

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 382.32 (4-11)
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2021-66-4-433-443>

Поступила в редакцию 02.04.2021
Received 02.04.2021

О. М. Масловский

*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
Минск, Республика Беларусь*

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ БРИОФЛОРИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Аннотация. Для оценки пространственного распределения видов мохообразных на территории Восточной Европы было проанализировано более 53 000 местонахождений 1296 видов по 397 квадратам размером 100×100 км. По частоте встречаемости в Восточной Европе преобладают редкие (от 6 до 25 квадратов) и очень редкие (от 1 до 5 квадратов) виды. Показано, что более 60 % таксономического разнообразия мохообразных находится в угрожаемом или близком к угрожаемому состоянию на территории региона. На основании биогеографического районирования выделено 6 регионов (альпийский, арктический, бореальный, неморальный, аридный, субтропический) и 12 субрегионов. Показаны особенности таксономического разнообразия мохообразных регионов и субрегионов, приведены характерные виды и выявлены центры концентрации видового биоразнообразия бриофитов в Восточной Европе. Только в одном субрегионе присутствуют 162 вида, во всех регионах и субрегионах встречаются 68 таксонов мохообразных. Максимальное видовое разнообразие наблюдается в альпийском регионе (1066 видов), что объясняется общим характером биологических особенностей мохообразных, разнообразием экологических условий в данном регионе и наличием на территории Восточной Европы 4 различных в географическом отношении горных субрегионов: запад Кольского полуострова, Урал, Карпаты и предгорья Кавказа.

Ключевые слова: мохообразные, Восточная Европа, бриофлора, таксономический анализ, биоразнообразие, биогеография, бриофлористические комплексы

Для цитирования: Масловский, О. М. Таксономический анализ бриофлористических комплексов Восточной Европы / О. М. Масловский // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2021. – Т. 66, № 4. – С. 433–443. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2021-66-4-433-443>

Oleg M. Maslovsky

V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

TAXONOMIC ANALYSIS OF BRYOFLORESTIC COMPLEXES OF EASTERN EUROPE

Abstract. To assess the spatial distribution of bryophyte species in Eastern Europe, more than 53,000 localities of 1296 species were analyzed in 397 squares of 100×100 km. In terms of frequency of occurrence, rare species (from 6 to 25 squares) and very rare (from 1 to 5 squares) prevail in Eastern Europe. It was shown that more than 60 % of the taxonomic diversity of bryophytes is in a threatened or close to threatened state in the region. Based on biogeographic zoning, 6 regions (alpine, arctic, boreal, nemoral, arid, subtropical) and 12 subregions were identified. The characteristics of the taxonomic diversity of bryophyte regions and subregions are given, specific species are given and the centers of concentration of bryophyte species diversity in Eastern Europe are identified. There are 162 species in only one subregion, and 68 bryophyte taxa are found in all regions and subregions. The maximum species diversity is observed in the Alpine region (1066 species), which is explained by the general nature of the biological characteristics of bryophytes, the variety of ecological conditions in this region and the presence in Eastern Europe of 4 geographically different mountain subregions: the west of the Kola Peninsula, the Urals, the Carpathians and the foothills of the Caucasus.

Keywords: bryophytes, Eastern Europe, bryoflora, taxonomic analysis, biodiversity, biogeography, bryofloristic complexes

For citation: Maslovsky O. M. Taxonomic analysis of bryofloristic complexes of Eastern Europe. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2021, vol. 66, no. 4, pp. 433–443 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2021-66-4-433-443>

Введение. Флористические объекты приурочены к определенным территориям и являются частями геосистем, находясь в тесной взаимосвязи с другими ее компонентами. Ранее [1] нами были показаны иерархический характер и связь флористических объектов с определенным рангом геосистем, поэтому целесообразно их изучение и сопоставление проводить по единицам

физико-географического районирования, поскольку это позволяет соблюдать целостность и естественность объекта как в пространственном, так и во временном отношении.

В то же время большая часть материала, накопленного на сегодняшний день, относится к территориям, которые выделялись совсем по другим критериям (например, политико-административные единицы, бассейны рек, заповедные объекты, окрестности населенных пунктов и т. п.). Проведение исследований на этих территориях по-своему важно, однако их сопоставление очень затруднено.

Выйти из этого положения можно двумя путями. Во-первых, используя традиционные приемы анализа примерно равных по площади территорий. Это не всегда корректно, но все-таки дает информацию о видовом богатстве, относительной степени сходства и ряде экологических и географических особенностей. Во-вторых, путем вычисления внутри каждой территории естественных контуров одного ранга и проведения отдельного сравнения по ним. Пожалуй, второй путь наиболее оптимальный.

Для изучения истории формирования бриофлоры Беларуси, оценки ее современного состояния и прогнозирования развития в условиях усиления антропогенного воздействия необходимо рассмотреть ее в более широком пространственно-зональном аспекте. В связи с тем что территория Беларуси находится в месте соприкосновения различных природных зон и ее бриофлора представлена различными по происхождению видами, целесообразно рассмотреть бриофлористические комплексы Беларуси в контексте системы бриофлор Восточной Европы.

Цель работы – провести анализ таксономической структуры бриофлористических комплексов Восточной Европы.

Объекты и методы исследования. Для оценки пространственного распределения мохообразных на территории Восточной Европы было проанализировано более 80 000 местонахождений 1296 видов по 397 квадратам размером 100×100 км, т. е. фактически оценивалась плотность распределения количества видов на единицу площади (10 000 км²). Картирование мохообразных осуществлялось путем обработки литературных источников, гербарных материалов и полевых исследований, а также с помощью базовой системы географических карт – Универсального поперечного Меркатора (UTM), который используется для издания Атласа *Florae Europaeae* для сосудистых растений [2]. Географические границы Европы определены нами также по данному изданию (в состав Европы входит только северная часть Кавказа). Картирование арктических островов не включено в цели нашей работы и может быть предметом отдельного исследования.

Полевые флористические исследования проводились автором на территории Беларуси и в ряде регионов Восточной Европы (Литва, Карпаты, Крым, Предуралье, Центрально-лесной заповедник, Кольский полуостров и др.).

Было обработано более 700 литературных источников, в том числе обобщающие публикации о бриофлоре бывшего СССР [3–5], Беларуси [6, 7], Украины [8, 9], Литвы [10], Латвии [11, 12], Эстонии [13], Молдовы [14], России [15–17], многие региональные сводки красных книг. Список основной части базовой литературы представлен в работе [18].

Конечно, полное картографирование всех известных мест распространения бриофитов на такой большой территории, как Восточная Европа, невозможно, поскольку объем бриологической литературы и конкретных данных постоянно растет. В то же время собранная информация дает представление о пространственном распределении видового разнообразия данного региона.

В соответствии с картой биогеографического районирования Европы [19] на территории Восточной Европы было выделено 5 регионов (альпийский, арктический, бореальный, неморальный, аридный). Внутри этих регионов, согласно более детализированной Биогеографической карте Европы [20], также были выделены ряд субрегионов, а также черноморский субтропический регион, что отражало, соответственно, океанические и континентальные особенности.

Таким образом, проведен анализ распространения мохообразных на территории Восточной Европы в следующих регионах и субрегионах (рис. 1): **арктическом** (ARC); **альпийском** (ALP), включая APL1 (запад Кольского полуострова), ALP2 (Урал), ALP3 (Карпаты), ALP4 (предгорья Кавказа); **бореальном** (BOR), включая BOR-KAR (Карелия), BOR-PRI (Прибалтика, северо-запад Беларуси и Российской Федерации), BOR-TAI (северо-восток Беларуси, восточная часть таежной

зоны Российской Федерации); **неморальном** (NEM), подразделяющимся на западный (NEM-ZAP), центральный (NEM-CEN) и восточный (NEM-EAS) субрегионы; **аридном** (ARI), включая западный (ARI-STR) и прикаспийский (ARI-CAS); **черноморском** (BLS).

Республика Беларусь расположена на территории двух регионов – бореальном и неморальном и четырех субрегионов – бореально-прибалтийском (BOR-PRI), бореально-таежном (BOR-TAI), неморально-западном (NEM-ZAP) и неморально-центральном (NEM-CEN).

Результаты и их обсуждение. В целом бриофлора Восточной Европы насчитывает 1296 видов, подвидов и разновидностей мохообразных растений, относящихся к антоцеротовым (3 вида), печеночникам (308), андреевым (9), сфагновым (42) и бриевым (934 вида) мхам. Кроме того, 11 видов приводятся в регионе, но исключительно вне территории нашего исследования (восточно-европейские арктические острова, а также 16 видов на Кавказе).

Распространение на территории региона таких видов с неясным систематическим статусом, как *Anthoceros punctatus* L., *Marchantia polymorpha* ssp. *ruderalis* Bischl. & Boisselier, *Moerckia flotoviana* (Nees) Schiffn., *Riccia crystallina* L. emend. Raddi, *R. perennis* Steph., *Scapania brevicaulis* J. Taylor, *Encalypta pilifera* Funck, *Sciuro-hypnum curtum* (Lindb.) Ignatov, требует дополнительных исследований.

Некоторые таксоны отмечаются для территории Восточной Европы, но их местонахождения были указаны недостаточно точно для однозначного картирования. Это *Lophozia ciliata* Damsh., L. Söderstr. & H. Weibull, *L. heteromorpha* R. M. Schust. & Damsh., *L. pellucida* var. *minor* R. M. Schust., *Metzgeria leptoneura* Spruce, *Scapania curta* var. *grandiretis* R. M. Schust., *Atrichum crispum* (James) Sull., *Crossidium crassinerve* (De Not.) Jur., *Ephemerum crassinervium* (Schwägr.) Hampe, *E. crassinervium* subsp. *sessile* (Bruch) Holyoak, *Hygrohypnum subeugyrium* (Renauld & Cardot) Broth., *Hymenostylium gracillimum* (Nees & Hornsch.) Köckinger & Jan Kučera, *Myuroclada maximoviczii* (G. G. Borshch.) Steere & W. B. Schofield, *Plagiothecium denticulatum* var. *obtusifolium* (Turner) Moore, *Schistidium venetum* H. N. Blom. Все эти таксоны не учтены при анализе их распределения по регионам.

По частоте встречаемости на территории Восточной Европы (рис. 2) преобладают редкие виды (от 6 до 25 квадратов), их более 400. Немного меньше очень редких видов (от 1 до 5 квадратов). Таким образом, более 60 % таксономического разнообразия мохообразных находится в угрожаемом или близком к угрожаемому состоянию на территории региона. Изредка встречающихся видов (от 26 до 50 квадратов) – 186. Количество нередко, часто и очень часто встречающихся видов постепенно снижается.

Распределение видов мохообразных Восточной Европы по регионам и субрегионам представлено на рис. 3.

Максимальное видовое разнообразие наблюдается в альпийском регионе (1066 видов), что объясняется общим характером биологических особенностей мохообразных, разнообразием экологических условий в данном регионе и наличием на территории Восточной Европы 4 различных в географическом отношении горных субрегионов: запад Кольского полуострова, Урал, Карпаты и предгорья Кавказа. Среди них наибольшим видовым разнообразием (726 видов) отличаются Уральские горы (ALP-2), протянувшиеся с севера на юг и примыкающие ко всем широтным зонам региона. Немногим меньшим разнообразием характеризуются Карпаты (ALP-3)

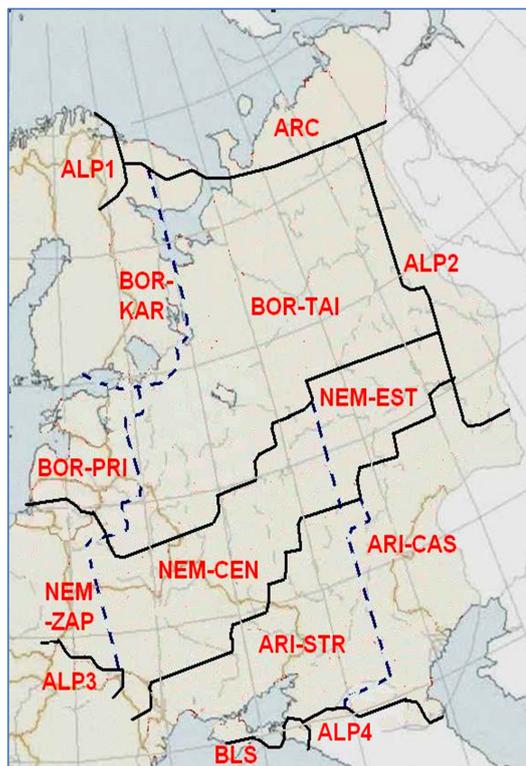


Рис. 1. Биogeографические регионы и субрегионы Восточной Европы

Fig. 1. Biogeographic regions and sub-regions of Eastern Europe

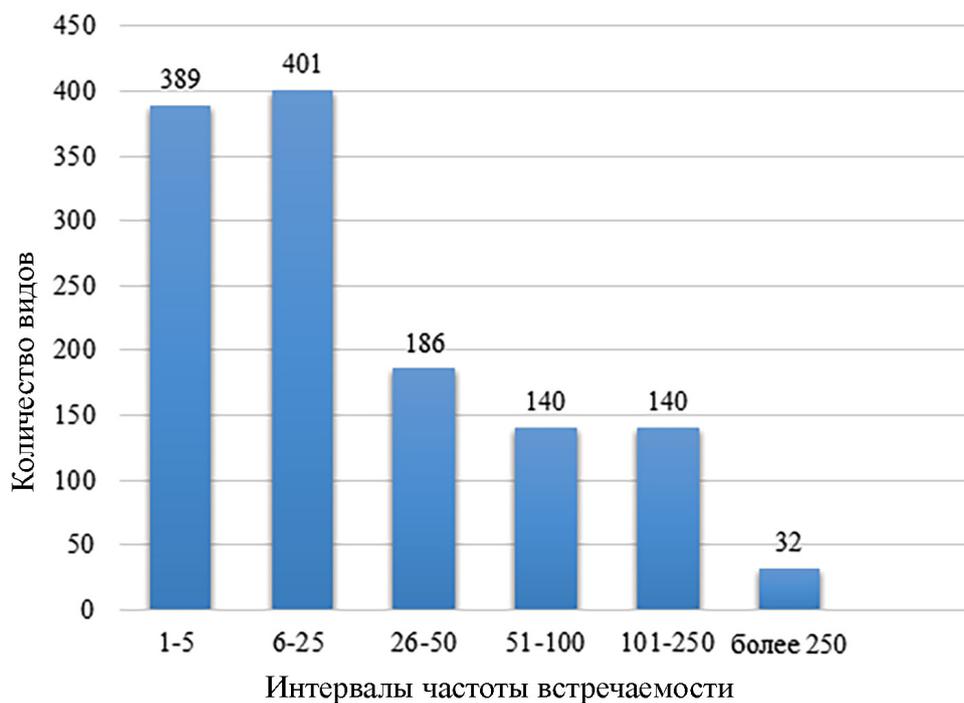


Рис. 2. Распределение видов мохообразных Восточной Европы по частоте встречаемости

Fig. 2. Distribution of bryophyte species of Eastern Europe by frequency intervals

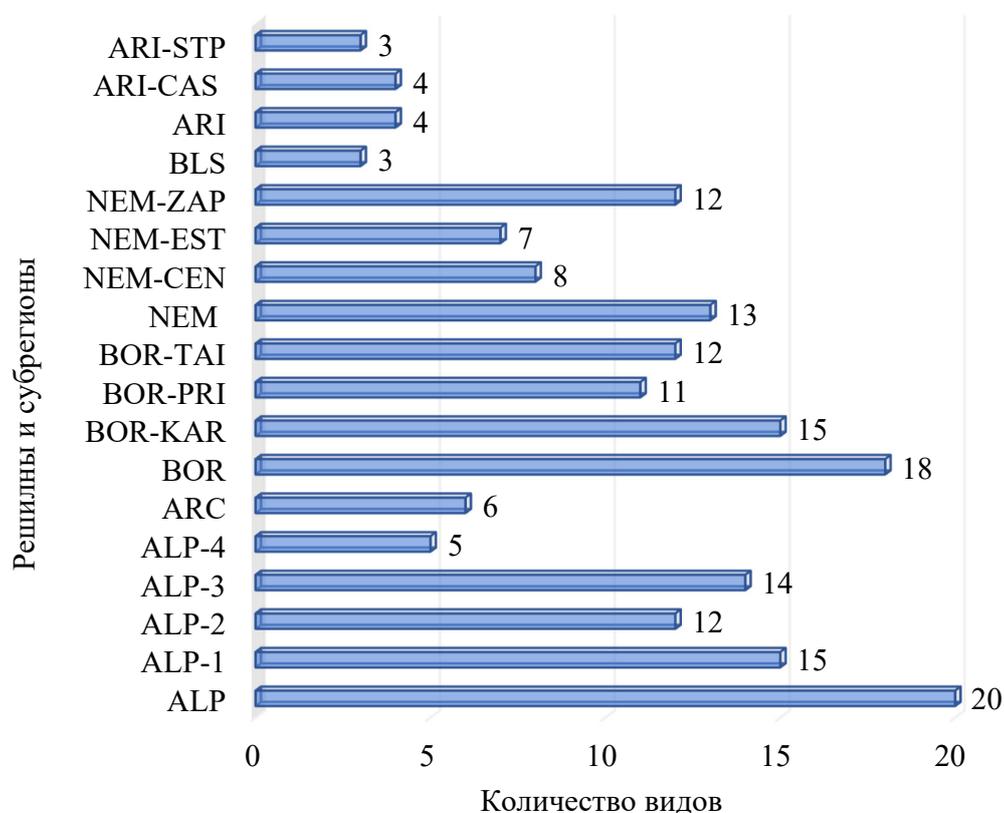


Рис. 3. Распределение видов мохообразных Восточной Европы по регионам и субрегионам

Fig. 3. Distribution of the number of species of bryophytes in Eastern Europe by region and subregion

и европейская часть Кавказа (ALP-4) – 706 и 621 видов соответственно. Наименьшим видовым разнообразием среди горных субрегионов отличается ALP-1 (запад Кольского полуострова) – 463 вида.

Повышенное видовое разнообразие наблюдается также на территории самого большого по площади региона – бореального. Здесь отмечено 1013 видов, причем в бореально-карельском субрегионе (BOR-KAR) выявлено 845 видов, бореально-таежном (BOR-TAI) – 763, бореально-прибалтийском (BOR-PRI) – 665.

Значительно меньше видовое разнообразие в неморальном регионе (716 видов), протянувшимся в Восточной Европе узкой полосой с юго-запада до востока. Наиболее большой по площади среди неморальных субрегионов – BOR-CEN (насчитывает и наибольшее количество видов – 612).

Средним видовым биоразнообразием характеризуются арктический (ARC) и черноморский (BLS) регионы (536 и 513 видов соответственно).

Минимально видовое разнообразие (477 видов) в аридном регионе.

Различается видовое разнообразие по регионам и субрегионам и в крупных таксономических группах (рис. 4, 5). Среди печеночников и антоцеротовых, в силу их эволюционных, биологических и экологических особенностей, а также значительной большей, в отличие от мхов, зависимости от капельно-жидкой влаги, видовое разнообразие минимально в континентальных аридных субрегионах (аридно-каспийский – всего 19 видов, аридно-степной – 35) и смещается в целом от горных территорий (241 вид) к типичным бореальным условиям (260 видов).

Во всех регионах и субрегионах встречаются следующие 68 таксонов мохообразных: *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vain., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen, *Brachythecium albicans* (Hedw.) Bruch et al., *B. campestre* (Müll. Hal.)

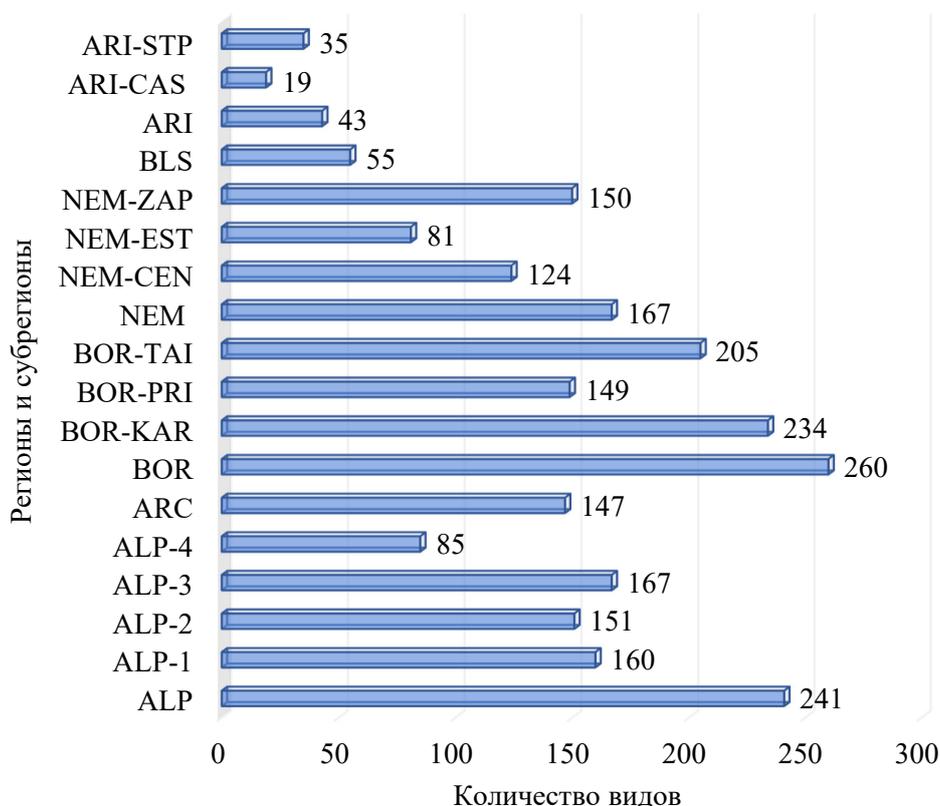


Рис. 4. Количественное распределение видов печеночников и антоцеротовых Восточной Европы по регионам и субрегионам

Fig. 4. Distribution of the number of species of liverworts and anthocerototes of Eastern Europe by regions and subregions

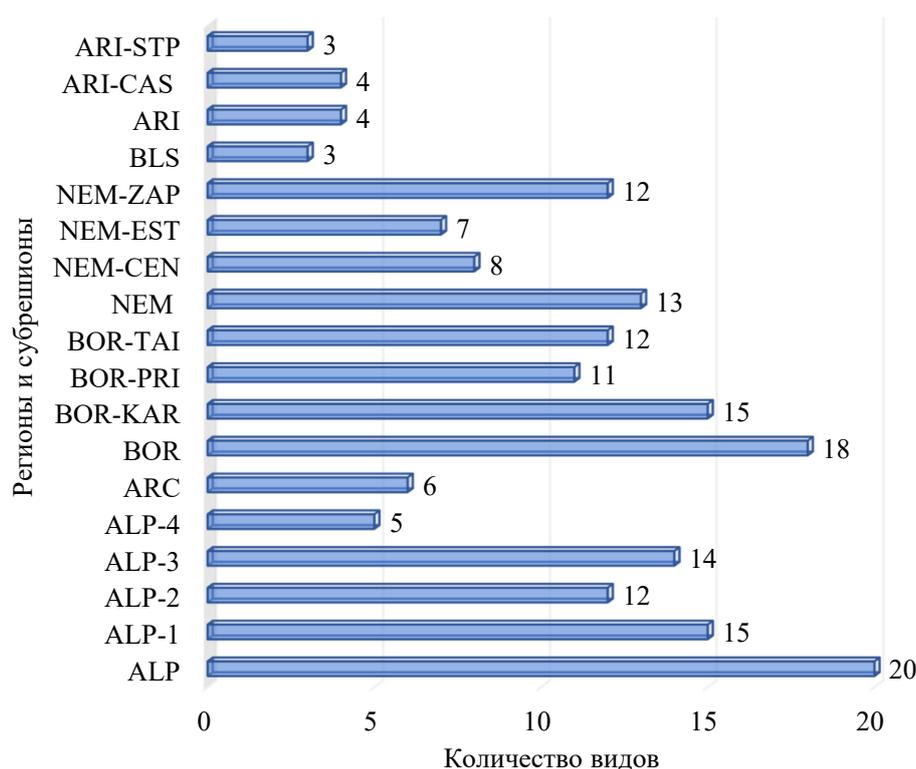


Рис. 5. Количественное распределение видов мхов Восточной Европы по регионам и субрегионам

Fig. 5. Distribution of the number of mosses of Eastern Europe by regions and subregions

Bruch et al., *B. rivulare* Bruch et al., *B. salebrosum* (F. Weber & D. Mohr) Bruch et al., *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (Hedw.) P. C. Chen, *Bryum caespiticium* Hedw., *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., *Calliergonella lindbergii* (Mitt.) Hedenäs, *Campylium protensum* (Brid.) Kindb., *Campylidium sommerfeltii* (Myrin) Ochyra, *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr, *Dicranum montanum* Hedw., *D. polysetum* Sw., *D. scoparium* Hedw., *Didymodon rigidulus* Hedw., *Drepanocladus polygamus* (Schimp.) Hedenäs, *D. sendtneri* (Schimp. ex H. Müll.) Warnst., *Encalypta streptocarpa* Hedw., *Fontinalis antipyretica* Hedw., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson, *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst., *Leskea polycarpa* Hedw., *Mnium marginatum* (Dicks.) P. Beauv., *M. stellare* Hedw., *Philonotis caespitosa* Jur., *P. fontana* (Hedw.) Brid., *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. J. Kop., *P. medium* (Bruch et al.) T. J. Kop., *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Bruch et al., *P. laetum* Bruch et al., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv., *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb., *P. nutans* (Hedw.) Lindb., *P. wahlenbergii* (F. Weber & D. Mohr) A. L. Andrews, *Polytrichum commune* Hedw., *P. juniperinum* Hedw., *P. longisetum* Sw. ex Brid., *P. piliferum* Hedw., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Ptychostomum capillare* (Hedw.) Holyoak & N. Pedersen, *P. pseudotriquetrum* (Hedw.) J. R. Spence & H. P. Ramsay ex Holyoak & N. Pedersen, *Pylasia polyantha* (Hedw.) Bruch et al., *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid., *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. J. Kop., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Sarmentypnum exannulatum* (Bruch et al.) Hedenäs, *Schistidium apocarpum* (Hedw.) Bruch et al., *Sciuro-hypnum populeum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen, *S. reflexum* (Starke) Ignatov & Huttunen, *S. starkei* (Brid.) Ignatov & Huttunen, *Sphagnum capilifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. centrale* C. Jens., *S. girgensohnii* Russow, *S. magellanicum* Brid., *S. platyphyllum* (Lindb. ex Braithw.) Warnst., *S. squarrosum* Crome, *S. subsecundum* Nees, *S. teres* (Schimp.) Ångstr., *Syntrichia ruralis* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr и *Tetraphis pellucida* Hedw.

Кроме того, во всех регионах (но не во всех субрегионах) присутствуют 66 видов: *Aneura pinguis* (L.) Dumort., *Barbilophozia barbata* (Schmidel ex Schreb.) Loeske, *Conocephalum conicum* (L.)

Dumort., *Lophocolea minor* Nees, *Marchantia polymorpha* L., *Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., *Amblystegium serpens* (Hedw.) Bruch et al., *Amphidium mougeotii* (Bruch et al.) Schimp., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Taylor, *Bartramia ithyphylla* Brid., *Brachythecium capillaceum* (F. Weber & D. Mohr) Giacom., *B. mildeanum* (Schimp.) Schimp., *Bryum argenteum* Hedw., *Buxbaumia aphylla* Hedw., *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb., *Campylium stellatum* (Hedw.) C. E. O. Jensen, *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce, *Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt., *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp., *Dicranella schreberiana* (Hedw.) Hilf. ex H. A. Crum & L. E. Anderson, *D. subulata* (Hedw.) Schimp., *D. varia* (Hedw.) Schimp., *Dicranum flexicaule* Brid., *D. fuscescens* Turner, *Distichium capillaceum* (Hedw.) Bruch et al., *Ditrichum flexicaule* (Schwägr.) Hampe, *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst., *Encalypta ciliate* Hedw., *E. rhabdocarpa* Schwägr., *Eurhynchiastrum pulchellum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen, *Fissidens adianthoides* Hedw., *F. bryoides* Hedw., *F. exilis* Hedw., *Funaria hygrometrica* Hedw., *Grimmia ovalis* (Hedw.) Lindb., *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs., *Homalothecium sericeum* (Hedw.) Bruch et al., *Hygrohypnum luridum* (Hedw.) Jenn., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Neckera pennata* Hedw., *Orthotrichum anomalum* Hedw., *Palustriella decipiens* (De Not.) Ochyra, *Plagiomnium affine* (Blandow ex Funck) T. J. Kop., *P. cuspidatum* (Hedw.) T. J. Kop., *Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Z. Iwats., *P. nemorale* (Mitt.) A. Jaeger, *Pseudoleskeella nervosa* (Brid.) Nyholm, *Ptychostomum pallescens* (Schleich. ex Schwägr.) J. R. Spence, *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr., *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst., *Sphagnum angustifolium* C. E. O. Jensen ex Russow C. E. O. Jensen, *S. balticum* (Russow) C. E. O. Jensen, *S. compactum* Lam. & DC., *S. contortum* Schultz, *S. fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr., *S. flexuosum* Dozy & Molk., *S. rubellum* Wilson, *S. russowii* Warnst., *S. warnstorffii* Russow, *Timmia bavarica* Hessel., *T. megapolitana* Hedw., *Tortella tortuosa* (Hedw.) Limpr., *Tortula hoppeana* (Schultz) Ochyra, *T. mucronifolia* Schwägr., *Trichostomum crispulum* Bruch, *Warnstorffia fluitans* (Hedw.) Loeske.

Только в одном субрегионе отмечено 162 вида. Их распределение представлено на рис. 6.

Максимальной видовой специфичностью в системе бриофлор Восточной Европы обладают горные субрегионы, особенно Кавказ (ALP-4). Здесь отмечено 33 бриофита (20 % от общего числа специфичных видов), встречающиеся только в этом субрегионе: *Frullania parvistipula* Steph., *Jubula hutchinsiae* subsp. *javanica* (Steph.) Verd., *Lophozia lantratoviae* Bakalin, *Nardia compressa* (Hook.) Gray, *Andreaea heinemannii* Hampe & Müll. Hal., *Bryoerythrophyllum rubrum* (Jur. ex Geh.) P. C. Chen, *Bryum caucasicum* (Schimp. ex Broth.) C. J. Cox & Hedd., *Didymodon cordatus* Jur., *D. perobtus* Broth., *Entodon challengerii* (Par.) Card., *Entosthodon handelii* (Schiffn.) Laz., *Eurhynchi-*

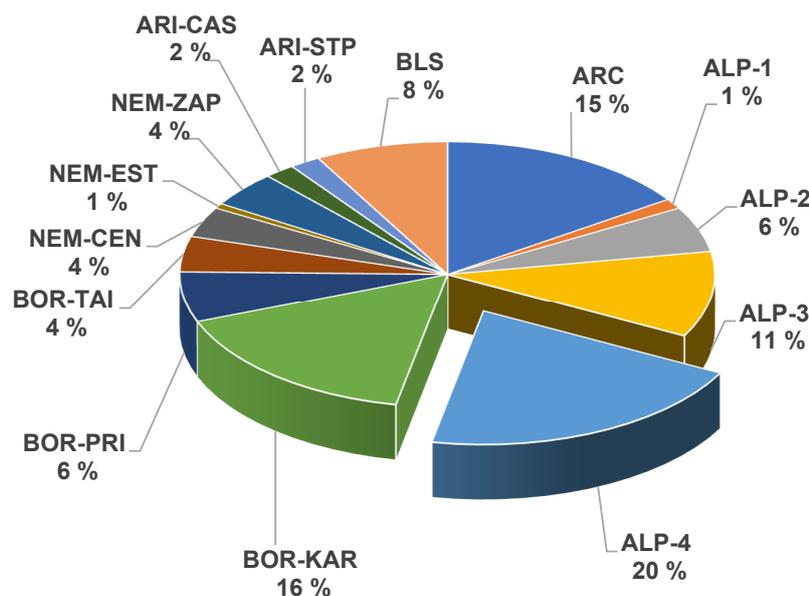


Рис. 6. Распределение видов мохообразных, встречающихся только в одном субрегионе Восточной Европы

Fig. 6. Distribution of species of bryophytes, found in only one subregion in Eastern Europe

adelphus eustegius (Besch.) Ignatov & Huttunen, *Hilpertia velenovskyi* (Schiffner) R. H. Zander, *Indusiella thianshanica* Broth. & Müll. Hal., *Jaffueliobryum latifolium* (Lindb. et Arnell) Thér., *Leptodontium flexifolium* (Dicks.) Hampe., *Lindbergia dagestanica* Ignatova & Ignatov, *L. grandiretis* (Lindb. ex Broth.) Ignatov & Ignatova, *Molendoa schliephackei* (Limpr. ex Schlieph.) R. H. Zander, *Oreas martiana* (Hoppe & Hornsch.) Brid., *Orthotrichum callistomum* Fisch.-Oost. ex Bruch et al., *O. vladikavkanum* Venturi, *Oxyrrhynchium pumilum* (Wilson) Loeske, *Philonotis rigida* Brid., *Pogonatum inflexum* (Lindb.) Sande Lac., *Schistidium marginale* H. H. Blom, Bedn.-Ochyra & Ochyra, *S. obscurum* H. H. Blom, Köckinger & Ignatova, *S. sinensiacarpum* (Müll. Hal.) Ochyra, *S. subflaccidum* (Kindb.) H. H. Blom, *S. succulentum* Ignatova & H. H. Blom, *Syntrichia papillosissima* (Copp.) Loeske, *S. pseudohandelii* (J. Fröhl.) S. Agnew & Vondr. и *Thamnobryum neckeroides* (Hook.) E. Lawton.

Также достаточно много (18) специфических видов в Карпатах (ALP-4): *Frullania jackii* Gottsche, *Gymnomitrium adustum* Nees emend. Limpr., *Metzgeria hamata* Lindb., *Porella baueri* (Schiffn.) C. E. O. Jensen, *Scapania helvetica* Gottsche, *Bryoerythrophyllum alpigenum* (Vent.) P. C. Chen, *Campylopus gracilis* (Mitt.) A. Jaeger, *Campylostelium strictum* Solms, *C. saxicola* (F. Weber et D. Mohr) Bruch et Schimp., *Ditrichum subulatum* Hampe, *Grimmia fuscolutea* Hook., *Homalia webbiana* (Mont.) Schimp., *Isothecium holtii* Kindb., *Syntrichia latifolia* (Bruch ex Hartm.) Huebener, *Tetradontium ovatum* (Funck) Schwägr., *Ulota rehmannii* Jur., *Zygodon dentatus* (Limpr.) Kartt.

Значительно меньше по сравнению с другими горными субрегионами специфических видов: 8 на Урале (ALP-2) (*Asterella saccata* (Wahlenb.) A. Evans, *Brachythecium buchananii* (Hook.) A. Jaeg, *Fontinalis hypnoides* var. *duriaei* (Schimp.) Kindb., *Hygrohypnum styriacum* (Limpr.) Broth., *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium* (Geh.) Paris, *Molendoa tenuinervis* Limpr., *Orthotrichum pellucidum* Lindb., *Pohlia lutescens* (Limpr.) H. Lindb., *Timmia sibirica* Lindb. & Arnell) и всего 2 на западе Кольского полуострова (ALP-1) (*Scapania paradoxa* R. M. Schust. и *Ulota phylantha* Brid.).

Второе место (16 %) по видовой специфичности в системе бриофлор Восточной Европы занимает бореально-карельский таежный регион. Таких видов, произрастающих только в этом субрегионе, – 26 (*Aneura maxima* (Schiffn.) Steph., *A. mirabilis* (Malmb.) Wickett & Goffinet, *Barbilophozia sudetica* var. *anomala* (Schljakov) Schljakov s. str., *Cephaloziella stellulifera* (Taylor ex Spruce) Schiffn., *Fossombronina incurva* Lindb., *Gymnomitrium obtusum* Lindb., *Lophozia schusteriana* Schljakov, *Mesoptychia heterocolpos* var. *arctica* (S. W. Arnell) L. Söderstr. & Váňa, *Scapania degenii* Schiffn. ex Muell. Frib., *S. glaucocephala* (Taylor) Austin, *S. sphaerifera* H. Buch & Tuom., *Archidium alternifolium* (Hedw.) Mitt., *Bryum muehlenbeckii* Bruch & Schimp., *Didymodon icmadophyllus* (Schimp. ex C. Muell.) Saito., *Encalypta brevipes* Schljak., *Gymnostomum boreale* Nyholm & Hedenäs, *Oncophorus virens* var. *serratus* (Bruch & W. P. Schimper) Braithwaite, *Orthotrichum urnigerum* Myrin, *Sanionia georgicouninata* (Müll. Hal.) Ochyra & Hedenäs, *Schistidium canadense* (Dupr.) Ignatova & H. H. Blom, *S. subjulaceum* H. H. Blom, *S. tenerum* (J. E. Zetterst.) Nyholm, *S. trichodon* var. *nutans* H. H. Blom, *S. umbrosum* (J. E. Zetterst.) H. H. Blom, *Sciuro-hypnum dovrense* (Limpr.) Draper & Hedenäs, *Trematodon brevicollis* Hornsch. Обращает на себя внимание повышенное представительство специфических печеночников в данном субрегионе.

На фоне бореально-карельского субрегиона специфичность других таежных субрегионов крайне низкая: 10 в прибалтийском (*Mannia sibirica* (Muell. Frib.) Frye & L. Clark, *Riccia warnstorffii* Limpr. ex Warnst., *Bryum blindii* Bruch & Schimp., *B. marratii* Wilson, *Hedwigia stellata* Hedenäs, *Microbryum floerkeanum* (Weber & D. Mohr) Schimper, *Orthotrichum rupestre* var. *sturmii* (Hoppe & Hornsch.) Jur., *Thamnobryum subserratum* (Hook. ex Harv.) Nog. & Z. Iwats., *Tortella rigens* Alberts., *Zygodon stirtoni* Schimp.) и 7 в таежном (*Cephaloziella elegans* (Heeg) Schiffn. *Frullania oakesiana* Austin, *Schistochilopsis hyperarctica* (R. M. Schust.) Konstant., *Bryoerythrophyllum latinervium* (Holmen) Fedosov & Ignatova, *Hypnum cupressiforme* var. *heseleri* (Ando & Higuchi) M. O. Hill., *Leucodon pendulus* Lindb., *Sciuro-hypnum tromsoeense* (Kaurin & Arnell) Draper & Hedenäs).

Третье место в Восточной Европе по присутствию специфических видов занимает арктический регион (15 %). Таких видов здесь 25: *Asterella lindenberiana* Corda ex Nees) Lindb., *Calycularia laxa* Lindb. et H. Arnell., *Gymnocolea fascinifera* Potemkin, *Isopaches alboviridis* (R. M. Schust.) Schljakov, *Neoorthocaulis hyperboreus* (R. M. Schust.) L. Söderstr., De Roo & Hedd., *Radula prolifera*

Arnel, *Bartramia subulata* Bruch & Schimp., *Bryum bryoides* (R. Br.) Wijk & Margad, *Campylopus subulatus* Schimp. ex Milde, *Cinclidium latifolium* Lindb., *Cratoneuron curvicaule* G. Roth, *Drepanocladus arcticus* (R. S. Williams) Hedenäs, *D. brevifolius* (Lindb.) Warnst., *Hymenoloma mulhaceni* (Höhn.) Ochyra, *Orthotrichum holmenii* Lewinsky-Haapasaari, *Plagiothecium berggrenianum* Frisvoll, *Ptychostomum axel-blyttii* (H. Philib.) J. R. Spence, *Schistidium frissvollianum* H. H. Blom, *S. relictum* T. T. McIntosh, H. H. Blom & Ignatova, *Sphagnum lenense* Pohle, *S. orientale* L. I. Savicz, *S. perfoliatum* L. I. Savicz, *Stegonia latifolia* var. *pilifera* (Dicks.) Broth., *Tetraplodon paradoxus* (R. Br.) I. Hagen. *Tortella arctica* (Arnell) Crundw. & Nyholm.

Неморальные субрегионы достаточно бедны в этом отношении: неморально-центральный субрегион – 6 видов (*Bryum tenuisetum* Limpr., *Entodon cladorrhizans* (Hedw.) Müll. Hal., *Ephemerum recurvifolium* (Dicks.) Boulay., *Hypnum cupressiforme* var. *julaceum* Brid., *Tortula cuneifolia* (Dicks.) Turner., *T. ucrainica* (Laz.) R. H. Zander); неморально-западный субрегион – 7 (*Lejeunea patens* Lindb., *Barbula enderesii* Garov., *Funaria microstoma* Bruch ex Schimp., *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme* Brid., *H. cupressiforme* var. *tectorum* Brid., *H. jutlandicum* Holmen & E. Warncke, *Orthodontium lineare* Schwägr.), неморально-восточный – всего 1 вид (*Frullania inflata* Gottsche).

Достаточно высокой специфичностью характеризуется черноморский субрегион (8 %, или 13 видов), что подтверждает его выделение в качестве отдельного субрегиона. Только здесь произрастают *Cephaloziella turneri* (Hook.) Muell. Frib., *Mesoptychia turbinata* (Raddi) L. Söderstr. & Váňa, *Scapania aspera* M. Bernet & Bernet, *Southbya tophacea* (Spruce) Spruce, *Targionia hypophylla* L., *Bryum gemmiparum* De Not., *Cinclidotus riparius* (Host ex Brid.) Arn., *Cryphaeae heteromalla* (Hedw.) D. Mohr, *Fissidens rivularis* (Spruce) Schimp, *Habrodon perpusillus* (De Not.) Lindb., *Neckera menziesii* Drumm, *Plasteurhynchium meridionale* (Bruch et al.) M. Fleisch., *Tortella flavovirens* (Bruch) Broth.

Совсем немного, по три специфических вида, отмечены в аридно-каспийском (*Didymodon asperifolius* (Mitt.) H. A. Crum et al., *Lindbergia brachyptera* (Mitt.) Kindb., *Myuroclada longiramea* (Müll. Hal.) M. Li, Y. F. Wang, M. S. Ignatov & S. Huttunen) и аридно-степном (*Brachytheciastrum olympicum* (Jur.) Vanderp., Ignatov, Huttunen & Goffinet, *Homalothecium aureum* (Spruce) H. Rob., *Tortula transcaspica* Broth.) субрегионах.

Кроме того, перечисленные ниже виды присутствуют только в одном из регионов (но в разных субрегионах):

альпийский регион: *Cynodontium bruntonii* (Sm.) Bruch et al., *C. gracilescens* (F. Weber & D. Mohr) Schimp., *Dicranum dispersum* Engelmark, *Encalypta longicolla* Bruch, *Molendoa hornschuchiana* (Hook.) Lindb. ex Limpr., *Orthotrichum scanicum* Gronvall, *Schistidium echinatum* Ignatova & H. H. Blom, *Tayloria serrata* (Hedw.) Bruch et al., *Tetradontium brownianum* (Dicks.) Schwägr.;

бореальный регион: *Cephaloziella integrima* (Lindb.) Warnst., *Chiloscyphus profundus* (Nees) J. J. Engel & R. M. Schust., *Scapania lingulata* H. Buch, *Aongstroemia longipes* (Sommerf.) Bruch et al., *Bryum oblongum* Lindb., *Cinclidotus danubicus* Schiffn. & Baumgartner, *Dicranella schreberiana* var. *robusta* (Braithw.) Crum & Anderson, *D. staphelina* H. Whitehouse, *Meesia hexasticha* (Funck) Bruch, *Orthotrichum pylaisii* Brid., *Schistidium confusum* H. H. Blom, *Sphagnum affine* Renauld & Cardot;

неморальный регион: *Campylopus flexuosus* (Hedw.) Brid., *Ephemerum minutissimum* Lindb.;

аридный регион: *Microbryum rectum* (With.) R. H. Zander, *Syntrichia caninervis* var. *astrakhanica* Ignatov, Ignatova & Suragina, *Tortula brevissima* Schiffn.

Заключение. Проведенный таксономический анализ бриофлористических комплексов Восточной Европы выявил специфический характер видового состава отдельных регионов, позволил охарактеризовать их своеобразие, обусловленное эколого-биологическими особенностями мохообразных, спецификой природных условий, историей формирования и взаимодействия природных экосистем. Выделенные специфические виды бриофитов для каждого региона могут рассматриваться как индикаторы и модельные объекты для мониторинговых исследований динамики видового разнообразия мохообразных и различных процессов в природных комплексах. Полученные данные могут также служить основой для охраны бриофитов путем формирования региональных красных книг с учетом статуса и распространения отдельных видов на территории Восточной Европы.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Масловский, О. М. Эколого-географические особенности бриофлоры Беларуси в системе бриофлор Восточной Европы и вопросы охраны мохообразных / О. М. Масловский // Проблемы бриологии на рубеже веков : материалы междунар. совещания, посвящ. 90-летию со дня рождения Р. Н. Шлякова и И. И. Абрамова (Санкт-Петербург, 4–6 нояб. 2002 г.) / ред. А. Д. Потемкин. – СПб., 2002. – С. 43–45.
2. Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe / eds. J. Jalas, J. Suominen. – Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1972. – Vol. 1. – 121 p.
3. Ignatov, M. S. Check-list of mosses of the former USSR / M. S. Ignatov, O. M. Afonina // *Arctoa*. – 1992. – Vol. 1. – P. 1–85. <https://doi.org/10.15298/arctoa.01.01>
4. Check-list of mosses of East Europe and North Asia / M. S. Ignatov [et al.] // *Arctoa*. – 2006. – Vol. 15. – P. 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
5. Konstantinova, N. A. Check list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR / N. A. Konstantinova, A. D. Potemkin, R. N. Schljakov // *Arctoa*. – 1992. – Vol. 1. – P. 87–127. <https://doi.org/10.15298/arctoa.01.02>
6. Рыковский, Г. Ф. Флора Беларуси. Мохообразные : в 2 т. / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский. – Минск : Техналогія, 2004. – Т. 1 : *Andreaeopsida – Bryopsida*. – 439 с.
7. Рыковский, Г. Ф. Флора Беларуси. Мохообразные : в 2 т. / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский. – Минск : Беларус. навука, 2009. – Т. 2 : *Hepaticopsida – Sphagnopsida*. – 213 с.
8. Бачурина, Г. Ф. Флора мохів Української РСР : у 4 вип. / Г. Ф. Бачурина, В. Н. Мельничук. – Київ : Наук. думка ; Академ-періодика, 1987–2003. Вип. 1. – 1987. – 180 с. ; Вип. 2. – 1988. – 180 с. ; Вип. 3. – 1989. – 176 с. ; Вип. 4. – 2003. – 255 с.
9. Бойко, М. Ф. Чекліст мохоподібних України / М. Ф. Бойко. – Херсон : Айлант, 2008. – 232 с.
10. Jukoniene, I. Lietuvos kiminali irzaliuosios samanios / I. Jukoniene. – Vilnius : Botanikos instituto leidykla, 2003. – 402 p.
11. Аболинь, А. А. Листостебельные мхи Латвийской ССР / А. А. Аболинь. – Рига : Зинатне, 1965. – 331 с.
12. Āboliņa, A. A. Latvijas sūnu saraksts [List of bryophytes of Latvia] / A. A. Āboliņa // *Latvijas veģetācija*. – 2001. – Vol. 3. – P. 47–87.
13. Eesti sammalde m ää raja [Handbook of Estonian bryophytes] / N. Ingerpuu [et al.]. – Tartu : ERMÜ ZBI esti Loodusfoto, 1998. – 239 p.
14. Симонов, Г. П. Определение листостебельных мхов Молдавской ССР / Г. П. Симонов. – Кишинев : Штиинца, 1978. – 168 с.
15. Игнатов, М. С. Флора мхов Средней России : в 2 т. / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – М. : КМК, 2003–2004.
16. Потёмкин, А. Д. Печеночники и антоцеротовые России / А. Д. Потёмкин, Е. В. Софронова. – СПб. ; Якутск : Бостон-Спектр, 2009. – Т. 1. – 368 с.
17. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia / N. A. Konstantinova [et al.] // *Arctoa*. – 2009. – Vol. 18. – P. 1–64. <https://doi.org/10.15298/arctoa.18.01>
18. Maslovsky, O. M. Atlas of rare and threatened bryophytes of Eastern Europe as candidates to new European Red List / O. M. Maslovsky. – Minsk : Belorusskaya nauka, 2017. – 101 p.
19. Biogeographic regions in Europe [Electronic resource] // European Environment Agency. – Mode of access: <https://www.arcgis.com/home/item.html?id=a1d1d13131c34d64ab3984ebbd921f7b>. – Date of access: 21.08.2021.
20. Rivas-Martínez, S. Biogeographic Map of Europe (2004, March 4) [Electronic resource] / S. Rivas-Martínez, A. Penas, T. E. Díaz. – Mode of access: https://www.globalbioclimatics.org/form/bg_map/index.htm. – Date of access: 21.08.2021.

References

1. Maslovsky O. M. Ecological-geographical features of Belarus bryoflora in system of bryofloras of East Europe and questions of protection of bryophytes. *Problemy briologii na rubezhe vekov: materialy mezhdunarodnogo soveshchaniya, posvyashchennogo 90-letiyu so dnya rozhdeniya Romana Nikolaevicha Shlyakova i Ivana Ivanovicha Abramova (Sankt-Peterburg, 4–6 noyabrya 2002 goda)* [Problems of bryology at the turn of the century: materials of the International meeting dedicated to the 90th anniversary of the birth of Roman Nikolaevich Shlyakov and Ivan Ivanovich Abramov (St. Petersburg, November 4–6, 2002)]. Saint Petersburg, 2002, pp. 43–45 (in Russian).
2. *Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe. Vol. 1.* Cambridge, Cambridge University Press, 1972. 121 p.
3. Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR. *Arctoa*, 1992, vol. 1, pp. 1–85. <https://doi.org/10.15298/arctoa.01.01>
4. Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A. A., Akatova T. V., Baisheva E. Z. [et al.]. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*, 2006, vol. 15, pp. 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
5. Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. N. Check list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR. *Arctoa*, 1992, vol. 1, pp. 87–127. <https://doi.org/10.15298/arctoa.01.02>
6. Rykovskii G. F., Maslovskii O. M. *Flora of Belarus. Bryophyta. Vol. 1. Andreaeopsida – Bryopsida*. Minsk, Tekhnologiya Publ., 2004. 439 p. (in Russian).
7. Rykovskii G. F., Maslovskii O. M. *Flora of Belarus. Bryophyta. Vol. 2. Hepaticopsida – Sphagnopsida*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2009. 213 p. (in Russian).
8. Bachurina G. F., Mel'nychuk V. N. *Flora of mosses of the Ukrainian SSR. 4 iss.* Kiev, Navukova Dumka Publ., Akadem-periodika Publ., 1987–2003 (in Russian).

9. Boiko M. F. *Checklist of mosses of Ukraine*. Kherson, Ailant Publ., 2008. 232 p. (in Russian).
10. Jukoniene I. *Lietuvos kiminiai ir zaliosios samanės*. Vilnius, Botanikos instituto leidykla Publ., 2003. 402 p.
11. Abolin' A. A. *Leaf mosses of the Latvian SSR*. Riga, Zinatne Publ., 1965. 331 p. (in Russian).
12. Āboliņa A. A. Latvijas sūnu saraksts [List of bryophytes of Latvia]. *Latvijas veģetācija*, 2001, vol. 3, pp. 47–87.
13. Ingerpuu N., Kalda A., Kannukene L., Krall H., Leis M., Vellak K. *Eesti sammalde m ää raja [Handbook of Estonian bryophytes]*. Tartu, ERMÜ ZBI esti Loodusfoto Publ., 1998. 239 p.
14. Simonov G. P. *Determination of leafy mosses of the Moldavian SSR*. Kishinev, Shtiintsa Publ., 1978. 168 p. (in Russian).
15. Ignatov M. S., Ignatova E. A. *Flora of mosses of Central Russia. 2 vol.* Moscow, KMK Publ., 2003–2004 (in Russian).
16. Potemkin A. D., Sofronova E. V. *Liverworts and anthocerotcs of Russia. Vol. 1.* St. Petersburg, Yakutsk, Boston-Spektr Publ., 2009. 368 p. (in Russian).
17. Konstantinova N. A., Bakalin V. A., Andrejeva E. N., Bezgodov A. G., Borovichev E. A., Dulin M. V., Mamontov Y. S. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia. *Arctoa*, 2009, vol. 18, pp. 1–64. <https://doi.org/10.15298/arctoa.18.01>
18. Maslovsky O. M. *Atlas of rare and threatened bryophytes of Eastern Europe as candidates to new European Red List*. Minsk, Belorusskaya nauka Publ., 2017. 101 p.
19. Biogeographic regions in Europe. *European Environment Agency*. Available at: <https://www.arcgis.com/home/item.html?id=a1d1d13131c34d64ab3984ebbd921f7b> (accessed 21.08.2021).
20. Rivas-Martínez S., Penas A., Díaz T. E. *Biogeographic Map of Europe (2004, March 4)*. Available at: https://www.globalbioclimatics.org/form/bg_map/index.htm (accessed 21.08.2021).

Информация об авторе

Масловский Олег Мечиславович – канд. биол. наук, заведующий сектором. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: oleg.maslovsky@tut.by

Information about the author

Oleg M. Maslovsky – Ph. D. (Biol.), Head of the Sector. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: oleg.maslovsky@tut.by