

Інцертофіли – домінуючий тип екохемоморф мохоподібних степової зони України

Михайло Федосійович Бойко

Бойко М.Ф., 2010: **Інцертофіли – домінуючий тип екохемоморф мохоподібних степової зони України.** *Чорноморськ. бот. ж.*, Т.6, № 4: 417-427.

У статті підведено підсумок 20-річного вивчення інцертофілів, домінуючого типу екохемоморф мохоподібних степової зони України. У бріофлорі за відношенням мохоподібних до хімізму субстрату відмічено 8 екохеморф, а саме: інцертофіли, кальцефіли, ацидофіли, кальцефоби, кремнефіли, галофіти, еврифіли (індиференти) та нітрофіли. Домінують *інцертофіли* (лат. *інцертус (incertus)* – неясний, невизначений) – 171 вид, 54,6% видового складу. Інцертофіли – це види, які віддають перевагу субстратам з нечітко вираженими властивостями хімічного складу, в яких не проявляється дія однієї якоїсь зі складових хімічного складу, не проявляють чіткої залежності від характеру хімізму субстрату. Якщо субстрат проявляє певні чіткі властивості хімічного складу, то на таких субстратах ці види не зростають. До родів, що містять найбільше інцертофілів, відносяться: *Sciurohypnum* – 100,0 %, *Amblystegium* – 80,0 %, *Orthotrichum* – 78,57 %, *Bryum* – 77,7 %, *Brachythecium* – 75,0% та ін. Більшість провідних родин бріофлори степової зони мають дуже високий показник інцертофільності. Найвищий рівень інцертофільності мають родини *Orthotrichaceae* – 78,5 %, *Bryaceae* та *Brachytheciaceae* – по 75,0 %, *Ditrichaceae* – 71,42 %, *Amblystegiaceae* – 64,7 %, *Hypnaceae* – 64,28 %, *Funariaceae* – 62,5 % та ін.

Ключові слова: інцертофіли, екохемоморфи, степова зона України

BOIKO M.F., 2010: **The bryophytes with uncertain substrate ecology are common in the steppe zone of Ukraine.** *Chornomors'k. bot. z.*, Vol. 6, № 4: 417-427.

The results of the 20-years investigation of the bryophytes with uncertain substrate ecology in the steppe zone of Ukraine are summarized. Based on the response to substrate chemistry, studied bryophytes are divided into 7 ecotype classes: calciphilous, acidophilous, calcifugous, siliciphilous, halophilous, nitrophilous and indifferent. The bryophytes with uncertain substrate ecology (we call them "incertophytes" from the Latin "incertus" - not clear, uncertain) are abundant in the steppe zone of Ukraine: 171 species = 54,6 % of the species composition. Incertophytes are absent from the substrates with clear tendencies in chemistry (e.g. strongly calcareous or strongly acidic). Genera, which include lots of incertophytes, are: *Sciurohypnum* – 100,0%, *Amblystegium* - 80.0 %, *Orthotrichum* – 78,57 %, *Bryum* – 77,7 % and *Brachythecium* – 75,0%. All of the leading families of bryophytes in the steppe zone contain number of incertophytes: *Orthotrichaceae* – 78,5 %, *Bryaceae* and *Brachytheciaceae* - both 75.0 %, *Ditrichaceae* – 71,42 %, *Amblystegiaceae* - 64,7 %, *Hypnaceae* – 64,28 %, *Funariaceae* – 62,5 %.

Key words: incertophytes, ecotype, mosses, steppe zone of Ukraine, substrate ecology

Бойко М.Ф., 2010: **Инцертофилы – доминирующий тип экохемоморф мохообразных степной зоны Украины.** *Черноморск. бот. ж.*, Т. 6, № 4: 417-427.

В статье подведены итоги 20-летнего изучения инцертофилов, доминирующего типа экохемоморф мохообразных степной зоны Украины. В бриофлоре по отношению мохообразных к химизму субстрата отмечено 8 экохемоморф: инцертофилы, кальцефилы, ацидофилы, кальцефобы, кремнефилы, галофиты, еврифилы (индиференты) и нитрофилы. Доминируют *инцертофилы* (лат. *инцертус (incertus)* – неясный, неопределенный) – 171 вид, 54,6% видового состава. Инцертофилы – это

виды, которые отдают преимущество субстратам с нечетко выраженными свойствами химического состава, в которых не проявляется действие какой-либо одной из составляющих химического состава, не проявляются четкой зависимости от характера химизма субстрата. Если субстрат проявляет определенные четкие свойства химического состава, то на таких субстратах эти виды не произрастают. К родам, которые содержат наиболее инцертотфилов, относятся: *Sciurohypnum* – 100,0 %, *Amblystegium* – 80,0 %, *Orthotrichum* – 78,57 %, *Bryum* – 77,7 %, *Brachythecium* – 75,0% и др. Большинство ведущих семейств бриофлоры степной зоны имеют очень высокий показатель инцертотфильности. Наивысший уровень инцертотфильности имеют семейства *Orthotrichaceae* – 78,5 %, *Bryaceae* и *Brachytheciaceae* – по 75,0 %, *Ditrichaceae* – 71,42 %, *Amblystegiaceae* – 64,7 %, *Hypnaceae* – 64,28 %, *Funariaceae* – 62,5 % и др.

Ключевые слова: инцертотфили, екохемоморфы, степная зона Украины

Для характеристики мохоподібних різних екоотопів використовуються особливості їх відношення до хімізму субстрату, на якому вони зростають, адже давно показано, що поширення мохоподібних тісно пов'язане з наявністю тих чи інших хімічних речовин в складі природних субстратів: ґрунти різноманітних типів, кам'янисті відслонення різних гірських порід та прошарків гумусу на них, кора дерев та чагарників різних видів, деревина, гнила деревина та пеньки, листки дерев, залишки тварин та їх виділень, вода боліт та водоймищ тощо, а також різних субстратів антропогенного походження.

Питання відношення різних видів мохоподібних до хімічного складу субстрату, на якому вони зростають, тобто до якого вони адаптувалися, до наявності у ньому різних хімічних сполук, реакції видів на різні компоненти, питання екологічної класифікації, визначення екологічної амплітуди видів мохоподібних, складання відповідних екологічних шкал та розробка екоіндексів висвітлюються у низці праць бріологів [Бойко, 1992, 1997 а, б, 1999; DÜLL, 1991; DÜRING, 1992; DIERSSEN, 2001; STEBEL, 2006; FUDALI, 2008 та ін.].

При дослідженні мохоподібних в степовій зоні України ми використовували не прямий метод визначення хімічного складу речовин в субстратах, а опосередкований, тобто за допомогою відомих індикаторних видів рослин, характеристиками субстратів, даних інших дослідників та за матеріалами суміжних з біологією наук.

При віднесенні виду до певної групи перевага віддавалась більш явній його екохарактеристиці. Треба враховувати, що багато видів мохоподібних не можна з достовірністю віднести до якоїсь певної з запропонованих груп. Наприклад, *Atrichum angustatum* (* автори біномів подані у табл. 2 за Чеклістом мохоподібних України [Бойко, 2008]) є кальцефобним видом, зростає на вологому піскуватому і глинистому ґрунті в лісах – широколистяних та мішаних, але лише на безвапнистих ґрунтах [Бачуріна, Мельничук, 1987; Бойко, 2009], на субстратах від нейтрального значення рН до кислого, в останньому випадку рН досягає значень від 4,3 і до 4,8 [STEBEL, 2006], за Р. Дюлом [DÜLL, 1991] з рН між 3 і 5. Тобто, вид зростає на безвапнистих субстратах, але на кислих з переходом до майже нейтральних значень рН. З цього можна зробити висновок, що в першу чергу основна характеристика *A. angustatum* є його кальцефобність, а не ацидофільність, оскільки він може зростати і на субстратах з близькими до нейтральних значеннями. Отже він віднесений нами до групи кальцефобів (Кфб) (табл. 2).

В результаті досліджень було виявлено, що до складу бріофлоры степової зони входять види, що є представниками 8 типів екогруп за відношенням мохоподібних до хімізму субстрату, тобто 8 екохеморф, а саме: інцертотфили, кальцефили, ацидофили, кальцефоби, кремнефили, галофити, еврифити (індиференти) та нітрофили (табл. 1, 2).

Як і в раніше досліджених нами бріофлорах степової зони Східно-Європейської рівнини та Передкавказзя, степової зони Європи, бріофлори узбережжя Чорного і Азовського морів [БОЙКО, 1992, 1999], більше половини видового складу мохоподібних віддають перевагу субстратам з нечітко вираженими властивостями хімічного складу (табл. 1). Вони характеризуються евритопністю, зустрічаються на різноманітних субстратах, не прив'язані жорстко до певного типу субстрату, до особливостей екоотопу і ценозу. Ці види не проявляють чіткої залежності від характеру хімізму субстрату, віддають перевагу екоотопам, в яких не проявляється дія однієї якоїсь зі складових хімічного складу субстрату. Такі види нами [БОЙКО, 1992] було запропоновано називати *інцертофілами* (або інцертофітами) (від латинського *інцертус* (*incertus*) – неясний, невизначений). Якщо субстрат проявляє певні чіткі властивості хімічного складу, то на таких субстратах ці види не зростають. Інцертофільність, як показують дослідження, є поширеним явищем. Вона є однією з ознак властивих не тільки мохоподібним степової зони, але й наприклад, урбанофільним епіфітним мохам м. Львова [МАМЧУР, 2010], мохоподібним Степового Криму [ЗАГОРОДНЮК, 2011] та ін.

Крім мохоподібних, такі види, причому у значній кількості, є і серед інших груп органічного світу, особливо серед тих, що відзначаються освоєнням багатьох різноманітних субстратів. Наприклад, інцертофіли переважають серед степових лишайників півдня України [ХОДОСОВЦЕВ, 1999]. Можна з великою певністю прогнозувати, що група екохемоморф інцертофілів є і серед інших відділів рослинного світу, серед водоростей, покритонасінних тощо. Очевидно в цьому напрямку ще не проводилися детальні дослідження.

Інцертофіли – це не індиферентні види, не евріфіли, які можуть зростати на будь-яких субстратах в будь-яких умовах. Адже, індиферентні види не реагують на хімічні особливості субстрату, можуть зростати в екстремальних умовах за будь-яким чинником, можуть бути зустрінуті в крайніх умовах, причому на субстратах з чітко вираженими хімічними властивостями, наприклад, в дуже кислому, чи в дуже лужному середовищі, в місцях зі значною концентрацією солей в субстраті [БОЙКО, 1997 а, б, в]. Інцертофіли не обов'язково нейтрофіли, за значенням рН вони можуть бути зсунуті і в бік ацидофільності, і в бік базифільності. Але якихось чітких закономірностей в цьому плані не проявляють.

В результаті проведених нами досліджень виявлено, що в екологічній структурі бріофлори степової зони України, серед екохемоморф за відношенням до хімізму субстрату переважають саме інцертофіли. З 314 видів, відомих нині у бріофлорі степової зони України [БОЙКО, 2009, 2010], їх нараховується 171 вид, що складає 54,7% видового складу мохоподібних. У відділі Marchantiophyta їх дещо менше, лише трохи більше третини видового складу печіночників, а саме – 36,36 %. Серед видів відділу Bryophyta їх значно більше – 58,67 %, що вказує на значно кращу пристосованість останніх до умов середовища з різноманітними, відносно хімічного складу, субстратами. Якщо охарактеризувати участь інцертофілів у різних типах ценозів, то вони переважають у лісовому типі рослинності, в степових ценозах їх менше. До родів, що містять найбільше інцертофілів, відносяться такі роди, як *Sciurohypnum* – 100,0 %, *Amblystegium* – 80,0 %, *Orthotrichum* – 78,57 %, *Bryum* – 77,7 %, *Brachythecium* – 75,0% та ін.

Найвищий рівень інцертофільності мають родини Orthotrichaceae – 78,5 %, Bryaceae та Brachytheciaceae – по 75,0 %, Ditrichaceae – 71,42 %, Amblystegiaceae – 64,7 %, Hurnaceae – 64,28 %, Funariaceae – 62,5 % та ін. Отже, більшість провідних родин бріофлори степової зони мають дуже високий показник інцертофільності.

Спектр типів екохемоморф мохоподібних степової зони України

Table 1

The range of ecotypes of the mosses of Ukraine's steppe zone

№ п/п	Екохемоморфи	Кількість видів	%
1	Інцертофіли (Інц)	171	54,7
2	Кальцефіли (Кцф)	70	22,3
3	Ацидофіли (Ацдф)	39	12,3
4	Кальцефоби (Кфб)	16	5,0
5	Силіціофіли (Слк)	9	2,8
6	Галофіли (Гал)	4	1,3
7	Еврифіли (Індиференти) (Індф)	3	1,0
8	Нітрофіли (Нтф)	2	0,6
	Всього:	314	100,0

На території степової зони є багато відслонень гірських порід, що містять у своєму складі солі Кальцію: крейда, мергелі, вапняки, доломіти, та є багато вапнистих ґрунтів різних типів. Тому тут у бріюфлорі значна участь видів такої екохемоморфи, як кальцефіли. Ці види поширені на субстратах, що мають лужну реакцію. Такі види мохів ще називають групою базифілів. Їх нараховується 70 видів, що складає 22,3% видового складу мохоподібних. Це представники родів *Tortula*, *Encalypta*, *Pterygoneurum*, *Didymodon* та ін. Високою кальцефільністю відзначаються родини Encalyptaceae та Pottiaceae. В родині Encalyptaceae кальцефільні види складають більшість – 80,0 % видового складу, а в родині Pottiaceae кальцефілів більше половини видів – 57,14%. Серед кальцефілів багато видів з диз'юнктивними ареалами, є рідкісні та зникаючі: *Encalypta vulgaris*, *E. streptocarpa*, *Syntrichia calcicola*, *S. caninervis*, *S. montana*, *Tortula canescens*, *T. muralis* та багато інших. Є види – релікти давніх міоцено-пліоценових бріюфлор, що вказує на давність кальцефільних субстратів, які брали участь у субстратному забезпеченні зміни видового складу та стимулювали процеси формотворення серед мохоподібних.

Проте є низка видів, які відзначаються вираженою кальцефобністю, тобто ці види зростають на субстратах, які не містять сполук кальцію. Кальцефобів у бріюфлорі степової зони нараховується 16 видів, що складає 5,0 % її видового складу (табл. 2).

На субстратах з кислим середовищем, а саме: сфагнові болітця, кислі ґрунти хвойних лісів, гнила деревина, відслонення гранітів, кварцитів та ін., зростають ацидофільні види, які зустрічаються на субстратах з рН < 7. Їх нараховується 39 видів. Найбільше їх в родинях Sphagnaceae – 87, 5 % та Dicranaceae – 62,5 %.

Виділена також екохемоморфа силіціофілів, що зростають на субстратах, багатих сполуками Силіціюму. До неї відносяться такі види, як *Tortula aestiva*, *Hedwigia ciliata*, *Grimmia laevigata*, *G. ovalis*, *G. muehlenbeckii* та ін.

На засолених ґрунтах зрідка зустрічаються види-галофіли, частіше їх називають галофітами. Їх небагато, всього 4 види, адже загальновідомо [Абрамов, 1969], що більшість мохів не переносять хлоридно-сульфатного засолення. Це – *Riccia cavernosa*, *Entostodon hungaricus*, *Physcomytrium arenicola* та *Brachythecium albicans*. Дуже мало видів відносяться до таких екохемоморф, як індиференти (3 види) та нітрофіли (2 види), ці групи не характерні для степової зони.

Екоморфи бриофітів степової зони України за їх відношенням до хімізму субстрату

Table 2

Ecotypes of the bryophytes in the steppe zone of Ukraine with their relation to the chemistry of substrate

№ п/п	Види	Типи хемоморф (позначення як у табл. 1)
1.	<i>Phaeoceros laevis</i> (L.) Prosc.	Інц
2.	<i>Mannia fragrans</i> (Balbis) Frye & Clark	Кфб
3.	<i>Reboulia hemisphaerica</i> (L.) Raddi.	Кфб
4.	<i>Marchantia polymorpha</i> L.	Нтф
5.	<i>Oxymitra paleacea</i> Bisch. ex Lindenb.	Кфб
6.	<i>R. canaliculata</i> Hoffm.	Кфб
7.	<i>Riccia cavernosa</i> Hoffm.	Гал
8.	<i>R. ciliata</i> Hoffm.	Кфб
9.	<i>R. ciliifera</i> Link ex Lindtnd.	Кфб
10.	<i>R. crystallina</i> L. emend. Raddi	Кфб
11.	<i>R. fluitans</i> emend Lorbeer	Кфб
12.	<i>R. frostii</i> Aust.	Кфб
13.	<i>R. glauca</i> L.	Кфб
14.	<i>R. gougetiana</i> Durieu et Mont.	Кфб
15.	<i>R. lamellosa</i> Raddi	Інц
16.	<i>R. pseudopapillosa</i> Levier ex Steph.	Кфб
17.	<i>R. rhenana</i> Lorbeer	Кфб
18.	<i>R. sorocarpa</i> Bisch.	Кфб
19.	<i>Ricciocarpus natans</i> (L.) Corda	Інц
20.	<i>Fossombronia foveolata</i> Lindb.	Інц
21.	<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dum.	Інц
22.	<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (G. Web.) Vainio	Інц
23.	<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dum	Ацдф
24.	<i>L. heterophylla</i> (Schrad.) Dum.	Ацдф
25.	<i>L. minor</i> Nees	Інц
26.	<i>Cephaloziella divaricata</i> (Sm.) Schiffn.	Інц
27.	<i>Barbilophozia barbata</i> (Schmid.) ex Schreb.) Loeske	Інц
28.	<i>Gymnocolea inflata</i> (Huds.) Dumort.	Інц
29.	<i>Lophozia badensis</i> (Gottsche) Schiffn.	Кцф
30.	<i>Lophozia excisa</i> (Dicks.) Dum.	Кфб
31.	<i>Porella platyphylla</i> (L.) Pfeiff.	Інц
32.	<i>Frullania dilatata</i> (L.) Dum.	Ацдф
33.	<i>Radula complanata</i> (L.) Dum.	Інц
34.	<i>S. capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	Ацдф
35.	<i>S. centrale</i> C. Jens.	Ацдф
36.	<i>S. contortum</i> K.F.Schultz.	Ацдф
37.	<i>S. cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.	Ацдф
38.	<i>S. fallax</i> (Klinggr.) Klinggr.	Ацдф
39.	<i>S. fimbriatum</i> Wils.	Ацдф
40.	<i>S. flexuosum</i> Dozy et Molk.	Ацдф
41.	<i>S. fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.	Ацдф
42.	<i>S. magellanicum</i> Brid.	Ацдф
43.	<i>S. obtusum</i> Warnst.	Ацдф
44.	<i>S. palustre</i> L.	Інц
45.	<i>Sphagnum papillosum</i> Lindb.	Інц
46.	<i>S. squarrosum</i> Crome.	Ацдф
47.	<i>S. subsecundum</i> Nees	Ацдф
48.	<i>S. teres</i> (Schimp.) Angstr.	Ацдф
49.	<i>S. warnstorffii</i> Russ.	Ацдф
50.	<i>Atrichum angustatum</i> (Brid.) Bruch & Schimp.	Кфб

Продовження табл. 2

51.	<i>A. tenellum</i> (Röhl.) Bruch & Schimp.	Ацдф
52.	<i>A. undulatum</i> (Hedw.) P.Beauv.	Ацдф
53.	<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P.Beauv.	Ацдф
54.	<i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G. Sm.	Ацдф
55.	<i>P. longisetum</i> (Sw. ex Brid.) G. Sm.	Ацдф
56.	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	Ацдф
57.	<i>P. juniperinum</i> Hedw.	Інц
58.	<i>P. perigoniale</i> Michx.	Ацдф
59.	<i>P. piliferum</i> Hedw.	Інц
60.	<i>P. strictum</i> Brid.	Ацдф
61.	<i>Encalypta mutica</i> I. Hagen	Кцф
62.	<i>E. rhaptocarpa</i> Schwaegr.	Кцф
63.	<i>E. spathulata</i> C.Müll.	Інц
64.	<i>E. streptocarpa</i> Hedw.	Кцф
65.	<i>E. vulgaris</i> Hedw.	Кцф
66.	<i>Entostodon fascicularis</i> (Hedw.) Müll. Hal.	Інц
67.	<i>E. hungaricus</i> (Bortos) Loeske	Гал
68.	<i>E. muhlenbergii</i> (Turn.) Fife	Кцф
69.	<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.	Нтф
70.	<i>Physcomytriella patens</i> (Hedw.) Bruch&Schimp.	Інц
71.	<i>P. arenicola</i> Lazar.	Гал
72.	<i>P. eury stomum</i> Sendt.	Інц
73.	<i>Physcomytrium pyriforme</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	Інц
74.	<i>Grimmia anodon</i> Bruch et Sschimp.	Кцф
75.	<i>G. crinita</i> Brid.	Кцф
76.	<i>G. laevigata</i> (Brid.)Brid.	Слк
77.	<i>G. muehlenbeckii</i> Schimp.	Слк
78.	<i>G. ovalis</i> (Hedw.)Lindb.	Слк
79.	<i>G. plagiopodia</i> Hedw.	Слк
80.	<i>G. pulvinata</i> (Hedw.) Sm.	Інц
81.	<i>G. tetrgestina</i> Tomm. Ex Bruch & Schimp.	Кцф
82.	<i>G. trichophylla</i> Grev.	Слк
83.	<i>Rhacomytrium canescens</i> (Hedw.) Brid.	Інц
84.	<i>Schistidium apocarpum</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	Інц
85.	<i>S. brunnescens</i> Limpr.	Кцф
86.	<i>S. confertum</i> (Funck) Bruch & Schimp.	Інц
87.	<i>S. strictum</i> (Turn.) Loeske	Інц
88.	<i>Seligeria calcarea</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	Кцф
89.	<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	Інц
90.	<i>F. crassipes</i> Wils. ex Bruch & Schimp.	Інц
91.	<i>F. crispus</i> Mont.	Кцф
92.	<i>F. dubius</i> P.Beauv.	Кцф
93.	<i>F. taxifolius</i> Hedw.	Інц
94.	<i>F. viridulus</i> (Sw.) Wahlenb.	Кцф
95.	<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	Інц
96.	<i>Ditrichum heteromallum</i> (Hedw.) Britton	Ацдф
97.	<i>Ditrichum pusillum</i> (Hedw.) Hampe	Ацдф
98.	<i>Pleuridium acuminatum</i> Lindb.	Інц
99.	<i>P. subulatum</i> (Hedw.) Rabenh.	Інц
100.	<i>Pseudephemerum nitidum</i> (Hedw.) Reim.	Інц
101.	<i>Trichodon cylindricum</i> (Hedw.) Schimp.	Інц
102.	<i>Dicranoweissia cirrata</i> (Hedw.)Lindb. ex Milde	Інц
103.	<i>Schistostega pennata</i> (Hedw.) Web.& Mohr	Інц
104.	<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.	Кцф
105.	<i>D. varia</i> (Hedw.) Schimp.	Ацдф
106.	<i>Dicranum bonjeanii</i> De Not.	Інц
107.	<i>D. fuscescens</i> Sm.	Інц
108.	<i>D. montanum</i> Hedw.	Ацдф

109.	<i>D. polysetum</i> Sw.	Ацдф
110.	<i>D. scoparium</i> Hedw.	Ацдф
111.	<i>D. tauricum</i> Sap.	Ацдф
112.	<i>Leucobryum glaucum</i> (Hedw.) Angstr.	Ацдф
113.	<i>Eucladium verticillatum</i> (Brid.) Bruch & Schimp.	Кцф
114.	<i>Pleurochaete squarrosa</i> (Brid.) Lindb.	Інц
115.	<i>Tortella humilis</i> (Hedw.) Jenn.	Кцф
116.	<i>T. inclinata</i> (Hedw.) Limpr.	Інц
117.	<i>T. tortuosa</i> (Turn.) Limpr.	Кцф
118.	<i>Trichostomum crispulum</i> Bruch	Кцф
119.	<i>T. viridulum</i> Bruch	Інц
120.	<i>Weissia brachycarpa</i> (Nees et Hornsch.) Jur.	Інц
121.	<i>W. condensa</i> (Voit.) Lindb.	Кцф
122.	<i>W. levieri</i> (Limp.) Kindb	Кцф
123.	<i>W. longifolia</i> Mitt.	Кцф
124.	<i>Acaulon muticum</i> (Hedw.) H.Müll.	Кцф
125.	<i>A. triquetrum</i> (Spruce) H. Müll	Інц
126.	<i>Aloina ambigua</i> (Bruch & Schimp) Limpr.	Кцф
127.	<i>A. rigida</i> (Hedw.) Limpr.	Кцф
128.	<i>Barbula convoluta</i> Hedw.	Кцф
129.	<i>B. unguiculata</i> Hedw.	Індф
130.	<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) Chen	Кцф
131.	<i>Cinclidotus fontinaloides</i> (Hedw.) P.Beauv.	Інц
132.	<i>Crossidium squamiferum</i> (Viv.) Jur.	Кцф
133.	<i>Didymodon acutus</i> (Brid.) K. Saito	Інц
134.	<i>D. fallax</i> (Hedw.) Zander	Кцф
135.	<i>D. insulans</i> (De Not) M.Hill.	Інц
136.	<i>D.rigidulus</i> Hedw.	Кцф
137.	<i>D. sinuosus</i> (Mitt.) Delogne	Кцф
138.	<i>D. spadiceus</i> (Mitt.)Limpr.	Кцф
139.	<i>D. tophaceus</i> (Brid.) Lisa	Кцф
140.	<i>D.vinealis</i> (Brid.) Zander	Інц
141.	<i>Microbryum curvicollum</i> (Hedw.) Zander	Інц
142.	<i>M. davallianum</i> (Sm.) Zander	Кцф
143.	<i>Phascum cuspidatum</i> Hedw.	Інц
144.	<i>Ph. piliferum</i> Hedw.	Інц
145.	<i>Protobryum bryoides</i> (Dicks.) J.Guerra & M.J.Cano	Інц
146.	<i>Pseudocrossidium hornschuchianum</i> (Schultz) Zander	Інц
147.	<i>P. revolutum</i> (Brid.) Zander	Кцф
148.	<i>Pterygoneurum crossidioides</i> W. Frey, Hernst. & Kürschner	Інц
149.	<i>P. kozlovii</i> Lazar.	Кцф
150.	<i>P. ovatum</i> (Hedw.) Dix.	Кцф
151.	<i>P. subsessile</i> (Brid.) Jur.	Кцф
152.	<i>Syntrichia calcicola</i> J.J. Amman	Кцф
153.	<i>S. caninervis</i> Mitt.	Кцф
154.	<i>S. handelii</i> (Schiffn.) S.Agnew & Vondr.	Інц
155.	<i>S. montana</i> Neres.	Кцф
156.	<i>S. papillosa</i> (Wils.) Jur.	Інц
157.	<i>S. ruraliformis</i> (Besch.) Cardot	Інц
158.	<i>S. ruralis</i> (Hedw.) F.Weber & Mohr	Інц
159.	<i>S. virescens</i> (De Not) Ochyra	Інц
160.	<i>Tortula aestiva</i> (Schultz) P.Beauv.	Слк
161.	<i>T. canescens</i> Mont.	Кцф
162.	<i>T. hoppeana</i> (Schultz) Ochyra	Кцф
163.	<i>T. lanceola</i> Zander	Кцф
164.	<i>T. modica</i> Zander	Кцф
165.	<i>T. mucronifolia</i> Schwaegr.	Кцф
166.	<i>T. muralis</i> Hedw.	Кцф

Продовження табл. 2

167.	<i>T. subulata</i> Hedw.	Інц
168.	<i>T. truncata</i> (Hedw.) Mitt.	Інц
169.	<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wils.	Інц
170.	<i>Orthotrichum affine</i> Schrad. ex Brid.	Інц
171.	<i>O. anomalum</i> Hedw.	Інц
172.	<i>O. cupulatum</i> Hoffm. ex Brid.	Кцф
173.	<i>O. diaphanum</i> Schrad. ex Brid.	Кцф
174.	<i>O. gymnostomum</i> Bruch ex Brid.	Інц
175.	<i>O. lyellii</i> Hook. & Tayl.	Інц
176.	<i>O. obtusifolium</i> Brid.	Інц
177.	<i>O. pallens</i> Bruch ex Brid.	Інц
178.	<i>O. patens</i> Bruch ex Brid.	Інц
179.	<i>O. pumilum</i> Sw.	Інц
180.	<i>O. rupestre</i> Schleich. ex Schwaegr.	Слж
181.	<i>O. schimperi</i> Hammar.	Інц
182.	<i>O. speciosum</i> Nees	Інц
183.	<i>O. striatum</i> Hedw.	Інц
184.	<i>Hedwigia ciliata</i> (Hedw.) P.Beauv.	Слж
185.	<i>Bartramia ithyphylla</i> Brid.	Інц
186.	<i>Philonotis fontana</i> (Hedw.) Brid.	Інц
187.	<i>Brym algovicum</i> Sendtn. ex C.Müll.	Кцф
188.	<i>B. pallens</i> Sw.	Інц
189.	<i>B. alpinum</i> Huds. ex With.	Інц
190.	<i>B. archangelicum</i> Bruch & Schimp.	Інц
191.	<i>B. argentemum</i> Hedw.	Інц
192.	<i>B. badium</i> (Brid.) Schimp.	Інц
193.	<i>B. caespiticium</i> Hedw.	Індф
194.	<i>B. capillare</i> Hedw.	Інц
195.	<i>B. creberrimum</i> Taylor.	Інц
196.	<i>B. dichotomum</i> Hedw.	Інц
197.	<i>B. elegans</i> Nees	Кцф
198.	<i>B. funckii</i> Schwaegr.	Кцф
199.	<i>B. intermedium</i> (Brid.) Blandow	Кцф
200.	<i>B. klinggreiffii</i> Schimp.	Інц
201.	<i>B. kunzei</i> Hornsch.	Інц
202.	<i>B. lanatum</i> (P.Beauv.) Brid.	Інц
203.	<i>B. moravicum</i> Podp.	Інц
204.	<i>B. pallens</i> Sw.	Інц
205.	<i>B. pallescens</i> Schleich. ex Schleich.	Інц
206.	<i>B. pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., Meyer & Scherb.	Кцф
207.	<i>B. rubens</i> Mitt.	Інц
208.	<i>B. ruderale</i> Crundw. & Nyh.	Інц
209.	<i>B. subapiculatum</i> Hampe	Інц
210.	<i>B. torquescens</i> Bruch & Schimp.	Інц
211.	<i>B. turbinatum</i> (Hedw.) Turn.	Інц
212.	<i>B. violaceum</i> Crundw. & Nyh.	Інц
213.	<i>B. weigeli</i> Spreng.	Інц
214.	<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	Ацдф
215.	<i>Pohlia annotina</i> (Hedw.) Lindb.	Інц
216.	<i>P. cruda</i> (Hedw.) Lindb.	Інц
217.	<i>P. nutans</i> (Hedw.) Lindb.	Інц
218.	<i>P. wahlenbergii</i> (F.Weber & Mohr) A.L. Andr.	Інц
219.	<i>Mnium marginatum</i> (Dicks.) P.Beauv.	Кцф
220.	<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.Kop	Інц
221.	<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.Kop.	Ацдф
222.	<i>P. cuspidatum</i> (Hedw.) T.Kop.	Ацдф
223.	<i>P. rostratum</i> (Schrad.) T.Kop.	Кцф
224.	<i>P. undulatum</i> (Hedw.) T.Kop.	Інц

225.	<i>Aulacomnium androgynum</i> (Hedw.) Schwaegr.	Інц
226.	<i>A. arenopaludosum</i> Boiko	Інц
227.	<i>A. palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	Інц
228.	<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	Інц
229.	<i>F. hypnoides</i> C. Hartm.	Інц
230.	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber & Mohr	Індф
231.	<i>Amblystegium confervoides</i> (Brid.) Schimp.	Кцф
232.	<i>A. juratzkanum</i> Schimp.	Інц
233.	<i>A. radicale</i> (P.Beauv.) Schimp.	Інц
234.	<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.	Інц
235.	<i>A. subtile</i> (Hedw.) Schimp.	Інц
236.	<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i> (Brid.) (Brid.) R.S.Chopra	Кцф
237.	<i>Cratoneuron filicinum</i> (Hedw.) Spruce	Кцф
238.	<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	Гал
239.	<i>D. polygamus</i> (Schimp.) Hedenäs	Інц
240.	<i>D. sendtneri</i> (Schimp. ex H.Müll.) Warnst.	Інц
241.	<i>Hygroamblystegium humile</i> (P.Beauv.) Vanderp., Goffinet & Hedenäs	Інц
242.	<i>H. tenax</i> (Hedw.) Jenn.	Інц
243.	<i>H. varium</i> (Hedw.) Mönk.	Інц
244.	<i>Leptodictyum . riparium</i> (Hedw.) Warnst.	Інц
245.	<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	Інц
246.	<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	Ацдф
247.	<i>Warnstorfia fluitans</i> (Hedw.) Loeske	Ацдф
248.	<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.	Інц
249.	<i>Pseudoleskea incurvata</i> (Hedw.) Loeske	Інц
250.	<i>Pseudoleskeella catenulata</i> (Brid. ex Schrad.) Kindb.	Кцф
251.	<i>P. nervosa</i> (Brid.) Nyh.	Інц
252.	<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) Fleisch.	Інц
253.	<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) Jaeg.	Інц
254.	<i>T. recognitum</i> (Hedw.) Lindb.	Інц
255.	<i>Pseudoscleropodium purum</i> (Hedw.) Fleisch.	Інц
256.	<i>Scorpiurium circinatum</i> (Brid.) Fleisch. & Loeske	Інц
257.	<i>Plasteurhynchium striatulum</i> (Spruce) Fleisch.	Кцф
258.	<i>Platyhypnidium riparioides</i> (Hedw.) Dix.	Інц
259.	<i>Rhynchostegium megapolitanum</i> (Blandow ex F.Weber & Mohr) Schimp.	Інц
260.	<i>Rh. murale</i> (Hedw.) Schimp.	Інц
261.	<i>Rhynchostegiella tenella</i> (Dicks.) Limpr.	Кцф
262.	<i>Cirriphyllum crassinervium</i> (Taylor) Loeske & Fleisch.	Інц
263.	<i>Oxyrrynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	Інц
264.	<i>O. speciosum</i> (Brid.) Warnst.	Інц
265.	<i>Kindbergia praelonga</i> (Hedw.) Ochyra	Інц
266.	<i>Sciurohypnum oedipodium</i> (Mitt.) Ignatov & Huttunen Ignatov & Huttunen	Інц
267.	<i>S. populeum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	Інц
268.	<i>S. starkei</i> (Brid.) Ignatov & Huttunen	Інц
269.	<i>Brachythecium albicans</i> (Hedw.) Schimp.	Гал
270.	<i>B. campestre</i> (H.Müll.) Schimp.	Інц
271.	<i>B. glareosum</i> (Bruch ex Spruce) Schimp.	Кцф
272.	<i>B. mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.	Інц
273.	<i>B. rivulare</i> Schimp.	Інц
274.	<i>B. rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.	Інц
275.	<i>B. salebrosum</i> (Hoffm. ex Weber & Mohr) Schimp.	Інц
276.	<i>B. tommasini</i> (Sendt. ex Boulau) Ignatov & Huttunen	Інц
277.	<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i> (Hedw.)	Інц
278.	<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	Інц
279.	<i>Homalothecium aureum</i> (Spruce) Robins.	Кцф

Продовження табл. 2

280.	<i>H. lutescens</i> (Hedw.) Robins	Кцф
281.	<i>H. philippeanum</i> (Spruce) Schimp.	Кцф
282.	<i>H. sericeum</i> (Hedw.) Schimp.	Інц
283.	<i>Callicladium haldanianum</i> (Grev.) Crum	Інц
284.	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske.	Інц
285.	<i>Campylophyllum calcareum</i> (Crundw. & Nyholm) Hedenäs	Кцф
286.	<i>C. sommerfeltii</i> (Myrin) Hedenäs	Інц
287.	<i>Ctenidium molluscum</i> (Hedw.) Mitt.	Кцф
288.	<i>Homomallium incurvatum</i> (Schrad. ex Brid.) Loeske.	Кцф
289.	<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	Інц
290.	<i>H. lacunosum</i> (Brid.) Hoffm.	Інц
291.	<i>H. pallescens</i> (Hedw.) P.Beauv.	Інц
292.	<i>H. vaucheri</i> Lesq.	Кцф
293.	<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not	Аццф
294.	<i>Pyloisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp.	Інц
295.	<i>Taxiphyllum wissgrillii</i> (Larov.) Wijk.et Marg.	Інц
296.	<i>Pterigynandrum filiforme</i> Hedw.	Інц
297.	<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.	Інц
298.	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	Інц
299.	<i>Herzogiella seligeri</i> (Brid.) Iwats.	Інц
300.	<i>Plagiothecium cavifolium</i> (Brid.) Iwats.	Інц
301.	<i>P. succulentum</i> (Wils.) Lindb.	Інц
302.	<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp.	Інц
303.	<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i> (Brid.) Iwats.	Слж
304.	<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Schimp.	Інц
305.	<i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.) Schwaegr.	Інц
306.	<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Brid.	Інц
307.	<i>Neckera besseri</i> (Lob.) Jur	Інц
308.	<i>N. complanata</i> (Hedw.) Huebenerb.	Інц
309.	<i>N. pennata</i> Hedw.	Інц
310.	<i>Leptodon smithii</i> (Hedw.) F. Weber & Mohr	Інц
311.	<i>Isothecium alopecuroides</i> (Lam. ex Dubois) Isov.	Інц
312.	<i>Anomodon attenuatus</i> (Hedw.) Huebener	Інц
313.	<i>A. longifolium</i> (Schleich ex Brid.) Hartm.	Інц
314.	<i>A. viticulosus</i> (Hedw.) Loeske.	Інц

Таким чином, серед екологічних груп мохоподібних за відношенням до хімізму субстрату в степовій зоні України домінують інцертофіли, інші екогрупи представлені меншою кількістю видів (5 – 22,3%), це – кальцефіли, ацидофіли та кальцефоби. Останні групи: силіціофіли, галофіти, індіферентні види та нітрофіли взагалі представлені слабко, від 2 до 9 видів (0,6 – 2,8 % бріофлори). Тобто, інцертофільність є домінуючою екохемоморфою мохоподібних степової зони. Цілком очевидно, що віднесення певних видів до інцертофільної екохемоморфи будуть у процесі подальших досліджень уточнені, переглянуті.

З цього можна зробити висновок про те, що інцертофільність – це важлива властивість мохоподібних – несудинних вищих рослин, завдяки якій вони є другою за кількістю видів після покритонасінних. Мохоподібні, як вказується у новітній бріологічній літературі [BRYOPHYTE BIOLOGY, 2009], не прості, не примітивні предки судинних рослин, не сліпа еволюційна лінія, вони не є предками судинних рослин. Це самостійна філогенетична лінія розвитку рослинного світу. Вони є високо розвинутими представниками альтернативної стратегії адаптації до життя в умовах нашої планети.

Цьому підтвердженням є те, що мохоподібні поширені скрізь на планеті, є у всіх екосистемах суходолу, практично у всіх типах ценозів, на більшості типів субстратів. Мохоподібні домінують у рослинному покриві субполярних, альпійських територій, тундри, боліт, нижніх ярусів лісів від бореальної зони до мохових лісів тропічних гір.

Бріобіонти одними з перших колонізують нові субстрати, які утворюються в результаті природних процесів, наприклад, на відслоненнях різноманітних гірських порід, при зсувах ґрунту, при зламі стовбурів та гілок дерев тощо.

Цю свою здатність вони з успіхом використовують у наш час, коли на природні екосистеми дуже сильно діє антропогенний фактор та відбуваються різноманітні зміни природного середовища, зокрема, з'являються нові типи субстратів та зазнають істотних змін колишні субстрати. Мохоподібні першими з рослин освоюють ці найрізноманітніші субстрати антропогенного походження, утворюють прошарки гумусу, тим самим дають можливість поселятися на них більш вибагливим судинним рослинам.

Безперечно, правильним буде зробити висновок про те, що така базова властивість як *інцертотфільність*, є одним з шляхів адаптації, яка забезпечила мохоподібним вироблення необхідних пристосувань до умов навколишнього середовища. Це дало їм можливість виробити свою специфічну адаптивну стратегію та отримати перемогу в заселенні первинних та вторинних субстратів в умовах усіх континентів нашої планети і, внаслідок цього, досягти високого еволюційного розвитку.

Список літератури

- АБРАМОВ И.И. Проблема эндемизма у листостебельных мхов. – Ленинград: Наука, 1969. – 55 с.
БАЧУРИНА Г.Ф., МЕЛЬНИЧУК В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 1.– Київ: Наук. думка, 1987. – 179 с.
БОЙКО М.Ф. Бриофлора степной зоны Восточно-Европейской равнины и Предкавказья. – Автореф. дисс... докт. биол. наук: специальность 03.00.05 – ботаника / Институт ботаники им. Н.Г.Холодного АН Украины. – Киев, 1992. – 36 с.
БОЙКО М.Ф. Екологічні групи мохоподібних за відношенням до хімізму субстрату Степової зони Європи // Проблеми ботаніки і мікології на порозі третього тисячоліття. Мат. Х з'їзду УБТ. – К., Полтава, 1997а. – С. 56.
БОЙКО М.Ф. Екологічні групи мохоподібних по відношенню до хімізму субстрату // Метода. – 1997 б, вип. 4. – С. 7-10.
БОЙКО М.Ф. Бриофлористичне різноманіття узбереж Чорного і Азовського морів та його охорона // Метода. – 1997. – Вип. 6 (ювілейне видання). – С. 7-12.
БОЙКО М.Ф. Анализ бриофлоры степной зоны Европы. – Киев: Фитосоцицентр, 1999. – 180 с.
БОЙКО М.Ф. Чекліст мохоподібних України. – Херсон: Айлант, 2008. – 232 с.
БОЙКО М.Ф. Мохоподібні степової зони України. – Херсон: Айлант, 2009. – 263 с.
БОЙКО М.Ф. *Aulacomnium arenopaludosum* Boiko sp.nov. (Bryopsida, Aulacomniaceae) – новий вид мохів зі степової зони України // Чорноморськ бот. ж. – 2010. – Т.6, № 1. – С. 95-101.
ЗАГОРОДНЮК Н.В. Мохоподібні рівнинного Криму. Автореферат дис. ... канд. біол. наук, 03.00.05 – ботаника. – Ялта, 2011. – 20 с.
МАМЧУР З.І. Урбанотфільні епіфітні мохи у м. Львові // Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна. – 2010. – Вип. 54. – С. 115-122.
ХОДОСОВЦЕВ О.Є. Лишайники причорноморських степів України. – Київ: Фітосоціцентр, 1999. – 235 с.
DIERSSEN K. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes // Bryoph. Bibl. – 2001. – № 56. – P. 1-289.
DÜLL R. Zeigerwerte von Laub- und Lebermoosen // Scripta geobotanica, 1991. – Vol. 18. – S. 175-214.
DURING H.J. Ecological classifications of bryophytes and lichens in a changing environment / Eds. J.W.Bates, A.M.Farmer. Clarendon Press, Oxford, 1992. – P. 35-40.
FUDALI E. Ecological assessment of the changes in species composition of mountain spruce forests' bryophyte laeyer in the Karkonosze Mts after huge dieback in 1970-1980 // Roczn. AR Pozn. – 2008. – № 387. – P. 9-13.
STEBEL A. The mosses of the Beskidy Zachodnie as a paradigm of biological and environmental changes in the flora of the Polish Western Carpathians. – Habilitation thesis. – № 17. – 2006. – Katowice-Poznań: Sorus, 2006. – 347 p.

Рекомендує до друку
О.Є. Ходосовцев

Отримано 26.12. 2010 р.

Адреса автора:

М. Ф. Бойко
Херсонський державний університет
вул. 40 років Жовтня, 27
Херсон 73000
Україна
e-mail: bomifed@ksu.ks.ua
bomifed@gmail.com

Author's address:

M.F.Boiko
The Kherson State University
27, 40 Rokiv Zhovtnya str.
Kherson 73000
Ukraine
e-mail: bomifed@ksu.ks.ua
bomifed@gmail.com