

ЕПІФІТНА МОХОВА РОСЛИННІСТЬ ЗАПЛАВНИХ ДУБОВИХ ЛІСІВ ЗАКАРПАТСЬКОЇ НИЗОВИНИ: АНТРОПОГЕННА ТРАНСФОРМАЦІЯ ТА ІНДИКАТОРНЕ ЗНАЧЕННЯ

Калина ГОБЛИК¹, Марина РАГУЛІНА^{2,3}, Олег ОРЛОВ²

Досліджено епіфітні обростання мохоподібних трьох масивів заплавних дібров в урочищах Атак, Острош і Чомонинський ліс, що різняться типом антропогенної трансформації. Моховий покрив досліджуваних лісів репрезентований 53 видами, причисленими до 36 родів 20 родин 2 відділів *Marchantiophyta* та *Bryophyta*, які бріоценотично розподілені між 15 асоціаціями 5 союзів 2 класів: *Neckeretea complanatae* та *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis*. Найбільшим розмаїттям вирізняється природний ліс у заповідному урочищі Атак, де відмічено 43 види мохоподібних, які розподілені між 8 епіфітними асоціаціями; 17 видів є сигнальними, тобто раритетними або реліктовими для старовікових лісів. В урочищі Острош відмічено 34 види мохоподібних, зокрема 13 сигнальних і 7 асоціацій; в урочищі Чомонинський ліс – 26 видів, зокрема 5 сигнальних і 6 асоціацій. Зі зростанням ступеня антропогенного навантаження (осушення та лісого-сподарська експлуатація) кількість індикаторних видів зменшується, що корелює з редуцією видового багатства та зменшенням загального синтаксономічного розмаїття. Антропогенне втручання у природний режим лісу призводить до ксерофітизації умов щодо зональних, що спричинює випадання чутливих мезофільних видів, насамперед – реліктових, загальне збіднення мохового покриву. Відбувається бріоценотична трансформація за схемою *Neckerion complanatae* → *Ulotenion crispae* → *Syntrichion laevipilae*, у якій відповідні союзи є індикаторами ланок екологічного ряду в переході від природних до антропогенних лісів.

Ключові слова: мохоподібні, синтаксономічна різноманітність, реліктові види, рідкісні види, старовікові ліси.

¹Ужгородський національний університет, вул. Університетська, 14, Ужгород, 88000, Україна; e-mail: kalyna.hoblyk@uzhnu.edu.ua

²Державний природознавчий музей Національної академії наук України, вул. Театральна, 18, Львів, 79008, Україна; e-mail: funaria@ukr.net; orlov0632306454@gmail.com

³Кафедра екології, Львівський національний університет імені Івана Франка, вул. Саксаганського, 1, Львів, 79005, Україна

The epiphytic bryophyte vegetation of riparian oak forests of Transcarpathian lowland: anthropogenic transformation and indicator valuation

Hoblyk K.¹, Ragulina M.^{2,3}, Orlov O.²

The epiphytic bryophytes overgrowths of three massifs of riparian forests in the Atak, Ostrosh and Chomoninsky Forest tracts, which differ in the type of anthropogenic transformation, were investigated. The moss cover of the studied forests is represented by 53 bryobiontes species belonging to 36 genera, 20 families and 2 divisions of Marchantiophyta and Bryophyta, bryocoenotically distributed among 15 associations of 5 unions of 2 classes: Neckeretea complanatae and Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis. The natural forest in the nature-protected area of Atak is characterized by the greatest diversity, where 43 bryophytes species, which are distributed among 8 epiphytic associations, have been noted; 17 species are signal, i.e. rare or relict for ancient forests. In the Ostrosh tract, 34 species of bryophytes (including 13 signal ones) and 7 associations were noted; in the Chomoninsky forest tract – 26 species (including 5 signal ones) and 6 associations were found. It was observed that the increase in the degree of anthropogenic load (drainage and forestry exploitation) leads to a decrease in the number of indicator species, which correlates with a reduction in species richness and a decrease in the overall syntaxonomic diversity. Anthropogenic disturbance in the natural regime of the forest leads to xerophytization of zonal microclimatic conditions, which causes the loss of sensitive mesophilic species, primarily relict ones, and decrease in the species diversity of the moss cover. The bryocoenotic transformation takes place according to the following scheme Neckerion complanatae → Ulotenion crispae → Syntrichion laevipilae, in which the defined associations are indicators of the stages of the ecological series in the transformation from natural to anthropogenic forests.

Key words: Bryobionta, syntaxonomic diversity, rare species, relic species, old-growth forest.

¹Uzhhorod National University, 14, Universyetska Str., Uzhhorod, 88000, Ukraine; e-mail: kalyna.hoblyk@uzhnu.edu.ua

²State Natural History Museum of NAS of Ukraine, 18, Teatralna Str., Lviv, 79008, Ukraine; e-mail: funaria@ukr.net; orlov0632306454@gmail.com

³Ecology Department, Ivan Franko National University of Lviv, 1, Saksahanskoho Str., Lviv, 79005, Ukraine

Вступ

Заплавні ліси з пануванням *Quercus robur* L. у межах Закарпатської низовини приурочені до надзаплавних терас великих річок: Тиси, Боржави та Латориці, репрезентовані неморальною рослинністю союзу *Fraxino-Quercion roboris* Passarge 1968. Окрім *Q. robur*, у їхньому формуванні зазвичай беруть участь *Fraxinus excelsior* L., *F. angustifolia* subsp. *pannonica* Soó & T. Simon, *Tilia cordata* Mill., *Ulmus minor* Mill. тощо (Kish et al. 2006). Екологічною нормою для таких лісів є існування в умовах специфічного гідрологічного режиму з підвищеною вологістю ґрунту та періодичним затопленням. Практично до кінця XVII ст. ці ліси утворювали величезні масиви вздовж великих річок і їхніх допливів. Проте в період активної гідротехнічної меліорації й інтенсивного агрикультурного освоєння земель вони зазнали істотних і часто незворотних змін (Stoyko 2009). Зараз на Закарпатській низовині залишилися лише окремі фрагменти заплавних дібров із притаманним їм природним гідрорежимом, тоді як переважна частина з них дотепер була або цілковито зведена під сільськогосподарські угіддя, або помітно трансформована, здебільшого – через осушення.

Природні ліси є складними системами живих організмів, які пов'язані як одна з одною, так і з навколишнім середовищем. Помітну роль у їх функціонуванні відіграють спеціалізовані епіфітні обростання, представлені різними групами організмів – від бактерій до судинних рослин (Didukh 2019). Панівною групою епіфітів у лісах помірної зони є мохоподібні. Вони тяжіють до оселення на корі живих дерев, переважно старовікових, і тісно залежать від специфічних умов, притаманних не порушеному лісу. Отже, бріобіоти гостро реагують на зміни середовища існування та є дієвими індикаторами стану лісових масивів (Ellis et al. 2015).

Метою наших досліджень було визначення таксономічного та синтаксономічного розмаїття обростань епіфітних мохоподібних заплавних дібров Закарпатської низовини, вивчення структурних перебудов мохового покриву під впливом діяльності людини та виділення індикаторних груп за чутливістю до антропогенного чинника.

Матеріал та методики

Закономірності складу мохового покриву вивчали через порівняння екофітоценотич-

ної структури притаманних йому бріоугруповань у вегетаційний сезон 2022–2023 рр. Як модельні були вибрані три лісові масиви, розташовані в урочищах Острош (околиці с. Павшино, Мукачівський р-н), Чомонинський ліс (околиці с. Чомонин, Ужгородський р-н) і Атак (околиці с. Великі Береги, Берегівський р-н), що різняться способами загосподарювання та сучасним антропогенним навантаженням.

Мохові обростання обліковували на старих деревах віком понад 100 років, які є найбільш сприятливими для оселення епіфітів через властивості та текстуру кори. Проективне вкриття (далі – ПВ) оцінювали окомірно у відсотках від загальної площі стовбура. Фітоценотичні описи бріоугруповань виконували за системою Браун-Бланке (Westhoff, Maarel 1973). Назви синтаксонів наведено за продромусом мохової рослинності (Bardat, Hauguel 2002), таксонів – за чеклістом мохоподібних Європи, Макаронезії та Кіпру (Hodgetts et al. 2020). Автори видів мохоподібних наведені в додатку.

Сигнальні (індикаторні) види мохоподібних, важливі для діагностики «здоров'я лісу», визначали за приналежністю до двох груп, як-от: реліктові види неморальної зони Європи (Stebel, Żarnowiec 2014; Czerepko et al. 2021; Ek et al. 2001; Norden et al. 2007; Mežaka, Znotina 2006; Ötjan et al. 2008, Ingerpuu et al. 2007) та раритетні види, приналежні до природоохоронних списків України (Boyko 2010) і Угорщини (Papp et al. 2010), з якою межує досліджуваний регіон Закарпаття.

Історичні зміни лісових масивів визначали за картографічними матеріалами XVII–XX ст. (Starovynni karty 2024).

Результати

Моховий покрив досліджуваних лісових масивів відзначається значним видовим багатством і синтаксономічною розмаїттю. Він представлений 53 видами 36 родів 20 родин 2 відділів (Marchantiophyta та Bryophyta) (Додаток), які бріоценотично прив'язані до 15 асоціацій п'ятьох союзів двох класів неморально-лісової рослинності: *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* Mohan 1978 (далі – FD-LS) та *Neckeretea complanatae* Marstaller 1986 (далі – NC). Помічено, що екотопічна диференціація епіфітних обростань зумовлена віковою структурою, повнотою

та зімкненістю деревостану, отже – особливостями мікрокліматичних режимів, що формуються під його шатром, а також наявністю специфічних мікрооселищ: окоренків і стовбурів дерев визначеного віку з різною текстурою кори.

У заповідному урочищі Атак охороняється дубово-ясеневий ліс у межиріччі рукавів Малої та Великої Боржави. Важкодоступна для людини через значну заболоченість діброва зберегла природну структуру та високе флористичне багатство. Тут трапляються рідкісні види рослин (*Marsilea quadrifolia* L., *Fritillaria meleagris* L., *Epipactis albensis* Nováková & Rydlo, *Colchicum autumnale* L., *Saussurea discolor* (Willd.) DC.

(Pryrodno-zapovidnyy fond 2024), а окремі дерева заввишки сягають понад 40 м та мають вік приблизно 300 років. Масив дотепер утримує свою історичну конфігурацію, проте рукав Малої Боржави за часів СРСР був практично осушений гідромеліоративними каналами Березівської системи.

Моховий покрив на корі старовікових дерев, насамперед дубів, репрезентований угрупованнями класу NC (табл. 1). Обростання піднімаються високо у крону, де вкривають не лише стовбур, але й грубі скелетні гілки (ПВ до 65%), формуючи пухке плетиво. Вони відзначаються складною структурою та багатим видовим скла-

Таблиця 1. Екотопічна диференціація бріоугруповань заплавних дубових лісів Закарпатської низовини
Table 1. Ecotopic differentiation of bryocommunity of riparian oak forests on Transcarpathian lowland

СИНТАКСОНИ МОХОВОЇ РОСЛИННОСТІ	Дослідні ділянки		
	А	О	Ч
	Середнє число видів в угрупованні		
Cl. <i>Frullanio dilatatae</i> - <i>Leucodontetea sciuroidis</i> Mohan 1978 Гумі- та /або -аерофільна епіфітна рослинність, піонерна та постпіонерна			
ЕПІФІТНІ			
Al. <i>Ulotenion crispae</i> (Barkman 1958) Lecoite 1975 Неморальна епіфітна рослинність, ксеро-мезофільна, сціофільна, зімкнених лісів			
<i>As. Orthotrichetum lyellii</i> (Allorge 1922) Lecoite 1975	–	8	–
<i>As. Ulotetum crispae</i> Oschner 1928	6,5	7	4,5
<i>As. Metzgerio furcatae</i> – <i>Frullanietum dilatatae</i> Delzenne, Géhu & Wattez 1975	–	7,5	6
<i>As. Pylaisietum polyanthae</i> Gam 1927	–	8	5,5
Al. <i>Syntrichion laevipilae</i> Ochsner 1928 Епіфітна рослинність, ксеро-мезофільна, термофільна, світлих лісів і поодиноких дерев			
<i>As. Orthotrichetum striati</i> Gams 1927	–	–	6,5
<i>Ass. Orthotrichetum fallacis</i> v. Krus. 1945	–	–	5
ЕПІРИЗНІ			
Al. <i>Leskion polycarpae</i> (Barkman 1958) Lecoite 1976 Рослинність основ стовбурів стацій із підвищеною атмосферною вологістю			
<i>As. Leskeetum polycarpae</i> Horvat 1932	4	6	6
<i>As. Syntrichio latifoliae</i> – <i>Leskeetum polycarpae</i> v. Hübschmann 1952	–	–	6,5
Cl. <i>Neckeretea complanatae</i> Marstaller 1986 Гумі-епілітна й епіфітна рослинність, мезофільна, сціофільна, багата на плеврокарпні бріофіти та листяні маршанціофіти, від постпіонерної до клімаксової			
Al. <i>Neckerion complanatae</i> Smarda & Hadac in Klika & Hadac 1944 Рослинність стацій із підвищеною атмосферною вологістю			
<i>As. Homalothecio sericei</i> – <i>Porelletum platyphyllae</i> Størmø 1938	13,5	8,5	–
<i>As. Porello arboris-vitae</i> – <i>Exsertothecetum crispae</i> Gillet 1986	8	–	–
<i>As. Anomodonto viticulosi</i> – <i>Leucodontetum sciuroidis</i> Wisniewski 1930	9	7	2
ЕПІФІТНО-ЕПІРИЗНІ			
<i>As. Anomodontetum attenuati</i> Cain & Sharp 1938	7	3,5	1,5
<i>As. Brachythecietum populei</i> Philippi 1972	8	4	3
ЕПІРИЗНІ			
<i>As. Plagiomnio cuspidati</i> – <i>Homalietum trichomanoidis</i> Marstaller 1993	11,5	3,5	2,5
<i>As. Isothecietum alopecuroidis</i> Hilitzer 1925	6	3	1,5

Примітка: А – Атак, О – Острош, Ч – Чомонинський ліс.

дом, а їхнє ядро формують представники родин Neckeraceae й Anomontaseae, а також крупні листові маршантіофіти. За екологічним оптимумом такі бріоугруповання є сціо-мезофільними та потребують стабільних мікрокліматичних умов, насамперед – специфічного омброрежиму з підвищеною вологістю повітря, який досягається завдяки багаторушній структурі деревостану та щільності лісового шатра. Важливою умовою просперування мохоподібних є вік форофітів, адже через виражену гуміфільність вони потребують оселення на фактурній тріщинуватій корі старих дерев, яка ефективно продукує власний органічний матеріал та накопичує привнесені рослинні рештки.

На старих екземплярах *Q. robur* віком понад 200 років обліковано рідкісне угруповання *Porello arboris-vitae* – *Exsertothecetum crispae* із двома раритетними видами – *Exsertotheca crispata* та *Porella arboris-vita* (Kuijper 2000; Buczkowska 2010, Papp et al. 2010).

Діброва в урочищі Острош довгий час існувала у своєму природному режимі та зазнала суттєвої трансформації лише у 2-й половині ХХ ст. Історично тут простягався мочаристий ліс на витоках потоку Гідеш – допливу р. Чорна Вода (Чаронда), що належить до басейну р. Тиси. У ХVІІІ–ХІХ ст. ліс слугував за мисливське угіддя, де велось господарювання за принципом «середнього лісу»: окремі дерева (переважно молода порость 20–40 років) вирубували «на пень», тоді як старі екземпляри переважно залишали (Utinek 2014). Це вирішувало одразу декілька завдань: ліс постачав господарську деревину та водночас зберігав естетичну привабливість і підтримував флористичне та фауністичне розмаїття, що робило такі масиви особливо привабливими для полювання. У 60-х рр. ХХ ст. територія була меліорована, проте підмоклі ділянки місцями збереглися й дотепер.

Найстарші дерева урочища Острош зараз мають вік ≈ 150 років (*Q. robur*; *T. cordata*). Рослинність класу NC, що панує в урочищі Атак, зосереджена тут головню на окоренках і нижніх частинах стовбурів (ПВ до 30%). Покрив є помітно збідненим, головню через випадання чутливих до антропогенних змін представників родин Neckeraceae й Anomodontaceae.

На освітлених поверхнях стовбурів переважають обростання іншого класу – FD-LS. Тут, в умовах інтенсивного освітлення та браку зволоження, панує рослинність геліо- та ксеро-мезофільного союзу *Ulotenion crispata* (табл. 1), обростання якого мають характер мозаїчних смуг, що піднімаються

вгору по стовбурах до висоти 2–4 м (ПВ до 15%). Тут переважають подушкові форми бріофітів і пласкі дернинки або таломні маршантіофітів, інкрустовані у тріщини кори. Ядро угруповань формують представники родини Orthotrichaceae та дрібні листкостеблові та таломні печиночні мохи: *Frullania dilatata*, *Radula complanata*, *R. lindbergiana*, *Metzgeria furcata*. Угруповання зазначеного союзу виявились досить бідними та неусталеними за складом. Зазначимо, що обростання союзу *Ulotenion crispata* досить часто трапляються в Ужгороді, де вони приурочені до паркових зон і лісистих околиць (Garon et al. 2023).

На корі вікових дубів було виявлено угруповання *Orthotrichetum lyellii* з регіонально-рідкісним для Карпат видом *Pulvigerella lyellii*.

Чомонинський ліс лежить у межиріччі рукавів р. Латориці – потоків Урбан і Маконка, які були меліоровані в 1874 р. водночас зі зведенням захисної дамби. У 20-х рр. ХХ ст., за часів Чехословацької Республіки, ліс було переведено в експлуатаційний, після того, як розташований неподалік масив Коропець було цілковито зведено. Отже, з-поміж трьох досліджуваних масивів Чомонинський ліс найпершим зазнав осушення й активно експлуатований впродовж останніх 100 років.

У цьому урочищі дерева віком понад 100 років представлені лише поодинокими екземплярами. Каркас масиву формують дуби віком приблизно 80 років, місцями до них домішується *Pinus sylvestris* L. Обростання мохоподібних зосереджені переважно на окоренках, де зберігається найбільше вологи (ПВ до 15%). За фітоценотичним складом це збіднені деривати угруповань, підпорядкованих класу NC (табл. 1), ядро яких формують стійкі ксеро-мезофільні лісові види: *Isothecium alopecuroides*, *Pseudonomodon attenuatus*, *Sciuro-hypnum populeum* тощо. Натомість у межах союзу *Ulotenion crispata* (кл. FD-LS) поширення набуває асоціація *Pylaisietum polyantae*, яка є однією з найбільш антропогенних (Garon et al. 2023). Також тут були обліковані угруповання *Orthotrichetum striati* й *O. fallacis*, приналежні атлантичному союзу *Tortulenion laevipilae*. Одна з відзначених нами асоціацій *Orthotrichetum fallacis* є однією з найпоширеніших у парковій зоні міста Ужгорода (Garon et al. 2023). Інша – *Orthotrichetum speciosi* – є типовою для старовинних парків ПБ Криму (Ragulina, Isikov 2012). Види, що формують угруповання цього союзу (*Orthotrichum diaphanum*, *O. pumilum*, *Nyholmella obtusifolia*, *Lewinskya speciosa*, *L. striata*), здатні витримувати значне антропо-

генне навантаження та є звичайними для територій міст, зокрема – Мукачєва (Zerov, Partyka 1975) та Берегова (Virchenko 2021). Їх поява в досліджуваному масиві може свідчити про деяку ксеро-термофілізацію мікрокліматичних умов трансформованого лісу щодо зональної норми.

Обговорення

Ранжування лісових масивів за зростанням ступеня антропогенного навантаження дає нам такий ряд: Атак → Острош → Чомонинський ліс, що корелює зі зменшенням видового багатства в цих масивах: 43 → 34 → 26 видів.

Екологічні переваги угруповань цього ряду, у якому вологолюбні асоціації поступово замінюються посуховитривалими, вказують на помітну ксерофітизацію умов щодо зональної норми (контролю). Причиною такої трансформації є втрата заплавної режиму внаслідок гідротехнічної меліорації та зменшення повноти деревостану через інтенсивну експлуатації лісу. Це призводить до змін геліо- та гігросрежимів, спричинює структурно-функціональну перебудову на рівні бріоценозів: репрезентативність рослинності NC поступово спадає, натомість зростає значущість класу FD-LS, який зрештою стає панівним в умовах трансформованого середовища. Це підтверджує тезу, що в зоні неморальних лісів України лімітуючим фактором для росту та розвитку бріоценозів є режим зволоження, формування якого залежить від дії різних чинників, що впливають прямо або опосередковано (Didukh 2019).

Найбільшою екологічною пластичністю у класі NC вирізняється ас. *Anomodonto viticulosi* – *Leucodontetum sciuroidis*, облікована на всіх ділянках, тоді як найменш гнучкою є реліктова ас. *Porello arboris-vitae* – *Exsertothecetum crispae*, прив'язана до стабільних умов пралісу. У класі FD-LS рідкісними виявились ас. *Orthotrichetum lyellii* та *Syntrichio latifoliae* – *Leskeetum polycarpae*, а найбільш поширеною – ас. *Pylaisietum polyanthae*, яка маркує трансформоване середовище (Gapon et al. 2023).

Розподіл сигнальних видів демонструє таку закономірність: у природному та квазіприродному лісових масивах (урочища Атак і Острош) їхня частка є стабільно високою (39,5 і 38,2%), тоді як у помітно трансформованому Чомонинському – помітно меншою (19,2%). Щодо реліктових видів (багато з яких через свою вразливість є водночас раритетними), найширше вони представлені на ділянці пралісу в Атаку, менше – на старих деревах в Остроші, зовсім мало – у Чомонинському лісі. Більшість із них належить до клімаксового неморально-лісового комплексу NC, лише 3 види – до союзу UC, який, хоч і репрезентує досить толерантну до зовнішніх впливів рослинність, через свою мезофілію вона все ж таки тяжіє до умов, близьких до зональних (у природних умовах це екотонні ділянки узлісь).

Бріоценотична приуроченість сигнальних видів дозволяє виокремити 5 індикаторних груп (SL, UC, NC-I, II, III) у межах 3-х союзів мохової рослинності (табл. 2).

Таблиця. 2. Індикаторні (раритетні та реліктові) види мохоподібних заплавної дубових лісів Закарпатської рівнини та їх бріоценотична приуроченість

Table 2. Indicator (rare and relic) bryophytes species of riparian oak forest of Transcarpathian lowland and their bryocoenotic affinity

Види мохоподібних	Інд. групи	Ліси		
		Ч	О	А
C1. FRULLANIO DILATATAE-LEUCODONTETEA SCIUROIDIS				
Al. Syntrichion laevipilae: аерофільно-термофільні види ксерофітизованих оселищ				
1	2	3	4	5
Nyholmiella obtusifolia ² , Syntrichia latifolia ²	SL	●	○	○
Syntrichia virescens ^{1,2}		●	●	○
Ortotrichum pumilum ²		●	●	○
Al. Ulotenion crispae: аерофільно-мезофільні види в умовах, наближених до зональних				
Metzgeria furcata, Ulota crispa ²	UC	●	●	●
Pulviger a lyelli ^{1,2} , Neckera pumila		○	●	●
CL. NECKERETEA COMPLANATAE				
Al. Neckerion complanatae				
Слабкочутливі гумі- ксеро-мезофільні види загосподарьованих лісів				
<i>Homalia trichomanoides</i> , <i>Anomodon viticulosus</i> , <i>Pseudanomodon attenuatus</i> , <i>Isothecium alopecuroides</i>	NC-I	○	●	●

1	2	3	4	5
Помірно чутливі гумі-мезофільні види старовікових лісів				
<i>Porella platyphylla</i> , <i>Homalothecium sericeum</i> , <i>Alleniella complanata</i> , <i>Amblystegium subtilis</i> , <i>Eurhynchium striatum</i> ² , <i>Anomodon longifolius</i> ² , <i>Frullania tamarisci</i> ² , <i>Metzgeria conjugata</i> , <i>Mnium stellare</i>	NC-II	○	●	●
Високочутливі гумі-мезофільні види, приурочені до клімаксових угруповань пралісів				
<i>Porella arboris-vitae</i> ² , <i>Exsertotheca crispa</i> ² , <i>Neckera pennata</i> ² , <i>Sciuro-hypnum reflexum</i> ^{1,2}	NC-III	○	○	●

Примітка: 1 – регіонально-рідкісні види Карпатської гірської країни (Воуко 2010), 2 – національно-рідкісні види Угорщини (Papp et al. 2010), реліктові види; ● – вид присутній, ○ – вид відсутній.

Висновки

Моховий покрив досліджуваних лісових масивів в урочищах Атак, Острош і Чомонинський ліс репрезентований 53 видами 36 родів 20 родин 2 відділів (Marchantiophyta та Bryophyta), які бріоценотично розподілені між 15 асоціаціями 5 союзів 2 класів: Neckeretea complanatae та Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciurooidis.

Антропогенне втручання у природний режим лісу призводить до ксерофітизації умов щодо зональних, що спричинює випадання чутливих мезофільних видів, насамперед реліктових, загальне збіднення мохового покриву. Відбувається бріоценотична трансформація за схемою Neckerion complanatae → Ulotenion crispaе → Syntrichion laevipilae, у якій відповідні союзи є індикаторами ланок екологічного ряду в переході від природних до антропогенних лісів.

- BARDAT, J., HAUGUEL, J.-C. (2002) Synopsis bryosociologique pour la France. *Cryptogamie Bryologie*, 23, 279–343.
- BOYKO, M. (2010) *Chervonyy spysok mokhopodibnykh Ukrainy. Ridkisini ta znykayuchi vydy mokhopodibnykh Ukrainy* [Red List of Bryobionta of Ukraine. Rare and endangered species of the Bryobionta of Ukraine]. Kherson, Ailant, 93 p. (in Ukrainian).
- BUCZKOWSKA, K. (2010) Re-appearance of *Porella arboris-vitae* in the Bieszczady National Park. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu*, CCCLXXXIX, 14, 33–37.
- CZEREPKO, J., GAWRIŚ, R., SZYMCZUK, R., PISAREK, W., JANEK, M., HAIDT, A., KOWALEWSKA, A., PIEGDOŃ, A., STEBEL, A., KUKWA, M., CACCIATORI, C. (2021) How sensitive are epiphytic and epixylic cryptogames as indicators of forest naturalness? Testing bryophyte and lichen predictive power in stands under different management regimes in the Białowieża forest. *Ecological indicators*, 125, 107532. DOI: 10.1016/j.ecolind.2021.107532.
- DIDUKH, Ya. (2019) Epifitni briotsenozy u biotopakh nemoral'nykh lisiv [Epiphytic bryocoenoses in the nemoral forest biotopes]. *Ukrainian Botanical Journal*, 76 (2), 132–143 (in Ukrainian). DOI: 10.15407/ukrbotj76.02.132.
- EK, T., SUŠKO, U., AUZIŅŠ, R. (2001) *Inventory of Woodland Key Habitats EMERALD project 2001*. Instruction for Inspection of Specially Protected Territories. EMERALD/NATURA 2000 project, Latvian Fund of Nature, Latvian Ornithological Society, Latvian Environment Agency. Rīga.
- ELLIS, C., EATON, S., THEODOROPOULOS, M., ELLIOTT, K. (2015) *Epiphyte Communities and Indicator Species*. An Ecological Guide for Scotland's Woodlands. Edinburgh, Royal Botanic Garden.
- GAPON, S., GAPON, Y., KRYVTSOVA, M., HASYNETS, Ya. (2023) Synantropni epifitni briotsenozy m. Uzhhoroda (Zakarpatska oblast, Ukraina) ta yoho okolys [Sinanthropic epiphytic bryocoenoses of Uzhhorod (Carpathian region, Ukraine) and its environs]. *Notes in current biology*, 6 (2), 16–19 (in Ukrainian). DOI: 10.29038/2023-2-1-87.
- HODGETTS, N., SÖDERSTRÖM, L., BLOCKEEL, T., CASPARI, S., IGNATOV, M.S., KONSTANTINOVA, N.A., LOCKHART, N., PAPP, B., SCHRÖCK, C., SIM-SIM, M., BELL, D., BELL, N.E., BLOM, H.H., BRUGGEMAN-NANNENGA, M.A., BRUGUÉS, M., ENROTH, J., FLATBERG, K.I., GARILLETI, R., HEDENÄS, L., HOLYOAK, D.T., HUGONNOT, V., KARIYAWASAM, I., KÖCKINGER, H., KUČERA, J., LARA, F., PORLEY, R.D. (2020) An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *Journal of Bryology*, 42 (1), 1–116. DOI: 10.1080/03736687.2019.1694329.
- Ingerpuu, N., Vellak, K., Möls, T. (2007) Growth of *Neckera pennata*, an epiphytic moss of old-growth forest. *The Bryologist*, 110 (2), 309–318. DOI: 10.1639/0007-2745(2007)110[309:GONPAE]2.0.CO;2.
- KISH, R., ANDRYK, Ye., MIRUTENKO, V. (2006) *Biotopy Natura 2000 na Zakarpatskiy nyzovyni*. Uzhhorod, Mystetska Liniya (in Ukrainian).

- KUIJPER, W. (2000) The Former Occurrence of *Neckera crispa* Hedw. in the Netherlands. *Lindbergia*, 25 (1), 28–32. DOI: 10.2307/20150030.
- MEŽAKA, A., ZNOTINA, V. (2006) Epiphytic bryophytes in old-growth forest of slopes, screes and ravines in north-west Latvia. *Acta Universitatis Latviensis. Biology*, 7, 103–116.
- NORDEN, B., PALTOO, H., GÖTMARK, F., WALLIN, K. (2007) Indicators of biodiversity, what do they indicate? – Lessons for observation of cryptogams in oak-rich forest. *Biological conservation*, 135, 369–379. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.10.007.
- ÖRJAN, F., NIKLASSON, M., CHURSKI, M. (2008) Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science*, 12, 93–106. DOI: 10.1111/j.1654-109X.2009.01007.x.
- PAPP, B., ERZBERGER, P., ODOR, P. (2010) Updated checklist and red list of Hungarian bryophytes. *Studia botanica Hungarica*, 41, 31–59.
- PRYRODNO-ZAPOVIDNYY FOND. Urochyshe Atak (2024). Available from: <https://ecozakarpat.net.ua/parks/botanichna-pam-iatka-priodi-zaghalnodierzhavnogho-znachiennia-urochishchie-atak> (accessed 12.10.2024).
- RAGULINA, M.Y., ISIKOV, V.P. (2012) Epifitni briouhrupovannya starovynnykh parkiv Pivdennoho bereha Krymu. *Biuletyn Derzhavnogo Nikitskoho botanichnogo sadu*, 105, 21–24 (in Ukrainian).
- STAROVYNNI KARTY (2024) Available from: <https://freemap.com.ua/> (accessed 12.10.2024).
- STEBEL, A., ŽARNOWIEC, J. (2014) Gatunki puzzanskie we florze mchow Bieszczadzkiego parku narodowego (Karpaty Wschodnie). *Roczniki Bieszczadzkie*, 22, 259–277.
- STOYKO, S.M. (2009) Dubovi lisy Ukrayinskykh Karpat: ekolohichni osoblyvosti, vidtvorennia, okhorona. Lviv, Merkator (in Ukrainian).
- UTINEK, D. (2014) *Střední a nízký les – proč a jak?* (I část). 4 /2014 Ochrana přírody. 12–15.
- VIRCHENKO, V. (2021) Brioflora mista Berehove (Zakarpatska obl., Ukraina) [The bryophyte flora of Berehove town (Transcarpathia, Ukraine)]. *Biology & Ecology*, 7 (1), 31–37 (in Ukrainian). DOI: 10.33989/2021.7.1.243424.
- WESTHOFF, V., MAAREL, E. (1973) *The Braun-Blanquet approach*. Handbook of vegetation science. Ordination and classification of vegetation. Hague, 5, 619–726.
- ZEROV, D.K., PARTYKA, L.Ya. (1975) Mokhopodibni ukrayinskykh Karpat, Kyiv, Naukova dumka (in Ukrainian).

Додаток

Перелік мохоподібних епіфітних обростань заплавних дубових лісів Закарпатської низовини

MARCHANTIOPHYTA

Plagiochilaceae

1. *Plagiochila porelloides* (Torr. ex Nees) Lindenb.

Radulaceae

2. *Radula complanata* (L.) Dumort.

3. *R. lindenbergiana* Gottsche ex C.Hartm.

Frullaniaceae

4. *Frullania dilatata* (L.) Dumort.

5. *F. tamarisci* (L.) Dumort.

Porellaceae

6. *Porella arboris-vitae* (With.) Grolle.

7. *P. platyphylla* (L.) Pfeiff.

Metzgeriaceae

8. *Metzgeria conjugata* Lindb.

9. *M. furcata* (L.) Corda.

BRYOPHYTA

Dicranaceae

10. *Dicranum scoparium* Hedw.

11. *D. montanum* Hedw.

Pottiaceae

12. *Syntrichia latifolia* (Bruch ex Hartm.) Huebener.

13. *S. papillosa* (Wilson) Jur.

14. *S. virescens* (De Not.) Ochyra.

Bryaceae

15. *Ptychostomum capillare* (Hedw.) Holyoak & N.Pedersen

Mniaceae

16. *Mnium stellare* Hedw.

17. *Plagiomnium affine* (Blandow ex Funck) T.J. Kop.

18. *P. cuspidatum* (Hedw.) T.J. Kop.

Orthotrichaceae

19. *Lewinskya speciosa* (Nees) F.Lara, Garilleti & Goffinet.

20. *L. striata* (Hedw.) F.Lara, Garilleti & Goffinet.

21. *Nyholmiella obtusifolia* (Brid.) Holmen & E.Warncke.

22. *Orthotrichum diaphanum* Brid.

23. *O. patens* Bruch ex Brid.

24. *O. pumilum* Sw. ex anon.

25. *Pulvigerella lyellii* (Hook. & Taylor) Plášek, Sawicki & Ochyra.

26. *Ulota crispa* (Hedw.) Brid.

Plagiotheciaceae

27. *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Schimp.

28. *Plagiothecium laetum* Schimp.

Amblystegiaceae

29. *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp.

30. *Hygroamblystegium varium* (Hedw.) Mönk.

31. *Pseudoamblystegium subtile* (Hedw.) Vanderp. & Hedenäs.

Leskeaceae

32. *Leskea polycarpa* Hedw.

33. *Pseudoleskeella nervosa* (Brid.) Nyholm.

Brachytheciaceae

34. *Eurhynchium angustirete* (Broth.) T.J. Kop.

35. *E. striatum* (Hedw.) Schimp.

36. *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen.

37. *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) Schimp.
 38. *Homalothecium sericeum* (Hedw.) Schimp.
 39. *Sciuro-hypnum populeum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen.
 40. *S. reflexum* (Starke) Ignatov & Huttunen.
 Hypnaceae
 41. *Hypnum cupressiforme* Hedw.
 Pylaisiadelphaceae
 42. *Platygyrium repens* (Brid.) Schimp.
 Pylaisiaceae
 43. *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp.
 Leucodontaceae
 44. *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr.
 Neckeraceae
45. *Alleniella complanata* (Hedw.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt.
 46. *Exsertotheca crispa* (Hedw.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt.
 47. *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Brid.
 48. *Neckera pennata* Hedw.
 49. *N. pumila* Hedw.
 50. *Pseudanomodon attenuatus* (Hedw.) Ignatov & Fedosov.
 Lembophyllaceae
 51. *Isothecium alopecuroides* (Lam. ex Dubois) Isov.
 Anomodontaceae
 52. *Anomodon longifolius* (Schleich. ex Brid.) Hartm.
 53. *A. viticulosus* (Hedw.) Hook. & Taylor.