	43	49	0	0,544
Комплексні	2	8375	8	27	102	137	$9,55 \times 10^{-4}$	0,016

Однак за відносними (на одиницю площі) показниками як загального видового різноманіття, так і кількості рідкісних видів і степові, і лучно-болотні, і комплексні заповідні об'єкти переважають лісові. Це узгоджується як з нашими власними даними про розподіл бріофітів за ектопами, так і з висновками інших дослідників щодо важливого значення просторово обмежених у певній місцевості ектопів як осередків різноманіття локально рідкісних в ній видів [VITT, BELLAND, 1997; HEINLEN, VITT, 2003].

Отже, можна зробити висновок, що в Харківській області найкраще забезпечена охорона бріофітів лісових ектопів. У той же час степові та найбільш цікаві у бріологічному відношенні азональні угруповання (крейдянні відслонення та болота, насамперед, сфагнові) охороняються недостатньою мірою (як за кількістю об'єктів, так і за загальною площею). Тому пріоритетним в плані збереження видового різноманіття мохоподібних на Харківщині є збільшення площі саме цих ектопів у складі ПЗФ області. Державною стратегією регіонального розвитку на період до 2020 року [DERZHAVNA STRATEGIYA, 2014] передбачається збільшення площі земель природно-заповідного фонду Харківської області з 73,8 до 207,4 тис. га до початку 2017 р. Це, по-перше, дає реальні підстави для реалізації подібних заходів, по-друге, стислі строки змушують виробляти прості та швидкі критерії вибору майбутніх заповідних об'єктів. Такими критеріями, що не потребують тривалих досліджень, може бути наявність певних добре помітних видів (сфагни) або субстратів (крейда).

Висновки

З 208 видів та різновидностей мохоподібних Харківської області рідкісними у локальному масштабі є 60, відносно рідкісними – 73 та звичайними – 75. Їх рідкісність обумовлена різними причинами, серед яких важливу роль відіграє рідкісність відповідних ектопів (для видів сфагнових боліт та крейдяних відслонень).

Серед ознак бріофітів, позитивно асоційованих з локальною рідкісністю і безпосередньо пов'язаних з її причинами, можна назвати всього дві: приналежність до

сфагнових мохів та нездатність до утворення спорофітів чи виводкових органів на даній території. В той же час низка ознак, таких, як бокоплідність, форма росту «мат», однодомність та утворення спорофітів виявляють сильний зв'язок з високою частотою трапляння і можуть називатися негативно асоційованими з рідкісністю, оскільки більшість локально рідкісних видів несе протилежні ознаки.

За абсолютним різноманіттям як загального видового різноманіття бріофітів, так і кількості рідкісних видів перше місце посідають ліси, однак за відносними показниками раритетності бріофлори найбільший інтерес становлять рідкісні угруповання азональної рослинності (сфагнові болота, крейдянні відслонення) та пов'язані з ними специфічні субстрати (торф та крейда).

Рідкісні представники бріофлори Харківщини не мають офіційного природоохоронного статусу, оскільки не внесені у діючі на території України офіційні природоохоронні документи. Об'єкти природно-заповідного фонду охоплюють місцезнаходження 176 видів та різновидностей бріофлори Харківщини, з яких локально рідкісними є 36. Пріоритетними заходами, спрямованими на збереження різноманіття бріофітів, слід вважати збільшення заповідних площ степів, крейдяних відслонень та сфагнових боліт.

References

- ALEKSENKO M.A. (1916). Mxi. *Po okrestnostiam Kharkova*. Kharkov: Tipografiia B.G. Bengis. 33-39.
[АЛЕКСЕНКО М.А. (1916). Мхи. *По окрестностям Харькова*. Харьков: Типография Б.Г. Бенгис. 33-39]
- ANDRIENKO T.L., PEREGRYM M.M. (editors) (2012). Official lists of regional rare plants of administrative territories of Ukraine (reference book). Kyiv: Alterpress. 148 p.
- BACHURINA H.F., MELNYCHUK V.M. (1987). Flora mokhiv Ukrainiskoi RSR. Vyp. 1. Kyiv: Nauk. dumka. 180 p.
[БАЧУРИНА Г.Ф., МЕЛЬНИЧУК В.М. (1987). Флора мохів Української РСР. Вип. 1. Київ: Наук. думка. 180 с.]
- BACHURINA H.F., MELNYCHUK V.M. (1988). Flora mokhiv Ukrainiskoi RSR. Vyp. 2. Kyiv: Nauk. dumka. 180 p.
[БАЧУРИНА Г.Ф., МЕЛЬНИЧУК В.М. (1988). Флора мохів Української РСР. Вип. 2. Київ: Наук. думка. 180 с.]
- BACHURINA H.F., MELNYCHUK V.M. (1989). Flora mokhiv Ukrainiskoi RSR. Vyp. 3. Kyiv: Nauk. dumka. 176 p.
[БАЧУРИНА Г.Ф., МЕЛЬНИЧУК В.М. (1989). Флора мохів Української РСР. Вип. 3. Київ: Наук. думка. 176 с.]
- BACHURINA H.F., MELNYCHUK V.M. (2003). Flora mokhiv Ukraini. Vyp. 4. Kyiv: Akademperiodyka. 256 p.
[БАЧУРИНА Г.Ф., МЕЛЬНИЧУК В.М. (2003). Флора мохів України. Вип. 4. Київ: Академперіодика. 256 с.]
- BARUKOV A.A. (2013). K voprosu ob okhrane mokhoobraznykh v Kharkovskoi oblasti: teoriia i praktika. *Aktualniie problemi izucheniia i sokhraneniia phyto- i mycobioti*: sb. st. II mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (Minsk, 12-14 Nov. 2013). Minsk: BSU. 181-183. [БАРСУКОВ А.А. (2013). К вопросу об охране мохообразных в Харьковской области: теория и практика *Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты*: сб. ст. II-й междунар. науч.-практ. конф. (Минск, 12-14 ноября 2013 г.) Минск: Изд. центр БГУ. 181-183]
- BARUKOV O.O. (2014). Mokhopodibni zabolocheniikh mistsezrostan Kharkivshchini. *VI Botanichni chitannia pam'jati Y.K. Pachoskogo*. Zb. tez dopovidei mizhnar. konferentsii (Kherson, 19-22.05.2014). Kherson: Ailant. 22-23. [БАРСУКОВ О.О. (2014). Мохоподібні заболочених місцезростань Харківщини *VI Ботанічні читання пам'яті Й.К. Пачоського*. Зб. тез доповідей міжнар. наукової конференції (Херсон, 19-22.05.2014). Херсон: Айлант. 22-23]
- BISANG I., HEDENÄS L. (2000). How do we select bryophyte species for conservation, and how should we conserve them? *Lindbergia*, **25**: 62-77.
- BOIKO M.F. (1999). The analysis of the steppe zone bryoflora of Europe. Kyiv: Phytosociocentre. 180 p.
- BOIKO M.F. (2008). A Checklist of Bryobionta of Ukraine. Kherson: Ailant. 232 p.
- BOIKO M.F. (2010). Red list of Bryobionta of Ukraine. Kherson: Ailant. 94 p.
- BOIKO M.F. (2014) *Chornomors'k. bot. zh.*, **10** (3): 287-304. [Бойко М.Ф. (2014) Матеріали до Червоної книги України (Marchantiophyta). *Чорноморськ. бот. ж.*, **10** (3): 287-304]
- CALLAGHAN D.A., ASHTON P.A. (2008). Attributes of rarity in a regional bryophyte assemblage. *Journ. Bryol.* **30**: 101-107.
- CALLAGHAN D.A., ASHTON P.A. (2009). Rarity and site selection for bryophyte conservation. *Biodivers. Conserv.*, **18**: 1259-1272.

- CLEAVITT N.L. (2005). Patterns, Hypotheses and Processes in the Biology of Rare Bryophytes. *The Bryologist*, **108** (4): 554-566.
- DAVIES C.E., MOSS D., HILL M.O. EUNIS (2004). Habitat Classification Revised 2004. Report to the European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity. Paris: European Environment Agency. 307 p.
- DERZHAVNA STRATEGIIA regionalnogo rozvitku na period do 2020 roku. Zatverdzheno postanovoіu Kabinetu Ministriv Ukraini vid 6.8.2014 № 385. 250 p. [ДЕРЖАВНА СТРАТЕГІЯ регіонального розвитку на період до 2020 року. Затверджено постановою Кабінету Міністрів України від 6 серпня 2014 р. № 385. 250 с.]
- DIDUKH Y.P., FITSAILO T.V., KOROTCHENKO I.A. et al (2011). Biotopes of Forest and Forest-Steppe zones of Ukraine. Kyiv: LLC MACROS. 288 p.
- DIERBEN K. (2001). Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. Berlin – Stuttgart: Gebrüder Borntraeger. 289 p.
- DRULIOVA I.V., VELIKODNA V.N. (1989). K bryoflore okrestnostei biostantsii Kharkovskogo gosudarstvennogo universiteta. *Vestnik KhGU. Ser. Botanika*, **330**: 14-17. [ДРУЛЁВА И.В., ВЕЛИКОДНА В.Н. (1989). К бриофлоре окрестностей биостанции Харьковского государственного университета. *Вестн. ХГУ. Сер. Ботаника*, **330**: 14-17]
- DURING H.J. (1979). Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia*, **5**: 2-18.
- FOMIN A.V. (1924). *Visn. Kyivskogo botanich. sadu*, **1**: 37-40. [ФОМИН А.В. (1924). Торфяные мхи Харьковской губернии. *Вісн. Київського ботаніч. саду*, **1**: 37-40]
- GAPON S.V. (1998). Konspekt brioflory Livoberezhnogo Lisostepu Ukrainy. *Dep. In SSTL of Ukraine 04.01.98. №2*. 37 p. [ГАПОН С.В. (1998). Конспект бриофлори Лівобережного Лісостепу України. *Деп. В ДНТБ України 04.01.98. №2*. Ук. 98. – 37 с.]
- GLIME, J.M. (2013). Adaptive Strategies: Growth and Life Forms. Chapt. 4-5. In Glime, J.M. Bryophyte Ecology. Vol. 1. Physiological Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Last updated 15.08.2013 and available at <www.bryocol.mtu.edu>.
- HEDENÄS L. (1996). How do we select species for conservation? *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.*, **67** (1): 129-145.
- HEINLEN E.R., VITT D.H. (2003). Patterns of Rarity in Mosses of the Okanogan Highlands of Washington State: An Emerging Coarse Filter Approach to Rare Moss Conservation. *The Bryologist*, **106** (1): 34-52.
- IGNATOV M.S., IGNATOVA E.A. (2003). Moss flora of the Middle European Russia. Vol. 1: *Sphagnaceae – Hedwigiaceae*. Moscow: KMK Scient. Press Ltd. 1-608.
- IGNATOV M.S., IGNATOVA E.A. (2004). Moss flora of the Middle European Russia. Vol. 2: *Fontinalaceae – Amblystegiaceae*. Moscow: KMK Scient. Press Ltd. 609-944.
- KATS N.YA. (1924). *Zhurn. Russk. botanich. o-va*, **9**: 69-74. [КАЦ Н.Я. (1924). *Sphagnaceae* Харьковской губ. *Журн. Русск. бот. о-ва*, **9**: 69-74]
- KHMELEV K.F., POPOVA N.N. (1988) Flora mokhoobraznikh basseina Srednego Dona. Voronezh: VSU. 168 p. [ХМЕЛЕВ К.Ф., ПОПОВА Н.Н. (1988). Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. Воронеж: Изд-во ВГУ. 168 с.]
- KLIMOV O.V., FILATOVA O.V., NADTOCHII G.S. et al. (2008). Ekologichna meretzha Kharkivskoi oblasti. Kharkiv, 2008. 168 p. [КЛИМОВ О.В., ФИЛАТОВА О.В., НАДТОЧИЙ Г.С. та ін. (2008). Екологічна мережа Харківської області. Харків. 168 с.]
- KLIMOV O.V., VOVK O.G., FILATOVA O.V. et al. (2005). Prirodno-zapovidnii fond Kharkivskoi oblasti: Dividnik. Kharkiv: Raider. 304 p. [КЛИМОВ О.В., ВОВК О.Г., ФИЛАТОВА О.В. та ін. (2005). Природно-заповідний фонд Харківської області: Довідник Харків: Райдер. 304 с.]
- LAKIN G.F. (1990). Biometriia. Moskva: Visshaia shkola. 352 p. [ЛАКИН Г.Ф. (1990). Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.]
- LAVRENKO E.M. (1973). Boreal vegetation of the Limanskaya group of swamps and lakes in the valley of Sredny Donets river. *Problems of biogeocenology, geobotany and plant geography*. Leningrad: Nauka. 125-155.
- LEONTIEV D.V. (2008). Floristicheskii analiz v mikologii: uchebnik dlia studentov visshikh uchebnykh zavedenii. Kharkov: PP "Ranok-NT". 110 p. [ЛЕОНТЬЕВ Д.В. (2008). Флористический анализ в микологии: учебник для студентов высших учебных заведений. Харьков: ПП "Ранок-НТ". 110 с.]
- LONGTON R.E. (1992). Reproduction and rarity in British mosses. *Biol. Conserv.*, **59**: 89-98.
- LONGTON R.E., HEDDERSON T.A. (2000). What are rare species and why conserve them? *Lindbergia*, **25**: 53-61.
- MAMATKULOV U.K., BAITULIN I.O., NESTEROVA S.G. (1998). Mokhoobraznie Srednei Azii i Kazakhstana. Almati. In-t botaniki i fitointroduksii MN-AN RK. 232 p. [МАМАТКУЛОВ У.К., БАЙТУЛИН И.О., НЕСТЕРОВА С.Г. (1998). Мохообразные Средней Азии и Казахстана. Алматы: Ин-т ботаники и фитоинтродукции МН-АН РК. 232 с.]
- POTEMKIN A.D., SOFRONOVA E.V. (2009). Liverworts and hornworts of Russia. Vol. 1. Saint-Petersburg – Yakutsk: Boston-Spectr. 368 p.
- RED DATA BOOK of European Bryophytes. (1995). Trondheim. 291 p.

- RED DATA BOOK OF UKRAINE. Vegetable Kingdom. (2009). Kyiv: Globalconsulting. 900 p.
- SÉRGIO C., ARAÚJO M., DRAPER D. (2000). Portuguese bryophyte diversity and priority areas for conservation. *Lindbergia*, **25**: 116-123.
- VANDERPOORTEN A., SOTIAUX A., ENGELS P. (2005). A GIS-based survey for the conservation of bryophytes at the landscape scale. *Biol. Conserv.*, **121**: 189-194.
- VITT D.H., BELLAND R.J. (1997). Attributes of Rarity Among Alberta Mosses: Patterns and Prediction of Species Diversity. *The Bryologist*, **100** (1): 1-12.
- ZEROV D.K. (1964). Flora pechinochnykh i sfahnovykh mokhiv Ukrainy. Kyiv: Nauk. dumka. 357 p. [ЗЕРОВ Д.К. (1964). Флора печіночних і сфагнових мохів України. Київ: Наук. думка. 357 с.]

Рекомендує до друку
М.Ф. Бойко

Отримано 20.10.2014

Адреса автора:

О.О. Барсуков
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАНУ
Відділ ліхенології та бріології
вул. Терещенківська, 2, МСП-1
01601, м. Київ
Україна
e-mail: narak-zempo@yandex.ru

Author's address:

O.O. Barsukov
M.G. Kholodny Institute of Botany NASU Department
of Lichenology and Bryology
2, Tereshchenkivska str.
01601, Kyiv
Ukraine
e-mail: narak-zempo@yandex.ru