

А. А. Сакович¹, М. С. Малько², Г. Ф. Рыковский³¹Гродненский государственный университет имени Янки Купалы, Гродно, Беларусь²Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, Беларусь³Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича
Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь**ХОРОЛОГИЯ БРИОФЛОРЫ ПОЛЕСЬЯ: ДОЛГОТНАЯ СТРУКТУРА**

Аннотация. Продолжение цикла публикаций по мохообразным Полесского региона (Беларусь, Украина, Россия). Рассмотрена долготная структура мохообразных Полесского региона, в результате анализа которого выделено 11 основных типов распространения и 10 промежуточных, а также группа гемикосмополитов и космополитов. Согласно долготной классификации, наибольшее количество видов приходится на широкоареальные бриофиты (циркумполярные, евро-азиатско-североамериканские, голарктические) – 56,6 %. Особенности географического расположения Полесья подчеркивают приокеанические (7,8 %) и европейские (4,6 %) бриофиты, обогащающие разнообразие бриофлоры региона. Вынесено предположение об основных миграционных путях неморальной бриофлоры, имеющих три основных направления (южное, юго- и северо-западное).

Ключевые слова: мохообразные, географический анализ, долготная структура, Полесье, геоэлемент, ареал, классификация, циркумполярный, приокеанический, голарктический

A. A. Sakovich¹, M. S. Mal'ko², G. F. Rykovsky³¹Yanka Kupala State University of Grodno, Belarus²Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus³V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus**CHOROLOGY OF THE POLESIE BRYOFLORE: LONGITUDINAL STRUCTURE**

Abstract. The article is a continuation of a series of publications on bryophytes of the Polesie region (Belarus, Ukraine, Russia). In this paper the longitudinal structure of the bryophyte regions of the Polish region is considered; as a result of the analysis 11 types of distribution and 10 intermediate ones, as well as a group of hemicosmopolitans and cosmopolitans are identified. According to the longitudinal reduction in the number of species, wide-range bryophytes (circumpolar, Eurasian-North American, Holarctic) account for 56.6 %. Features of the geographical location of Polesie are emphasized by oceanic (7.8 %) and European bryophytes (4.6 %), enriching the diversity of the region's bryoflora. An assumption was made about the main migration routes of the nemoral bryoflora, which have three main directions (southern, south- and north-western).

Keywords: bryophytes, geographical analysis, Polesie, geoelement, area, classification, circumpolar, oceanic, holarctic

А. А. Саковіч¹, М. С. Малько², Г. Ф. Рыкоўскі³¹Гродзенскі дзяржаўны ўніверсітэт імя Янкі Купалы, Гродна, Беларусь²Навукова-практычны цэнтр Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі па біярэсурсах, Мінск, Беларусь³Інстытут эксперыментальнай батанікі імя В. Ф. Купрэвіча
Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі, Мінск, Беларусь**ХАРАЛОГІЯ БРЫЯФЛОРЫ ПАЛЕСЬЯ: ДАЎГОТНАЯ СТРУКТУРА**

Анотацыя. Працяг цыклу публікацый па мохападобных Палесскага рэгіёна (Беларусь, Украіна, Расія). Разгледжана даўготная структура мохападобных Палесскага рэгіёна, у выніку аналізу выдзелена 11 асноўных тыпаў распаўсюджвання і 10 прамежкавых, а таксама група гемікаспапалітаў і каспапалітаў. Згодна даўготнай класіфікацыі, найбольшая колькасць відаў прыпадае на шырокаарэальныя брыяфіты (цыркумпалярныя, еўра-азіяцка-паўночнаамерыканскія, галарктычныя) – 56,6 %. Асаблівасці геаграфічнага размяшчэння Палесся падкрэсліваюць прыакіянічныя (7,8 %) і еўрапейскія (4,6 %) брыяфіты, якія ўзбагачаюць разнастайнасць брыяфлоры рэгіёна. Вынесена здагадка аб асноўных міграцыйных шляхах немаральнай брыяфлоры, якія маюць тры асноўныя напрамкі (паўднёвае, паўднёва- і паўночна-заходняе).

Ключавыя словы: мохападобныя, геаграфічны аналіз, даўготная структура, Палессе, геоэлемент, арэал, класіфікацыя, цыркумпалярны, прыакіянічны, галарктычны

Введение. Географический анализ долготных элементов Полесского региона является продолжением цикла публикаций посвященных мохообразным Полесья [1, 2]. Полесский регион – это уникальная историко-культурная и физико-географическая область на территории Полесской низменности. Согласно геоботаническому районированию, Полесье находится на стыке Евроазиатской (таежной) и Европейской (широколиственно лесной) геоботанических зон, что отражает специфику флористического состава региона. На севере Полесский регион граничит с зоной темнохвойных лесов, на юге и юго-востоке – с лесостепью. Соответственно Полесье – это своеобразный конгломерат

природных условий, который в совокупности с естественно историческими процессами прошлого предполагает наличие специфических особенностей в хорологической структуре мохообразных региона. Отличительной чертой работы является изучение бриофлоры естественного физико-географического района Полесья без учета административных границ. Такой подход позволяет наиболее полно оценить особенности хорологической структуры региона, связи региона с соседними фитохорионами, провести реконструкцию ее развития, а также оценить созологический статус видов. Цель работы – анализ актуальной долготной составляющей ареалов бриофитов Полесского региона. В статье рассматриваются только долготные геоэлементы мохообразных Полесья, зональные геоэлементы представлены ранее [3]. В данной публикации также приведено обобщение результатов по полной географической структуре (долготный и широтный компонент).

Материалы и методы. Физико-географическая характеристика изученного района, основные материалы и полевые методы исследования подробно описаны раньше [1, 2]. Материалом для работы послужил видовой бриологический состав Полесского региона в объеме 476 видов. Из анализа исключен субтропический вид – *Phaeoceros carolinianus* (неморально-субтропический). Бриофлористические исследования проводили на территории трех стран – Беларуси, Украины и России. Использовали стандартные камеральные методы исследования: гербаризация, определение с применением сравнительного морфо-анатомического подхода, таксономический, географический анализы. Оценку ареалам давали по методикам, описанным в [4–33 и др.], также учитывали распространение видов бриофитов на основании имеющейся информации в мировых флористических базах данных, а также отдельных бриологических базах (*Global Biodiversity Information Facility, The world flora online, American Bryophyte catalog, Nature Serve Explorer, Flora of North America*) [34–38]. В основе определения типа ареала по долготному принципу придерживались выявления «центра тяжести» или наиболее массовой встречаемости вида, также принимая во внимание экотопы и возможные центры происхождения видов. Для детализации ареала часто выделяли сложные составные типы ареалов (европейско-восточноазиатско-североамериканский, центрально-европейско-восточно-североамериканский и т.д.), руководствуясь работами [39–41]. Г. Ф. Рыковский выделял группу приатлантических видов, рассматривая вслед за А. С. Лазаренко их как экологическую группу. Основанием также послужило его предположение о распространении таких мохообразных в прошлом: «Ряд видов, имеющих в настоящее время центры массовости в океанических и субокеанических районах, могли в условиях более влажного климата умеренных широт Голарктики в неогене проникать далеко вглубь материков вплоть до образования циркумполярных ареалов. Учитывая это, в составе голарктической бриофлоры к субокеаническому элементу с большим основанием следовало бы отнести лишь амфиатлантические виды, у которых наиболее четко выражена приокеаническая (в условиях мягкого и влажного климата) приуроченность» [42]. В целом он рассматривал эту группу видов *sensu lato*, причисляя сюда бриофиты, имеющие выраженную приокеаническую приуроченность независимо от их общего распространения. Однако учитывая, что приокеанические виды являются европейско-американскими или евро-азиатско-североамериканскими и не заходят вглубь континентов за редкими исключениями, мы придерживались понятий «амфиокеанический» и «амфиатлантический» и рассматривали их в долготной классификации, тем самым подчеркивая их экологическую приуроченность.

В таблице представлены данные по ареалам мохообразных Полесья, где внутри зонально-генетической классификации рассматривали *распределение бриофитов по материкам* учитывая также и высотную составляющую. Во флоре Полесского региона выделены следующие типы *долготных* ареалов: **Циркумполярный** – включает виды, распространенные в пределах одной широтной зоны или соответствующего пояса в горах в пределах Северного полушария. При этом иногда даются более узкие ареалы, например, **циркумбореальный** – распространение которых, в большей мере совпадает с бореальной природной зоной. **Европейский** – виды, распространенные в Европе, Северной Африке и иногда на Кавказе. **Американский** – виды, встречающиеся в пределах Северной и Южной Америки. **Евро-азиатский** – виды, распространенные в Евразии. **Европейско-североамериканский** – виды, распространенные в Европе и Северной Америке. **Евро-азиатско-североамериканский** – виды, распространенные в Евразии и Северной Америке. **Европейско-американский** – виды, преимущественно распространенные в Европе и Северной Америке, а также нередко встречающиеся в Южной Америке. **Азиатско-североамериканский** – виды, распространенные в Евразии и Северной Америке. **Азиатско-американский** – виды, преимущественно распространенные в Азии, Северной и Южной Америке. **Евро-азиатско-американский** – виды, встречающиеся в Евразии, Северной и Южной Америке. **Голарктический** – виды, имеющие широкое распространение по всей Голарктике. **Амфиокеанический** – виды мохообразных, основные центры массовости которых приходятся на приокеанические районы, но иногда проникающие вглубь материков. **Амфиатлантический** – виды имеют отношение только лишь к берегам Атлантического океана. Территория Полесья согласно фло-

ристической системе А. Л. Тахтаджяна [43] относится к Голарктическому царству, Бореальному подцарству, Циркумбореальной области Восточноевропейской провинции.

Результаты и их обсуждение. Всего на территории Полесского региона в настоящее время известно 476 видов мохообразных из 183 родов, 78 семейств, 26 порядков, 5 классов, 3 отделов. Из них 370 видов представители отдела *Bryophyta*, 103 видами – *Marchantiophyta*, 3 вида – *Anthocerotophyta*.

Мохообразные в составе флоры Полесья в целом представляют 12 типов распространения и 10 промежуточных, а также выделена группа гемикосмополитов и космополитов. Основное большинство составляют виды с циркумполярным сплошным или близким к нему распространением (*sensu lato*). Сюда относятся 206 видов или 43,2 % видов бриофитов Полесья. Среди них голарктические – свыше 13,3 %, циркумполярные – 23,6 %, включая циркумбореальные виды (3,1 %), евроазиатско-североамериканские – 20 %, также высока доля космополитов и гемикосмополитов – 10,5 % (рис. 1, таблица).

Наибольшее число циркумполярных ареалов отмечено в бореальной (31 вид), неморальной (23) и соответственно бореально-неморальной (13) флоре. Циркумбореальный тип ареала характерен для некоторых бореальных видов (*Polytrichastrum longisetum*, *Herzogiella turphacea*, *Pohlia andalusica*, *Cynodontium strumiferum*), бореально-неморальных (*Dicranella cerviculata*), субаркто-монтанных (*Dicranum fuscescens*), а также выделен узкий с разрывами субциркумбореальный тип ареала у *Pseudocalliergon lycopodioides*.

В Европе, Азии и Северной Америке распространено с одной или двумя широкими дизъюнкциями 94 вида, из которых европейско-восточноазиатско-североамериканский – 1, европейско-североазиатско-североамериканских – 10, евроазиатско-североамериканских – 83. Ограниченных Европой, Азией, Северной и Южной Америкой – 10 видов, Азией, Северной и Южной Америкой – 1, амфиатлантических видов – 12, амфиокеанических – 26. Наибольшее число евро-азиатско-североамериканских видов представлено среди бореальной (45), неморальной (12), бореально-монтанной (10), аридной (8) и субарктической (8) флоры.

Остальные виды характеризуются более ограниченными и (или) широко дизъюнктивными в долготном, а иногда и в широтном направлениях ареалами. Европой ограничено 47 видов, из которых 43 – европейских, 3 – европейско-средиземноморских (бореальный *Brachythecium glareosum*, средиземноморско-неморальные *Homalothecium lutescens*, *Rhynchostegium murale*), 1 – средневропейский (*Plagiomnium undulatum*). Преобладают европейские ареалы закономерно среди неморальной и средиземноморско-неморальной бриофлоры.

За пределы Евразии не выходят ареалы 9 видов: аридная *Riccia ciliifera*, бореально-неморальная *Frullania dilatata*, неморальные *Leucodon sciuroides*, *Anomodon longifolius*, *Oxyrrhynchium hians*, неморально-монтанный *Homomallium incurvatum* и др. Более узкие типы ареалов отмечены у неморального *Eurhynchium angustirete* (европейско-восточноазиатский) и средиземноморско-неморального *Homalothecium sericeum* (европейско-среднеазиатский).

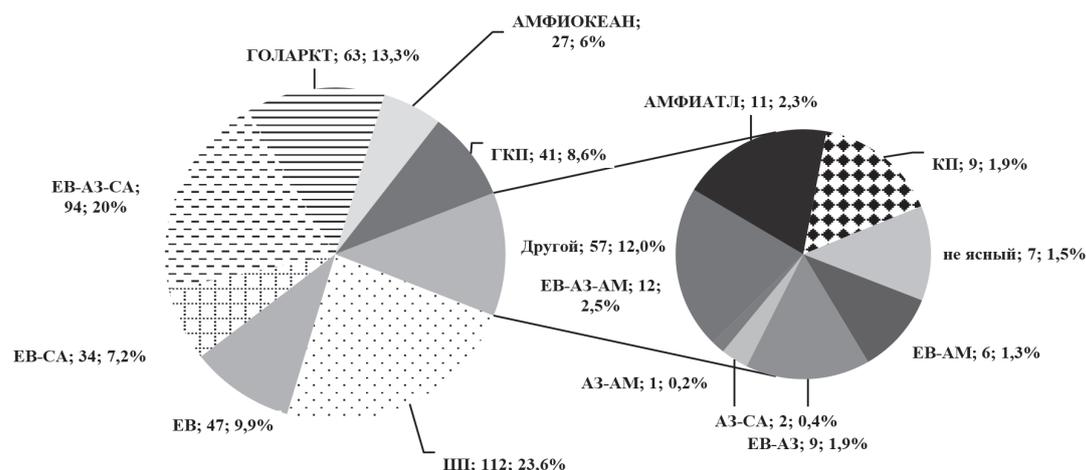


Рис. 1. Спектр долготных геоэлементов бриофлоры Полесского региона: **ЕВ** – европейский, **ЕВ-А3** – евро-азиатский, **ЕВ-СА** – европейско-североамериканский, **ЕВ-АМ** – европейско-американский, **ЕВ-А3-СА** – евро-азиатско-североамериканский, **ЕВ-А3-АМ** – евро-азиатско-американский, **А3-СА** – азиатско-североамериканский, **А3-АМ** – азиатско-американский, **АМФИАТЛ** – амфиатлантический, **АМФИОКЕАН** – амфиокеанический, **ГОЛАРКТ** – голарктический, **ЦП** – циркумполярный, **ГКП** – гемикосмополиты, **КП** – космополиты. Данные рядом с сегментом диаграммы указывают на количество таксонов и их долю в составе каждого геоэлемента

Распределение видов по элементам флоры

Распределение по материкам	Соляно-климатические зоны														Всего			
	Субарктические	Аркто-бореальные	Бореальные	Неморальные	Бореально-неморальные	Бореально-неморальные	Средиземноморско-неморальные	Аридные	Монтанные							Космополиты		
									Аркто-альпийский	Аркто-бореальный	Субаркто-монтанный	Субаркто-бореально-монтанный	Бореально-монтанный	Бореально-неморально-монтанный			Неморально-монтанный	Средиземноморско-неморально-монтанный
Циркумполярные	5	4	27	23	12	1	2	3	10	3	2	5	1	5	1	1	1	112
а) Циркумбореальные	-	-	4	-	1	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
Европейские	-	-	4	16	1	8	7	-	-	1	1	2	-	1	2	-	-	47
а) Европейско-средиземноморские	-	-	1	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
б) Среднеевропейские	-	-	3	15	1	6	6	-	-	1	1	2	-	1	2	-	-	-
Европейско-североамериканские	-	-	3	4	1	3	5	-	-	1	1	4	-	1	1	-	-	34
а) Европейско-западно-североамериканские	-	-	1	5	-	2	1	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-
б) Центральноевропейско-восточно-североамериканские	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Европейско-американские	-	-	-	2	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	6
а) Среднеевропейско-американские	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Евро-азиатские	-	-	-	3	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	9
а) Европейско-восточноазиатские	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
б) Европейско-среднеазиатские	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Азиатско-североамериканские	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Азиатско-американские	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Евро-азиатско-североамериканские	8	1	36	10	2	1	8	2	1	1	1	10	-	2	-	-	-	94
а) Европейско-восточноазиатско-североамериканские	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
б) Европейско-североазиатско-североамериканские	-	-	9	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Евро-азиатско-американские	-	-	3	6	-	-	-	-	-	-	-	2	-	1	-	-	-	12
Голарктические	-	1	34	3	5	1	4	5	-	1	1	5	-	2	2	-	-	63
Амфиатлантические/амфиокеанические	-	-	9	14	1	5	-	-	1	-	-	1	-	1	7	-	-	38
Гемикосмополиты	-	-	23	4	2	-	3	1	1	-	-	3	-	1	-	-	-	41
Космополиты	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
Не ясный	-	-	2	3	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
*Всего	13	6	159	99	27	25	34	11	13	9	9	32	2	23	4	9	9	475/475

* В анализе не участвуют субтропические виды.

Только в Европе и Северной Америке распространено 34 вида, из которых европейско-западно-североамериканских – 10 (неморальные *Syntrichia latifolia*, *Syntrichia virescens*, *Tortula subulata*, *Herzogiella seligeri*, *Orthotrichum lyellii*, аридные *Didymodon insulanus*, *Syntrichia montana*, средиземноморско-неморальные – *Dicranoweisia cirrata*, *Entosthodon muhlenbergii*), центральноевропейско-восточно-североамериканских – 1 (неморальный *Physcomitrium eurystomum*).

Редкие типы ареалов представлены европейско-американскими, азиатско-североамериканскими, азиатско-американскими видами мохообразных. Европой и Америкой (sensu lato) ограничено 6 видов мохообразных (неморальные *Thuidium delicatulum*, *Kindbergia praelonga*, *Pelekium minutulum*, бореально-неморальный *Dicranella varia*, аридный *Syntrichia papillosa*, неморально-монтанная *Rhabdoweisia fugax*) (таблица). В Азии и Северной Америке встречаются бореальные бриофиты – *Bryum lonchocaulon* и *Pylaisia selwynii* (таблица). В Азии и Северной и Южной Америке встречается только неморальный *Haplocladium microphyllum* (таблица).

Таким образом, широкодизъюнктивные типы ареалов (долготные геоэлементы) характерны преимущественно для неморальных, средиземноморско-неморальных видов мохообразных (таблица), а также для ряда бореальных. Около 41 % представителей неморальной флоры имеют обширные долготные дизъюнкции или ограниченные ареалы. Долготные дизъюнкции отражают в основном пониженную активность неморальных видов бриофитов в голоцене, их ограниченные возможности в новой климатической обстановке, а отчасти также исторические особенности формирования. В целом же такие виды являются как бы в большей мере неморальными, чем циркумполярные в составе того же элемента [42]. Многие виды этих элементов редки и находятся в списке профилактической охраны (LC) Красной книги Европы [43].

Мохообразные с обширными ареалами занимают лидирующие позиции практически во всех геоэлементах Полесского региона (таблица), так как у мохообразных в целом более широкие ареалы в сравнении с цветковыми и другими сосудистыми растениями. Наличие у них таких широких ареалов в бриофлоре Полесья в большей мере имеет обобщенный голарктический характер, чем это присуще флоре сосудистых растений данного региона. Значительная доля бриофитов Полесья имеют европейские (9,9 %) и европейско-североамериканские (6,9 %) ареалы. Большая часть европейских видов представлена неморальными или средиземноморско-неморальными элементами (таблица). Наблюдается уменьшение участия европейской неморально-средиземноморской бриофлоры на востоке Полесского региона. Наиболее бедно представлено неморальными средиземноморскими видами Брянское Полесье.

Преобладающее количество видов с широкими ареалами представлено среди бореально-неморальной бриофлоры (рис. 2), что, вероятнее всего, связано с наибольшим количеством видов входящих в состав этих элементов, а также широким распространением бореальной и неморальной

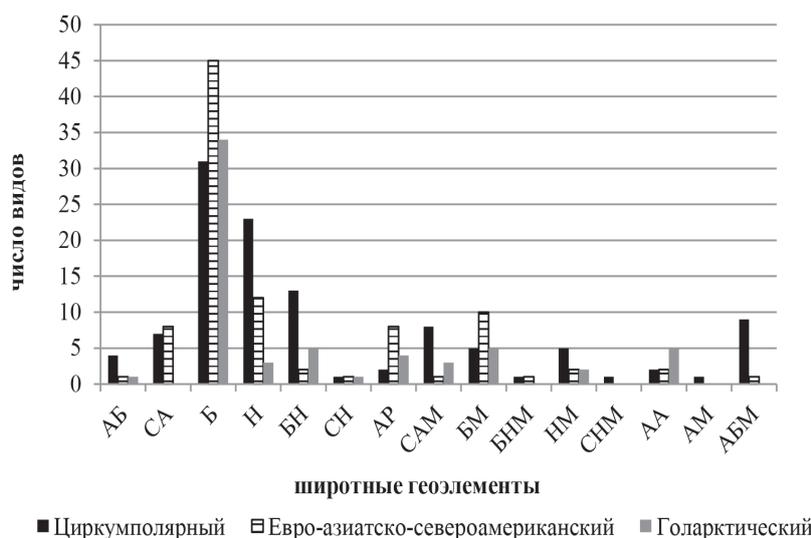


Рис. 2. Распределение бриофитов Полесского региона с широкими долготными ареалами по зонально-генетическим элементам: **АБ** – аркто-бореальный, **СА** – субарктический, **АА** – аркто-альпийский, **АМ** – аркто-монтанный, **АБМ** – аркто-бореально-монтанный, **САМ** – субаркто-монтанный, **Б** – бореальный, **БН** – бореально-неморальный, **БНМ** – бореально-неморально-монтанный, **БМ** – бореально-монтанный, **Н** – неморальный, **СН** – средиземноморско-неморальный, **НМ** – неморально-монтанный, **САМ** – субаркто-монтанный, **СНМ** – средиземноморско-неморально-монтанный, **АР** – аридный

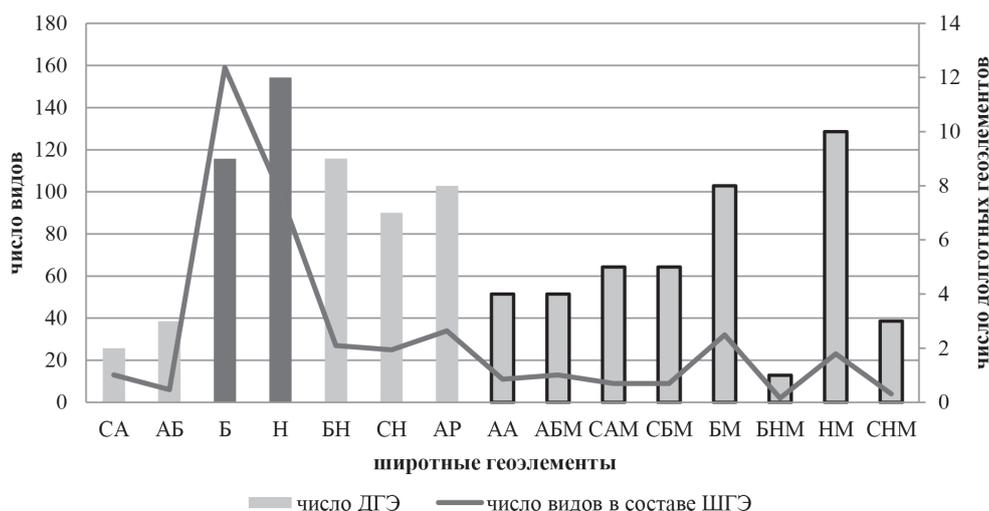


Рис. 3. Соотношение между числом видов и долготных геоэлементов в составе широтных геоэлементов: ДГЭ – долготные геоэлементы; ШГЭ – широтные геоэлементы. Черным контуром на диаграмме отмечены монтанные геоэлементы; темно-серым – геоэлементы с высоким таксономическим объемом

зоны в циркумбореальной области. Так, бореальная флора распространена по всему Полесью либо находится здесь на южных рубежах сплошного или островного распространения. Тогда как представители неморальной флоры обычно не играют существенной роли в напочвенном покрове.

Среди бореальных мохообразных представлены почти исключительно широко ареальные виды – евро-азиатско-американские (3 вида), евро-азиатско-североамериканские (45), циркумполярные (31), голарктические (34), а также гемикосмополиты (23), совместно представляющие более 80 % бореальных видов в регионе. Несколько более узкие ареалы имеют 22 вида. Амфиокеаническим и амфиатлантическим типом ареала характеризуются 9 видов, европейским – 5, из которых европейско-средиземноморским – 1, азиатско-североамериканским – 2, европейско-североамериканским – 4 (таблица).

При анализе распределения видов по географическим элементам рассмотрены отличия между широтными геоэлементами по таксономическому объему и разнообразию долготных геоэлементов в них. Выявлено, что в большинстве солярно-климатических элементов (широтные элементы) разнообразие не высокое. Однако отмечены некоторые закономерности. Чем больше количество видов представлено внутри широтного геоэлемента, тем выше разнообразие типов ареалов по материкам (долготных геоэлементов). Между тем максимальным таксономическим объемом характеризуются неморальный и бореальный геоэлементы, тогда как наибольшее разнообразие типов ареалов определено среди неморальных мохообразных, хотя бореальная бриофлора преобладает в выборке практически вдвое (таблица, рис. 3). На наш взгляд, это связано с климато-историческими факторами. Ландшафтно-климатические изменения, происходившие на территории Центральной и Восточной Европы в плейстоцене и голоцене, значительно сказались на современном бриофлористическом составе территории. Как указывал А. Л. Тахтаджян [44], в послеледниковое время заселение видов происходило с реликтовых центров – возвышенных мест, не подвергшихся оледенению, в том числе с реликтовых центров соседних провинций [44] (Центрально-Европейской, Кавказской), отличающихся высоким эндемизмом. Таким образом, основные пути миграций на территорию Беларуси проходили по южному и юго-западному, а также северо-западному направлениям. Это предположение подтверждается наличием в составе неморальной бриофлоры Полесья большого количества европейско-средиземноморских и приатлантических видов, а также присутствием неморальных эндемиков, которые находятся на восточных границах своих ареалов – *Physcomitrium arenicola*, *Homalia webbiana*, *Stereodon fertilis*. Данные миграционные вектора, вероятнее всего, и определяют повышенное разнообразие долготных типов ареалов неморальной бриофлоры Полесья.

Особенностью географической структуры Полесского региона являются приокеанические (амфиатлантические (2,5 %) и амфиокеанические (5,4%)) бриофиты. В бриофлоре Полесья амфиокеанические виды – это преимущественно печеночники, тогда как амфиатлантические – мхи, что закономерно в связи с более высокой зависимостью печеночников от температуры и влаги. Эту закономерность также подтверждает значительно более высокая доля печеночников среди приокеанических видов (61,5 %) флоры мохообразных Полесья. Наибольшее количество приокеанических

видов представлено среди неморального (14 видов), бореального (9), а также неморально-монтанного (7) геоэлементов.

Среди неморальных мохообразных 6 видов амфиатлантических (*Physcomitrium pyriforme*, *Atrichum angustatum*, *Bryum warneum*, *Dicranum fulvum* и др.), 8 амфиокеанических (*Calypogeia azurea*, *Riccia beyrichiana*, *Cephalozia connivens* и др.). К бореальным амфиокеаническим видам отнесены: *Calypogeia fissa*, *Cephaloziella elachista*, *Pohlia campotrachela*, *Dicranella rufescens*, *Dichelyma capillaceum*, амфиатлантическим – *Dicranum spurium*. Однако согласно последним данным, ареал *D. capillaceum* значительно шире [32], что требует дальнейшего изучения распространения этого вида. Ранее по данным N. Ingerpuu, K. Vellak [31] *D. capillaceum* относили еще к более узкому ареалу – амфиатлантическому. Среди сфагновых мхов амфиокеаническим типом ареала характеризуется *Sphagnum subnitens*, *Sph. tenellum*, амфиатлантическим – *Sph. molle*.

Приокеанические виды неморально-монтанного геоэлемента представлены 2 амфиатлантическими видами – *Ulota coarctata* и *Serpoleskea confervoides* и 5 амфиокеаническими – *Bazzania trilobata*, *Nowellia curvifolia*, *Cephalozia catenulata*, *Trichocolea tomentella*, *Pallavicinia lyellii*.

В целом отмечена тенденция уменьшения количества приокеанических видов при продвижении с запада на восток по территории региона, что, скорее всего, связано с уменьшением влияния атлантических воздушных масс и нарастанием континентальности климата в этом направлении. Также среди приокеанических бриевых мхов в Полесье почти нет доминантов напочвенного покрова, причем размещение их носит чаще всего фрагментарный характер.

Такого рода участие в растительном покрове присуще вообще приокеаническим видам флоры мохообразных Полесской низменности. Так, приокеанические печеночники произрастают во влажных и заболоченных, чаще достаточно тенистых лесах на почве и гниющей древесине, некоторые на стволах лиственных деревьев. Другим характерным типом их экотопов являются влажные и сырые обнаженные или слабо задернованные участки почвы на открытых местах и в лесах, а также болота различного типа питания.

Приокеанические сфагновые мхи – обитатели болот разного типа питания и разной степени увлажнения, некоторые из них также участвуют в образовании озерных сплавин. Экология приокеанических бриевых мхов разнообразна. Они встречаются от довольно сухих и открытых экотопов до тенистых лесов и водоемов. Однако настоящие гелофиты среди них отсутствуют.

Также среди приокеанических бриевых мхов в Полесье почти нет доминантов напочвенного покрова, причем размещение их носит чаще всего фрагментарный характер. Такого рода участие в растительном покрове присуще вообще приокеаническим видам флоры мохообразных Полесской низменности. Среди мохообразных данной экогруппы 31 % составляют представители монтанной группы элементов (бореально-монтанные, неморально-монтанные, аркто-бореально-монтанные), неморальной – 28 %, бореальной – 25 %.

Выводы. 1. Бриофлора Полесского региона характеризуется как бореально-неморальная с бореальным аспектом. Наименьшее участие в географической структуре принимают аридные (7,16 %), средиземноморско-неморальные (5,26 %), субарктические (2,74 %) и аркто-бореальные (1,26 %) виды. Отличительные черты географического расположения Полесья подчеркивают бриофиты, имеющие связи с горами (20 %), а также виды аридного и субарктического генезиса. Аридные и монтанные бриофиты находят себе здесь рефугиумы в виде фрагментарных открытых песчаных участков, известняков, меловых обнажений, различного каменистого материала, в том числе старых бетонных сооружений. Наибольшее количество монтанных видов сосредоточено среди бореально-монтанных и неморально-монтанных геоэлементов, что закономерно, учитывая зональную приуроченность бриофлоры Полесья и количественной составляющей этих элементов. Отмечено, что субарктические виды в основном находятся на границах своих ареалов, а арктоальпийские виды в большинстве своем представлены гляциальными реликтами.

2. Согласно таксономическому анализу получены низкие показатели видовой представленности семейств бореально-неморальных видов, что связано с адаптивной радиацией таксонов данного элемента. Повышенную пластичность к новым условиям проявляют лишь некоторые виды отдельных родов, успешно встраиваясь в состав другой флоры, но не утрачивая при этом своих связей с исходной флорой. Также слабая видовая насыщенность семейств отмечена и среди монтанного элемента у неморально-монтанных видов, что связано с расположением этого пояса на низких высотах и степенью стенопотности к горам – у неморально-монтанных она ниже, чем у бореально-монтанных видов.

3. В результате анализа распределения ареалов бриофитов на территории Полесского региона отмечено преобладание видов, приуроченных к более северным районам. Выявлено преобладание группы холодостойких и умеренно-холодостойких геоэлементов (52,8 %) над группой умеренных более термофильных бриофитов (38,7 %).

4. Анализ динамики геоэлементов в пределах исследуемой территории выявил два направления их изменения: в широтном и долготном. Так, уменьшается количество монтанных и аридных видов с юга на север. Такие изменения прежде всего связаны с зональными и эдафо-орографическими особенностями территории: отдалением от степной зоны и Карпатской горной системы. В направлении с запада на восток отмечено уменьшение количества средиземноморско-неморальных, амфиокеанических и амфиатлантических видов, а также горных бриофитов, что указывает на изменение градиента континентальности климата при продвижении вглубь континента.

5. Согласно долготному географическому анализу, ядро бриофлоры слагают широко ареальные бриофиты (циркумполярные, евро-азиатско-североамериканские, голарктические) – 56,6 %, что отражает в целом голарктический характер бриофлоры Полесского региона. Специфику бриофлоре Полесья придают европейские виды (10 %), а также достаточно редкие для Полесья европейско-американские (1,3 %), азиатско-американские (0,6 %) и евро-азиатско-американские (2,5 %) бриофиты.

6. Отмечено, что максимальным таксономическим объемом характеризуется бореальный геоэлемент, тогда как наибольшим разнообразием по долготным типам ареалов – неморальный. Это указывает на значительное участие неморальной бриофлоры в голоцене, а также миграционный потенциал соседних территорий. Предполагаемые пути миграций неморальных видов на территорию Беларуси проходили по южному, юго- и северо-западным направлениям, что подтверждается наличием в составе бриофлоры Полесья европейско-средиземноморских и приатлантических бриофитов, а также европейских эндемиков.

7. Своеобразие географической структуре Полесского региона привносят приокеанические виды (7,8 %), встречающиеся во влажных и заболоченных тенистых лесах на почве и гниющей древесине, влажных и сырых обнаженных или слабо задернованных участках почвы, болотах различного типа питания с микроклиматом имитирующим океанический, а также европейские неморальные и средиземноморско-неморальные бриофиты (4,6 %), многие из которых находятся на границах своего ареала, обогащающие тем самым разнообразие бриофлоры региона.

Список использованных источников

1. Рыковский, Г. Ф. Эпифитный компонент бриофлоры Полесского региона / Г. Ф. Рыковский, М. С. Малько, А. А. Сакович // Природные ресурсы. – 2020. – № 1. – С. 49–57.
2. Рыковский, Г. Ф. Эпиксильный компонент бриофлоры Полесского региона / Г. Ф. Рыковский, М. С. Малько, А. А. Сакович // Разнообразие растительного мира. – Брянск, 2021. – № 3 (10). – С. 5–27.
3. Сакович, А. А. Хорология бриофлоры Полесья: широтная структура / А. А. Сакович, М. С. Малько, Г. Ф. Рыковский // Веснік Гродзенскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя Янкі Купалы. Сер. 5. Эканоміка. Сацыялогія. Біялогія. – 2023. – № 13. – № 2.
4. Анищенко, Л. Н. Мохообразные лесоболотных комплексов Неруссо-Деснянского Полесья / Л. Н. Анищенко // Бюл. Брянского отделения РБО. – Брянск, 2018. – № 3 (15). – С. 3–12.
5. Бакалин, В. А. Флора и фитогеография печеночников (Marchantiophyta, Antocerotophyta) Камчатки и прилегающих островов / В. А. Бакалин. – Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 367 с.
6. Бардунов, Л. В. Географо-генетические элементы бриофлоры СССР / Л. В. Бардунов, У. К. Маматкулов // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы: матермалы конф. к 90-летию А. С. Лазаренко. – Львов, 1991. – С. 23–26.
7. Бойко, М. Ф. Чекліст мохоподібних України / М. Ф. Бойко. – Херсон, 2008. – 232 с.
8. Бойко, М. Ф. Анотований список мохоподібних Лівобережного Полісся (Україна) / М. Ф. Бойко // Черноморск. ботанич. журн. 2011. – Т. 7. – № 2.
9. Вирченко, В. М. Список печеночников, антоцеротовых и сфагновых мхов Украины / В. М. Вирченко, И. Ваня. – Киев, 2000. – 31 с.
10. Вирченко, В. М. Мохоподібні природно-заповідних територій Українського Полісся / В. М. Вирченко. – Київ, 2014. – 224 с.
11. Зеров, Д. К. Мохоподібні Українських Карпат / Д. К. Зеров, Л. Я. Партика. – Київ, 1975. – 230 с.
12. Флора мхов средней части европейской России / М. С. Игнатов [и др.]; Т. 1–2. – М., 2003–2004. – С. 1–608, 609–944. (Арктоа т. 11, приложение 1–2).
13. Константинова, Н. А. Анализ ареалов печеночников Севера Голарктики / Н. А. Константинова // Арктоа. – 2000. – 9. – С. 29–94.
14. Лазаренко, А. С. Неморальный элемент бриофлоры Советского Дальнего Востока / А. С. Лазаренко // Совет. ботаника. – 1944. – Т. 6. – С. 43–55.
15. Лазаренко, А. С. Основи засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу / А. С. Лазаренко // Укр. ботанич. журн. – 1956. – Т. 13, № 1. – С. 31–40.
16. Мамонтов, Ю. С. До поширення *Moerckia flotoviana* (Nees) Schiffn. (Moerckiaceae, Marchantiophyta) / Ю. С. Мамонтов, Н. А. Константинова // Черноморск. ботанич. журн. 2012. – Т. 8, № 1. – С. 38–48.
17. Масловский, О. М. Бриокомплексы Беларуси в системе флор мохообразных Восточной Европы / О. М. Масловский; под ред. В. И. Парфенова, Г. Ф. Рыковского; Нац. акад. наук Беларуси, Ин-т эксперимент. ботаники им. В. Ф. Купевича. – Минск, 2022. – 532 с.
18. Мельничук, В. М. Реліктові місцезнаходження деяких видів листяних мохів у Львівській області / В. М. Мельничук // Наук. зап. Науково-природознавчого музею АН УРСР. – 1962. – Т. 10. – С. 63–69.

19. *Партика, Л. Я.* Арктобореальный элемент брiофлоры Украинських Карпат / Л. Я. Партика, К. О. Улична // Укр. ботанич. журн. – 1983. – Т. 40, № 3. – С. 48–51.
20. *Попов, М. Г.* Очерк растительности и флоры Карпат / М. Г. Попов. – М., 1949. – 303 с.
21. *Потемкин, А. Д.* Печеночники и антоцеротовые России / А. Д. Потемкин, Е. В. Софронова. – СПб.–Якутск, 2009. – Т. 1. – 368 с.
22. *Рыковский, Г. Ф.* Флора Беларуси. Мохообразные / Г. Ф. Рыковский, О. М. Масловский; в 2 т. – Минск, 2004. – 437 с.; – 2009. – 213 с.
23. *Слободян, М. П.* До брiогеографii захiдного Подiлля, Опiлля, Покуття / М. П. Слободян // Наук. зап. Львiв. природозн. музею АН УРСР. – 1951. – № 1. – С. 66–90.
24. *Czernyadjeva, I. V.* *Dichelyma capillaceum* (Dicks.) Myr. (Musci) in Russia / I. V. Czernyadjeva // *Arctoa*. – 2002. – Vol. 11. – P. 87–89.
25. *Glime, J. M.* Aquatic and Wet Marchantiophyta Order Jungermanniales: Lophocoleineae, Part 2, Myliineae, Personiellineae / J. M. Glime // *Bryophyte Ecology Subchapters*. – 2021. – Vol. 4. – Ch. 1–6. – 242 p.
26. *Gradstein, R.* The genus *Riccardia* (Aneuraceae) in Colombia and Ecuador / R. Gradstein, C. Reeb // *Cryptogamie, Bryologie*. – 2018. – Vol. 39 (4). – P. 515–540.
27. *Hedenäs, L.* Global relationships and European phylogeography in the *Kindbergia praelonga* complex (Brachytheciaceae, Bryophyta) / L. Hedenäs // *Tropical Bryology*, 2010. – Vol. 31. – P. 81–90.
28. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia / M. O. Hill [et al.] // *Journal of Bryology*. – 2006. – Vol. 28. P. 198–267.
29. *Ignatov, M. S.* Moss diversity in the Western and Northern Palearctic / M. S. Ignatov // *Arctoa*. – 2001. – Vol. 10. – P. 219–236.
30. *Ignatov, M. S.* Moss diversity patterns on the territory of the former USSR / M. S. Ignatov // *Arctoa*. – 1993. – Vol. 2. – P. 13–49.
31. *Ingerpuu, N.* Eesti sammalde määraja / N. Ingerpuu, K. Vellak. – Tartu, 1998. – 239 p.
32. *Lapshina, E. D.* The ecological and phytocenotic preferences of *Dichelyma capillaceum* (Fontinalaceae, Bryophyta) in West Siberia / E. D. Lapshina // *Arctoa*. – 2015. – Vol. 24. – P. 210–215.
33. *Miller, H. A.* The phylogeny and distribution of the musci / H. A. Miller // *Bryophyte syst. Int. Symp.* – London e.a., 1979. – P. 11–42.
34. Global Biodiversity Information Facility. – Режим доступа: <https://www.gbif.org/>. – Дата доступа: 24.02.2021.
35. The world flora online. – Режим доступа: <http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-0001195848#B>. – Дата доступа: 24.02.2021.
36. American Bryophyte catalog. – Режим доступа: <https://sciweb.nybg.org/science2/hcol/bryo/index.aspp.html>. – Дата доступа: 24.02.2021.
37. Nature Serve Explorer. – Режим доступа: <https://explorer.natureserve.org/>. – Дата доступа: 24.02.2021.
38. Flora of North America. – Режим доступа: http://www.efloras.org/flora_page.aspx?flora_id=1. – Дата доступа: 10.05.2021.
39. *Городков, К. Б.* Типы ареалов насекомых тундры лесных зон Европейской части СССР / К. Б. Городков // Ареалы насекомых европейской части СССР. – Л., 1984. – С. 3–20.
40. *Киселев, В. Н.* Биогеография с основами экологии: учеб. пособие / В. Н. Киселев. – Минск, 1995. – 350 с.
41. *Толмачев, А. И.* Введение в географию растений / А. И. Толмачев. – Л., 1974. – 244 с.
42. *Рыковский, Г. Ф.* Происхождение и эволюция мохообразных с оценкой современного состояния и генезиса брiофлоры: дис. ... д-ра наук: 03.00.05 / Г. Ф. Рыковский. – Минск, 1993. – 1153 с.
43. A miniature world in decline European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts / N. Hodgetts [et al.] – Brussels, Belgium: IUCN, 2019. – 88 p.
44. *Тахтаджян, А. Л.* Флористические области земли / А. Л. Тахтаджян. – Л., 1976. – 248 с.

Поступила 28.07.2022