

УДК 582.32(476.6)

*М. С. ШАБЕТА, Г. Ф. РЫКОВСКИЙ*

**ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА  
МОХООБРАЗНЫХ В ХВОЙНЫХ ЛЕСАХ БЕЛАРУСИ**

*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск, Беларусь,  
e-mail: dr.Rykovsky@yandex.by, Zentsova2009@gmail.com*

Дана эколого-морфологическая характеристика мохообразных хвойных лесов Беларуси на основе проведенного анализа их экоморф по отношению к влажности среды и трофности субстрата, а также форм роста (биоморф) с учетом их жизненных стратегий. На основе сравнительного анализа отделов *Marchantiophyta* и *Bryophyta* выделены особенности данных групп бриофитов в условиях хвойных лесов Беларуси.

*Ключевые слова:* бриокомпонент, мохообразные, хвойные леса, сосновые леса, еловые леса, биоразнообразие, биоморфы, экоморфы.

*M. S. SHABETA, G. F. RYKOVSKY*

**ECOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS  
OF BRYOPHYTES CONIFEROUS FORESTS OF BELARUS**

*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus,  
e-mail: dr.Rykovsky@yandex.by, Zentsova2009@gmail.com*

The article presents ecological and biomorphological characteristics of bryophytes coniferous forests of Belarus on the basis of analysis of their ecomorphs in relation to ambient humidity and nutrient status of the substrate and forms of growth (biomorph) with regard to their life strategies. And also on the basis of a comparative analysis of departments of *Marchantiophyta* and *Bryophyta* of the highlighted features of these groups of bryophytes in the conditions of coniferous forests of Belarus.

*Keywords:* bryocomponent, bryophytes, coniferous forests, pine forests, spruce forests, biodiversity, biomorphs, ecomorphs.

**Введение.** Будучи неотъемлемым компонентом растительного покрова в своей экологической структуре, мохообразные отражают специфику их взаимодействия со средой. В связи с особенностями организации наибольшее значение для мохообразных в условиях лесных сообществ имеет показатель влагообеспеченности мест их произрастания. Широкое проявление у бриофитов пионерных свойств (эксплерентности) как производных от их основных жизненных стратегий, реализуемых зачастую благодаря исторически выработанным формам роста, способствует утверждению позиций этих растений в различных экосистемах. Мохообразные, уклоняясь от конкуренции с более крупными сосудистыми растениями, активно используют разнообразные свободные экониши, возникающие в структуре сообществ сосудистых растений, и их микроклимат. Для них общеклиматическая обстановка корректируется микроклиматом, обусловленным функционированием эмбриофитов-диплонтот. Исторически это связано с формированием бриофитами более обширных ареалов, чем у сосудистых растений [1–3]. Поэтому число космополитов среди бриофитов несопоставимо с таковым у сосудистых растений, а возраст бриофлор, как правило, превышает возраст соответствующих флор эмбриофитов-диплонтот [4]. Важно еще и то обстоятельство, что жизненными стратегиями у мохообразных предопределяется выработка определенных форм роста (в связи с особенностями освоенных мест произрастания), которые могут иметь с этими стратегиями обратную связь. Жизненная стратегия определяет место и роль

того или иного вида в экосистемах, его взаимоотношения с другими видами и реакцию на воздействие абиотических факторов, характер и особенности роста, эколого-биологическую специфику вида [5]. Анализ мохообразных по экоморфам в отношении влажности и трофности позволяет выявить степень их соответствия местным условиям как индикаторов. Поскольку мохообразные пойкилогидричны, особое значение для них имеет выработка определенных форм роста.

К. О. Улычна [6], а затем и М. Ф. Бойко [7] обращают внимание на то, что термин «форма роста» («жизненная форма», «экобиоморфа») в бриологии является понятием как морфологическим, так и экологическим. В связи с этим виды мохообразных с определенной формой роста можно рассматривать как показатель определенных экологических условий. К. О. Улычна полагает, что анализ форм роста бриофитов позволяет экологически оценить ту или иную растительную группировку и их сукцессионные смены. Согласно М. Ф. Бойко, жизненная форма отражает взаимодействие видов мохообразных с биотическими и абиотическими компонентами экосистем, представляя собой ответную реакцию вида на общие условия среды. По мнению Г. Ф. Рыковского [8], первостепенное значение при этом имеет режим влажности. Учет специфики биоморф, обусловленными жизненными стратегиями мохообразных, позволяет пролить свет на их роль и место в экосистемах. Кроме того, на основе изучения динамики биоморф бриофитов возможен мониторинг включающих их экосистем в целом. Анализ мохообразных по экоморфам в отношении влажности и трофности выявляет степень их соответствия местным условиям как индикаторов в современной экологической обстановке и в перспективе.

Цель работы – представить эколого-морфологическую характеристику мохообразных в хвойных лесах Беларуси для установления их роли и места в данных экосистемах.

**Материалы и методы исследования.** Использованы собственные бриологические сборы в хвойных лесах Беларуси [9], а также гербарные коллекции мохообразных ИЭБ НАНБ, БИН РАН, Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Института экологии Карпат, ГрГУ им. Я. Купалы. Определение мохообразных проводилось по стандартным методикам с использованием фундаментальных изданий цикла «Флора Беларуси» по мохообразным [10, 11], а также работ М. С. Игнатова, Е. А. Игнатовой [12, 13]. Классификация таксонов и цитирование видовых названий приведены согласно современной таксономии мхов [14], печеночников и антоцеротовых [15] с некоторой корректировкой [16, 17]. Авторы таксонов не указываются, но соответствуют данным источникам. Отношение мохообразных к влажности среды, трофности субстрата приведено по [10, 11], классификация форм роста (биоморф) и жизненных стратегий – по [5, 7, 8, 16, 18, 19].

**Результаты и их обсуждение.** По отношению к такому важнейшему для мохообразных экологическому фактору, как влажность, бриофлора хвойных лесов представлена всеми гидроморфами, известными в Беларуси. Наиболее широко здесь представлены мезофиты – 98 (34,9 %) видов, которым заметно уступают гигрофиты – 49 (17,4 %) видов, гигромезофиты – 40 (14,2 %), ксеромезофиты – 38 (13,5 %), гигрогидрофиты – 20 (7,1 %), мезогигрофиты – 18 (6,4 %), гидрофиты и мезоксерофиты – по 9 (3,2 %) видов. Виды с высокой требовательностью к степени увлажнения составляют 10,3 %, с повышенной требовательностью к влаге – 23,8, мезофитной ориентации – 49,1, а более или менее ксероморфной – 16,7 %. В составе бриофитов хвойных лесов преобладание менее требовательных к степени влажности среды гидроморф (мезоксерофиты, ксеромезофиты, мезофиты, гигромезофиты – 65,8 %) над более требовательными к этому фактору (мезогигрофиты, гигрофиты, гигрогидрофиты и гидрофиты – 34,2 %) свидетельствует о соотношении соответствующих экотопов.

Представляет интерес также сопоставление распределения по гидроморфам отдельно печеночников и мхов. В хвойных лесах среди печеночников по числу видов выделяются мезофиты и гигромезофиты – по 19 (29,2 %) видов, им уступают мезогигрофиты – 9 (13,8 %) видов, гигрофиты – 7 (10,8 %), ксеромезофиты – 5 (7,7 %), мезоксерофиты, гигрогидрофиты и гидрофиты – по 2 (3,1 %) вида. У мхов выделяются мезофиты – 79 (36,6 %) видов, за ними следуют гигрофиты – 42 (19,4 %) вида, ксеромезофиты – 33 (15,3 %), гигромезофиты – 21 (9,7 %), гигрогидрофиты – 18 (8,3 %), мезогигрофиты – 9 (4,2 %), мезоксерофиты и гидрофиты – по 7 (3,2 %) видов.

В составе бриофитов хвойных лесов представлены все экоморфы по трофности. Из них выделяются мезотрофы – 80 видов (в том числе 31 – печеночники и 49 – мхи), или 32,4 %; за ними

следуют мезоэвтрофы – 76 видов (в том числе 8 – печеночники, 68 – мхи), или 30,8 %; эвтрофы – 41 (в том числе 9 – печеночники и 32 – мхи), или 16,6 %; олигомезотрофы – 33 (в том числе 5 – печеночники и 28 – мхи), или 13,4 %; эвмезотрофы – 9 (в том числе 1 – печеночники, 8 – мхи), или 3,6 %. Олиготрофы представлены только мхами – 8 (3,2 %) видов. Распределение печеночников хвойных лесов по трофоморфам следующее: мезотрофные – 31 (57,4 %) вид, эвтрофные – 9 (16,7 %), мезоэвтрофные – 8 (14,8 %), олигомезотрофные – 5 (9,3 %), эвмезотрофные – 1 (1,9 %); мхов: мезоэвтрофные – 68 (35,2 %) видов, мезотрофные – 49 (25,4 %), эвтрофные – 32 (16,6 %), олигомезотрофные – 28 (14,5 %), эвмезотрофные и олиготрофные – 8 (4,1 %) видов.

Всего у мохообразных хвойных лесов выделено 13 форм роста. Дерновина представлена настоящей, подушковидной, открытой и мутовчато-ветвистой; ковер бывает плоским, вертикально-ветвистым и талломным; сплетение – перисто-ветвистым, разветвленно-ветвистым, слабоветвистым; подушка – собственно подушкой и дерновидной подушкой. Выделена дендронидная форма.

Из групп форм роста дерновина отмечена у 118 видов (42,9 % разнообразия мохообразных хвойных лесов). Настоящая дерновина представлена у 78 из этих видов (28,4 % от бриокомпонента хвойных лесов), причем почти исключительно бриевых мхов и в основном акрокарпных. Это пионерные мхи из родов *Atrichum*, *Barbula*, *Bryum*, *Dicranella*, *Didymodon*, *Funaria*, *Physcomitrium*, *Tortula* и др., а также исконно лесные – виды родов *Dicranum*, *Eurhynchium*, *Fissidens*, *Mnium*, *Plagiomnium*, *Pohlia*, *Polytrichum*, *Rhodobryum*, *Rhizomnium*, *Tetraphis* и лугово-болотные, способные произрастать в лесах в условиях достаточного и избыточного увлажнения – *Aulacomnium palustre*, *Plagiomnium elatum*, *Plagiomnium ellipticum*, *Polytrichum strictum*, *Straminergon stramineum* и др., в основном относящиеся к эпигеидам. Из печеночников это *Bazzania trilobata* и виды рода *Plagiochila*.

Подушковидная дерновина характерна для 12 видов бриевых мхов и 1 вида андреевых. Это виды родов *Aulacomnium*, *Bryum*, *Ceratodon*, *Dicranum*, *Fissidens*, *Paraleucobryum*, *Philonotis*, *Pohlia*, *Syntrichia*, *Tortula*. Здесь представлены космополиты (*Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*), лесные виды (из родов *Bryum*, *Dicranum*), болотные (*Aulacomnium palustre*, *Fissidens osmundoides*), эпилиты (*Paraleucobryum longifolium*) и др. Бриевые мхи – эпиксилы, эпифиты, эпигеиды и виды более широкой экологии. Андреевый мох *Andreaea rupestris* – эпилит. Единственный представитель, характеризующийся биоморфой открытая дерновина, – *Vuxbaumia aphylla*.

Мутовчато-ветвистая дерновина представлена исключительно у сфагновых мхов – 26 видов (9,5 % разнообразия мохообразных хвойных лесов).

К группе форм роста ковер относятся 108 видов (39,1 % разнообразия мохообразных хвойных лесов), из них 20 видов печеночников и 88 видов мхов. Доминирует такая форма роста, как плоский ковер (88 видов, или 32,0 % разнообразия мохообразных хвойных лесов), в том числе у большинства печеночников (43 вида, или 72,9 % печеночников хвойных лесов), а также у бриевых мхов (45 видов, или 20,8 % разнообразия мхов хвойных лесов). Это мохообразные, произрастающие на гниющей древесине, коре живых деревьев, почве и виды более широкого диапазона в отношении субстратов, в основном лесной экологии.

Вертикально-ветвистый ковер образуют 9 видов. К ним относятся 2 печеночника-эпиксила (*Riccardia latifrons*, *Riccardia palmata*) и 7 видов бриевых мхов, представленных эпифитами, эпигеидами, эпиксилами (*Anomodon attenuatus*, *Brachythecium mildeanum*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Leucodon sciuroides*, *Plagiothecium cavifolium*, *Plagiothecium latebricola*, *Sanionia uncinata*).

Талломный ковер специфичен для печеночников (11 видов), у которых его образуют маршанциевые (*Conocephalum conicum*, *Marchantia polymorpha*, *Riccia canaliculata*, *Riccia sorocarpa*, *Ricciolepis natans*) и юнгерманниевые (*Aneura pinguis*, *Lejeunea cavifolia*, *Metzgeria furcata*, виды рода *Pellia*).

Дендронидной формой роста характеризуются 4 вида. Это бриевые мхи, из которых данная форма наиболее выражена у *Climacium dendroides* и проявляется у *Brachythecium rivulare*, *Eurhynchium angustirete* и *Plagiomnium undulatum*.

Такая форма роста, как подушка, отмечена у 10 видов бриевых мхов. Собственно подушка свойственна 8 видам, из которых 5 – эпифиты (виды рода *Orthotrichum* и *Ulota crispa*), 2 – эпили-

ты (*Grimmia pulvinata*, *Schistidium apocarpum*) и 1 – эпигеид (*Leucobryum glaucum*). Все эти виды отвечают условиям равнинного рельефа умеренных широт, но *Leucobryum glaucum* – вид из рода тропогенного происхождения эпифитной экологии, адаптировавшийся к произрастанию на почве в лесных сообществах умеренных широт. Это форма роста в наибольшей мере способствует удержанию в своей структуре поглощенной атмосферной влаги.

Дерновидная подушка характерна для 5 видов мхов, адаптированных к произрастанию на каменистом субстрате, – *Bucklandiella heterosticha*, *Grimmia muehlenbeckii*, *Hedwigia ciliata*, *Niphotrichum canescens*, а также для эпилита *Schistidium apocarpum*, образующего наряду с собственно подушкой дерновидную подушку. Выраженная ксероморфность данных видов в форме роста обеспечивает быстрое поглощение и некоторое удержание влаги в капиллярах подушки, а также предохраняет от чрезмерного иссушения и механического разрушения совокупность побегов.

Сплетения, как и ковры, – продвинутая в эволюционном отношении форма роста, приспособленная к функционированию в условиях ослабленного освещения на почве под пологом сообществ, формируемых деревьями, а также при затенении крупными кустарничками и травами. Для эпигеидов лесной экологии основная сложность заключается не в отношении закрепления на субстрате, а в получении достаточной для нормального функционирования световой энергии (для чего и предназначена данная форма роста), тогда как удержание влаги в ее структуре – вторичное явление, особенно для болотных и заболоченных лесов.

Относительно более распространено, и при этом только у бриевых мхов, перисто-ветвистое сплетение, имеющееся у 16 видов. Это – обитатели сообществ болотных и заболоченных лесов (*Cratoneuron filicinum*, *Drepanocladus aduncus*, *Drepanocladus polygamus*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Helodium blandowii*, *Tomentypnum nitens*, *Warnstorfia fluitans*), а также лесные мезофильные мхи (*Hylocomium splendens*, *Pelekium minutulum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, виды рода *Thuidium*). За сферу этих экологических условий выходит *Abietinella abietina*, относящаяся к лугово-степным ксероморфным видам, т. е. внелесным, поселяющимся в открытых местах. Однако это – вторичная адаптация его лесного предшественника из рода *Thuidium*, к которому относили этот вид прежде [16]. Что касается таких видов, как *Thuidium assimile* и *Thuidium recognitum*, то они перешли преимущественно к произрастанию на сыроразнотравных лугах и луговинах, хотя не утратили связи и с исходными лесными сообществами.

Разветвленно-ветвистое сплетение образуют 12 видов мхов – обитателей болотных и заболоченных лесов (*Calliergonella cuspidata*, *Campylium protensum*, *Campylium stellatum*, *Hygroamblystegium humile*, *Hygroamblystegium tenax*) и мезофильных условий (*Campyliadelphus chrysophyllus*, *Campylidium sommerfeltii*, *Cirriphyllum piliferum*, *Oxyrrhynchium hians*, *Pseudoscleropodium purum*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus squarrosus*).

Слабоветвистое сплетение свойственно бриевому мху *Calliergonella lindbergii*, проявляется также у *Drepanocladus aduncus*, *Warnstorfia fluitans*.

Биоморфа сплетение в водной среде присуща гидрофитам родов *Fontinalis*, *Hygroamblystegium*, *Leptodictyum riparium*, печеночнику *Riccia fluitans*, факультативным гидрофитам *Drepanocladus aduncus*, *Drepanocladus sendtneri*.

**Жизненные стратегии.** Основные жизненные стратегии мохообразных таковы, что не предполагают наличия среди них виолентов, сопоставимых с сосудистыми растениями. Наиболее соответствуют этой биоморфе только сфагновые мхи (в хвойных лесах – 26 видов, из них в сосновых – 26, в еловых – 17), поскольку, разрастаясь, они вытесняют другие растения. В условиях хвойных лесов эдификаторами выступают чаще всего *Sphagnum fallax* и *Sphagnum magellanicum*. Из мохообразных хвойных лесов условно к бриовиолентам относят около 20 видов. При определенных условиях сплошной покров способны образовывать бриевые мхи, характеризующиеся биоморфами настоящая дерновина (виды рода *Polytrichum*, *Dicranum polysetum*, *Plagiomnium affine*, *Aulacomnium palustre*), разветвленно-ветвистое сплетение (*Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus squarrosus*), перисто-ветвистое сплетение (*Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Abietinella abietina*), подушка и сходные с ней образования (*Leucobryum glaucum*, *Niphotrichum canescens*, *Syntrichia ruralis*), плоский ковер (*Brachythecium albicans*), ден-

дройдная форма (*Climacium dendroides*). Это большей частью лесные обитатели, но среди них также представлены бриофиты открытых местообитаний (опушек лесов, обочин дорог, троп, лугово-болотные и некоторые виды более широкой экологии относительно субстрата) – *Niphotrichum canescens*, *Syntrichia ruralis*, *Abietinella abietina*, *Brachythecium albicans*. Из печеночников в роли локальных бриовиолентов могут выступать образующие талломные ковры крупные маршанциевые – *Marchantia polymorpha* и *Conocephalum conicum*, а также бриофиты, формирующие плоские ковры, что присуще юнгерманниевым – *Plagiochila porelloides* и *Trichocolea tomentella*.

Основным жизненным стратегиям бриофитов больше всего отвечают пациентность и эксплерентность. Бриопациенты ценотические – наиболее крупная группа, включающая 152 вида, или 46,3 % бриофитного разнообразия хвойных лесов (печеночников – 31 вид, мхов – 121). В хвойных лесах они представлены в основном эпигеидами.

Бриопациенты экотопические, охватывающие почти весь спектр субстратов (кроме почвы), в условиях хвойных лесов объединяют 124 вида, или 37,8 % бриофитного разнообразия хвойных лесов (печеночников – 34 вида, мхов – 90). К бриопациентам гидрофитным относится 11 видов, из которых 3 – маршанциевые печеночники (водная форма – *Marchantia polymorpha*, гидрофиты *Riccia fluitans* и *Ricciocarpos natans*), 6 – бриевые мхи (истинные гидрофиты – виды родов *Fontinalis*, *Hygroamblystegium humile* и способные произрастать в водной среде *Drepanocladus aduncus*, *Drepanocladus sendtneri*, *Leptodictyum riparium*, *Hygrohypnum luridum*) и 1 вид сфагнумов (*Sph. cuspidatum*, хотя по уровню обводненности местообитаний к нему приближаются такие виды, как *Sph. riparium*, *Sph. obtusum*, из секции *Subsecunda* и др.).

Бриоэксплеренты в хвойных сообществах представлены 32 видами, в том числе 10 видами печеночников и 22 видами мхов. Наиболее представительны роды *Bryum* (9 видов), *Cephaloziella*, *Dicranella* (по 4), *Atrichum* (3), *Didymodon* (2), а также *Buxbaumia aphylla*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* и др. В числе этих видов прежде всего космополиты *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*, *Bryum caespiticium*, *Funaria hygrometrica*, распространение которых по всем континентам планеты связывают в некоторой мере с антропогенной деятельностью.

**Заключение.** Особенности организации бриофитов определяют особую важность для них такого абиотического фактора, как влажность среды, хотя потребности мохообразных в отношении трофности субстрата далеко не одинаковы. Вместе с тем по отношению к влажности среды и трофности субстрата бриокомпонент хвойных лесов представлен всеми экоморфами, известными в Беларуси. Из гидроморф наиболее выделяются мезофиты (в сосняках – 78 видов, в ельниках – 84), из трофоморф – мезотрофы (66 и 68 соответственно), представляющие каждый около трети видового состава. По соотношению экоморф проявляется значительная разница между мхами и печеночниками: среди первых существенно преобладают мезозвтрофные мезофиты, а среди вторых – мезотрофные мезофиты и гигромезофиты, что связано со спецификой субстратной приуроченности последних в хвойных лесах.

Сравнительный анализ печеночников и мхов хвойных лесов по степени насыщенности видами форм роста показал, что печеночники представлены лишь 4 формами роста, из которых талломный ковер присущ только им, плоский ковер отмечается в равной степени как у печеночников, так и у мхов, в отношении вертикально-ветвистого ковра и настоящей дерновины различия со мхами незначительны. Такой ограниченный набор экоморф, вероятно, связан со спецификой организации печеночников, вызванной иными, чем у мхов, условиями их генезиса. Сравнительный анализ распределения по жизненным стратегиям печеночников и мхов показал, что печеночники больше представлены бриоэксплерентами и бриопациентами экотопическими, тогда как бриовиоленты у них практически отсутствуют, что связано со спецификой субстратной приуроченности печеночников. Сфагновые и некоторые представители бриевых мхов, а также маршанциевых печеночников демонстрируют переход от пациентности или эксплерентности (как следствие уклонения от конкуренции) к виолентности. Вместе с тем вполне возможно, что освоение экстремальных эковиш бриофитами может быть не связано с уклонением от конкуренции, а является следствием реализации их экологического потенциала, связанного с особенностями их организации.

## Список использованной литературы

1. *Абрамов, И. И.* Географические закономерности распространения мхов / И. И. Абрамов // Бот. журн. – 1969. – Т. 54, № 1. – С. 33–46.
2. *Абрамов, И. И.* Проблема эндемизма у листостебельных мхов / И. И. Абрамов. – Л.: Наука, 1969б. – С. 1–56.
3. *Herzog, Th.* Geographie der Moose / Th. Herzog. – Jena, 1924.
4. *Бардунов, Л. В.* Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала / Л. В. Бардунов. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 119 с.
5. *Рыковский, Г. Ф.* Жизненные стратегии бриевых мхов во флоре Беларуси / Г. Ф. Рыковский // Ботаника (исследования): сб. науч. тр. – Минск: Право и экономика, 2008. – Вып. 36. – С. 14–26.
6. *Улична, К. О.* Формы росту мохоподобных Карпатского высокогорья / К. Улична // Укр. бот. журн. – 1970. – Т. 27. – № 2. – С. 189–196.
7. *Бойко, М. Ф.* Мохообразные в ценозах степной зоны Европы / М. Ф. Бойко. – Херсон, 1999. – 160 с.
8. *Рыковский, Г. Ф.* Биоморфы бриевых мхов во флоре Беларуси / Г. Ф. Рыковский // Ботаника (исследования): сб. науч. тр. – Минск: Право и экономика, 2011. – Вып. 36. – С. 126–137.
9. *Шабета, М. С.* Структура бриокомпонента хвойных лесов Беларуси: таксономия, биоморфология, экология, география, созология: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01, 03.02.08. / М. С. Шабета. – Минск, 2014. – 369 с.
10. *Рыковский, Г. Ф.* Флора Беларуси. Мохообразные: в 2 т. / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский / под ред. В. И. Парфенова. – Минск: Тэхналогія, 2004–2009. – Т. 1: Andreaeopsida–Bryopsida. – 2004. – 437 с.
11. *Рыковский, Г. Ф.* Флора Беларуси. Мохообразные: в 2 т. / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский / под ред. В. И. Парфенова. – Минск: Беларус. навука, 2004–2009. – Т. 2: Hepaticopsida – Sphagnopsida. – 2009. – 213 с.
12. *Игнатов, М. С.* Флора мхов средней части европейской России. – Т. 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – М.: КМК, 2003. — С. 1–608 (Arctoa. – Т. 11. – Прил. 1).
13. *Игнатов, М. С.* Флора мхов средней части европейской России. – Т. 2: Fontinalaceae – Amblystegiaceae / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – М.: КМК, 2004. – С. 609–944 (Arctoa. – Т. 11. – Прил. 2).
14. *Ignatov, M. S.* Check-list of mosses of East Europe and North Asia / M. S. Ignatov, O. M. Afonina, E. A. Ignatova // Arctoa. – 2006. – Vol. 15. – P. 1–130.
15. *Потемкин, А. Д.* Печеночники и антоцеротовые России / А. Д. Потемкин, Е. В. Софронова. – СПб.; Якутск: Бостон-спектр, 2009. – Т. 1. – 368 с.
16. *Рыковский, Г. Ф.* Происхождение и эволюция мохообразных / Г. Ф. Рыковский. – Минск: Беларус. навука, 2011. – 433 с.
17. *Stebel, A.* Mosses of the pieniny range (Polish Western Carpatians) / A. Stebel, R. Ochyra, G. Voncina. – Poznan: Sorus, 2010. – 214 p.
18. *Бойко, М. Ф.* Анализ бриофлоры степной зоны Европы / М. Ф. Бойко. – Киев: Фитосоцицентр, 1999. – С. 72–84.
19. *Gimingham, C. H.* Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities / C. H. Gimingham, W. M. Robertson // Transaction of the British Briol. Soc. – 1950. – Vol. 1, N 4. – P. 330–344.

Поступила в редакцию 27.07.2015