

ЛИШАЙНИКИ В ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЯХ СЕВЕРНОЙ ОКОНЕЧНОСТИ АРХИПЕЛАГА НОВАЯ ЗЕМЛЯ

© 2022 г. С. С. Холод^{1,*}, Л. А. Конорева^{1,2,**}

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, г. Санкт-Петербург, 197342, Россия

² Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН
184256, Кировск, Россия

*e-mail: sergeikhholod@yandex.ru

**e-mail: ajdarzapov@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.07.2020 г.

После доработки 24.03.2021 г.

Принята к публикации 26.10.2021 г.

Для полярных пустынь архипелага Новая Земля проведен анализ зависимости распределения лишайников от высоты над уровнем моря, экспозиции по странам света, гранулометрического состава грунтов, морфометрических параметров структурных грунтов, проективного покрытия мохообразных и суммарного покрытия подушечных форм растений. На основании 157 геоботанических описаний выделено 9 лишайноценотипов (совокупности лишайников, сформировавшихся в определенном типе местообитаний). Показано, что с увеличением высоты (при переходе от зональных к ороzonальным позициям) уменьшается проективное покрытие и число видов лишайников. Проективное покрытие также снижается и при возрастании проективного покрытия мхов. С увеличением содержания в грунтах фракции более 0.125 мм видовое разнообразие и проективное покрытие лишайников возрастает. Всего выявлено 84 вида лишайников, лишь один из них отнесен к категории особо активных, 9 – высокоактивных, 11 – среднеактивных, остальные – малоактивные и неактивные. Современная картина распределения лишайников крайнего севера Новой Земли во многом объясняется историческими причинами – молодостью территории, недавно освободившейся из-под ледникового покрова, и исключительно высокой степенью подвижности чехла рыхлых четвертичных отложений.

Ключевые слова: лишайники, лишайноценотип, местообитание, активность видов, высотный градиент, почвенное увлажнение, нивальность, гранулометрический состав, полярные пустыни, Новая Земля

DOI: 10.31857/S0006813622010045

Лишайники – важнейший компонент полярно-пустынных сообществ, отражающий основные экологические особенности зоны полярных пустынь. Одна из таких особенностей – интенсивно протекающие процессы физического выветривания, приводящие к тому, что здесь заселение лишайниками субстратов происходит одновременно с формированием чехлов рыхлых четвертичных отложений. Особую роль в современных полярных пустынях Северного полушария приобретает деградация покровного оледенения, сопровождающаяся постепенным освобождением все новых территорий от ледникового покрова, обсыханием грунтов и формированием свободных ото льда местообитаний в перигляциальной зоне ледника. Становление флоры лишайников напрямую связано с наличием или отсутствием оледенения и экотопическим богатством терри-

тории (фактор “глубоко рассеченной” горной страны: Охнер, 1974). Однако, лишайники не всегда являются пионерами заселения вновь освобожденных субстратов. Связано это с тем, что на территории, прилегающей к леднику, преобладают условия повышенного увлажнения, влагой насыщены как приземный слой воздуха, так и субстраты, проявляющие свойства вязко-текучей массы, что для большинства лишайников, с их тяготением к относительно сухим грунтам, крайне неблагоприятно. Большое значение в процессе заселения лишайниками арктических территорий в таких условиях приобретает фактор случайности (Lyngе, Scholander, 1932), который является наиболее важным на первых стадиях освоения грунтов после стаивания ледника.

Факторами, ответственными за распределение лишайников по элементам современного ланд-

шафта, являются: абсолютная высота местности и превышение (относительная высота) элементов микрорельефа одного над другим, расстояние от берега моря (влияет на температуру вегетационного периода), экспозиция склона по отношению к господствующим ветрам (Daniëls, 1975; Walker, 1989), уклон склона, снежный покров (глубина и продолжительность залегания), ледовая абразия на побережье (Elvebakk, 1984), интенсивность мерзлотных процессов, реакция (рН) почвенного профиля, почвенное увлажнение, окраска выходящих на поверхность горных пород (John, Dale, 1990), размеры и выровненность граней глыб и плитняка, степень порозности и наличие трещин в таких поверхностях (Spitale, Nascimbene, 2012). Эти факторы можно разделить на две группы по уровню проявления закономерностей: глобальные, к которым относится высота над уровнем моря, и локальные (топографические), в которые входят все остальные.

Цель данной работы – рассмотреть распределение лишайников в полярных пустынях архипелага Новая Земля в зависимости от ряда абиотических и биотических факторов: высоты над уровнем моря, экспозиции элементов рельефа по странам света, гранулометрического состава и степени подвижности грунтов, глубины и продолжительности залегания снежного покрова, почвенного и поверхностного увлажнения и других.

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Обследованная территория – крайний север архипелага Новая Земля (район мыса Желания) – расположена между 76°59'32"–76°50'25" с. ш. и 68°00'25"–68°49'34" в. д. и занимает площадь около 45 км². В районе выходят на поверхность породы разного состава: песчаники, сланцы, алевроиты, а также мраморизованные известняки и кварциты. На высотах до 100 м¹ прослеживается комплекс морских террас (Bolshiyarov et al., 2006), каждая из которых тянется вглубь побережья на несколько сотен метров. Гипсометрический уровень от 100 до 140 м – это шлейф с уклоном 3–5° на север и северо-восток, сложенный мелко- и среднеглыбистым материалом с большим содержанием щебня. Серия террас верхней денудационной равнины находится на уровне 200–220 м, выше которых расположено приледниковое плато, тянущееся на несколько километров на высотах 220–260 м, и имеющее форму холмисто-увалистой равнины. Рыхлые четвертичные отложения мощностью 2.0–2.5 м представлены элювием, коллювием, солифлюкционными отложениями. На всех высотных уровнях выражены

многочисленные формы микро- и нанорельефа, связанные с проявлением криогенных процессов. Это различные типы структурных грунтов – полигоны, пятна, ступени, полосы. Поверхность полигонов иногда приподнята в центральной части, возвышающейся над ограничивающей их трещинкой на 45–50 см, соседние ступени на покатых склонах отделены друг от друга бортиком-уступом высотой 25–30 см. Для всех склонов характерна высокая интенсивность коллювиальных процессов, приводящая к повсеместному развитию каменистых россыпей (Semenkov, 2020). Высокая интенсивность этих процессов проявляется в подавлении процесса формирования структурных грунтов на склонах: чаще всего в этом случае образуются полигоны полосчатого типа или просто полосы из щебня с примесью суглинки. Часто можно видеть свежие порции щебнисто-каменистого материала на поверхности полигонов или разделяющих их моховых перемычек. Особенности гранулометрического состава поверхностных отложений, в т. ч. образованных ими структурных грунтов, является смешение различных фракций: песка, дресвы, щебня, мелкого плитняка². Так, на полигонах, формирующихся на морских косах, можно встретить на одном небольшом участке гальку, гравий, песок, а иногда – и плохо окатанный плитняк. В исследованном районе описано (Nikitin et al., 2021) несколько типов почв: пелоземы сильноскелетные остаточно-карбонатные, карбопетроземы, петроземы и криоземы. Средняя многолетняя температура воздуха составляет –9.6° С, среднемесячная самого теплого месяца (августа) – +2.3° С. В дни с солнечной погодой на приледниковом плато холоднее на 1.5–2.0°, чем на побережье. В течение вегетационного периода, особенно, в августе, постоянно бывают туманы, пасмурных дней – до 20. Преобладают юго-восточные и северо-западные ветры, средняя их скорость – 7.8 м/сек (Meteorologicheskie..., 2014). Средняя многолетняя относительная влажность воздуха – 86%, годовое количество осадков – 207 мм (Grischenko, 2009). Средняя мощность снежного покрова на приморской равнине и на приледниковом плато – 25–30 см. Снег сходит на приморской равнине в начале июля, а в тыловых швах террас, депрессиях и долинах рек залеживается до конца июля–начала августа, что способствует формированию здесь нивальной обстановки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор лишайников проведен С.С. Холодом в процессе геоботанического обследования край-

¹ Здесь и далее указана высота над уровнем моря, м.

² Подобные грунты со смешением разных фракций являются следствием активного криолитогеоза, свойственного полярным областям Земли; в литературе они получили название диамиктона (Washburn, 1988).

ней северной оконечности архипелага Новая Земля – окрестностей мыса Желания (остров Северный). Работы проводили в летний период 2015 и 2018 гг. Геоботанические описания выполняли на пробных площадках размером 4×4 м, которые закладывали в высотном диапазоне от уровня моря (галечные приморские косы) до высоты 266 м (отметка приледникового плато на расстоянии 18 км от берега моря). Часть описаний делали на геоботанических профилях, охватывающих основные типы местообитаний: приморскую равнину с уклоном $1-2^\circ$, террасы разного уровня, уступы террас, ложбины стока, каменистые гряды, приморские косы, песчано-галечные пляжи и др. (рис. 1). Для анализа распределения лишайников на исследованной территории было отобрано 157 описаний, в которых встречаются лишайники. Каждое описание сопровождалось оценкой абиотических параметров (см. ниже). Для всех сосудистых растений, мохообразных и лишайников указывали проективное покрытие (%), которое оценивали визуально. Определение лишайников выполнено Л.А. Коноровой с использованием морфолого-анатомических и хемотаксономических методов (The lichen..., 2014).

Все полученные зависимости основаны на данных геоботанических описаний: анализируется только видовой состав лишайников, зафиксированных на пробных площадях (4×4 м) геоботанических описаний³.

Местообитание нами понимается как среда жизни фитоценоза, которая складывается из факторов среды (энтопия), режимов среды (экотопа), комплексов биотических и фитоценогенных факторов (Mirkin et al., 1989). Площадь одного местообитания может в каждом конкретном случае довольно сильно варьировать: от 3–4 до 18–20 м в поперечнике. Одним местообитанием может быть, например, крупный полигон (до 5–6 м в diam.), блюдцеобразная западина, склон невысокой гряды, краевая часть приморской равнины и др. В пределах одного местообитания возможно варьирование некоторых параметров среды, в частности, гранулометрического состава грунтов, высоты элементов нанорельефа, увлажнения и ряда других. Так, в центральной части полигона могут преобладать щебнисто-песчано-суглинистые фракции, а по его периферии – суглинисто-щебнистые. Эти различия могут сопровождаться и небольшими различиями в степени увлажнения, характере нанорельефа. Местообитание, таким образом, по признакам ряда факторов среды

представляет собой относительно гетерогенное образование⁴. Это, в свою очередь, определяет и некоторые особенности распределения лишайников в пределах такого местообитания. В частности, латки одного и того же вида лишайников могут быть одновременно на разных фракциях грунта: на щебне и крупном песке, или на щебне и мелком плитняке. В пределах такого местообитания доля той или иной фракции грунта может варьировать, например, преобладать плитняк (при наличии щебня), или щебень с крупным песком (при наличии отдельных глыб и плит). Каждое местообитание в этом случае распознается по признаку именно такой, преобладающей, фракции.

При выделении местообитания сначала принимались во внимание крупные геоморфологические элементы, такие, как приморская равнина, склон, после чего давалась более дифференцированная характеристика, например, плоская или бугристая равнина, перегибы, подножья террас, ложбины, гряды и т. д. Помимо геоморфологических параметров, которые являются ведущими, каждый тип местообитания характеризуется своими диапазонами других характеристик: абсолютной высоты, спектра преобладающих экспозиций, крутизны склона, диаметра полигонов и пятен. Из многочисленных параметров растительности нами использованы для анализа видовой состав и проективное покрытие лишайников. В работе показана зависимость этих показателей от ряда абиотических и биотических факторов.

Для рассмотрения особенностей дифференциации лишайников по разным местообитаниям использованы понятия “лихеноценотип” (Kholod, Zhurbenko, 2005) и “активность вида”. Под лихеноценотипом понимается вся совокупность видов лишайников одного типа местообитания, т.е. всех конкретных участков, относимых к такому типу. Так, например, это могут быть виды, отмеченные на всех каменистых грядах или плоских участках приморской равнины, где выполнялись геоботанические описания. К понятию “лихеноценотип” близко понятие “парциальной флоры экотопа”, введенного Б.А. Юрцевым в 1982 г. (Yurtsev, 1982) для обозначения совокупности сосудистых растений на одном типе местообитания. Помимо видового состава, лихеноценотип характеризуется суммарным проективным покрытием лишайников каждого участка (в процентах от пробной площади геоботанического описания); для лихеноценотипа в тексте и таблице 1 приводятся данные по среднему проективному покрытию. Все лихеноцено типы имеют

³ В данной работе не ставилась цель выявления полного видового состава лишайников, что определялось постановкой задачи полевых исследований – геоботаническим обследованием территории и, кроме того, невозможностью равномерного охвата описаниями сообществ всех типов местообитаний.

⁴ Местообитание, по определению, является гомогенным образованием, но эта гомогенность подразумевает и некоторую степень гетерогенности в отличие от полной гомогенности, которая в литературе получила название гомогенности (Vasilevich, 1983).

в данной работе такой же порядковый номер, как и тип местообитания. В каждый лишеноценотип могут входить как виды, присущие только данной группе, так и виды, встречающиеся в нескольких группах.

В данной работе мы придерживаемся определения активности видов и градаций ее шкалы, предложенными Б.А. Юрцевым: “Активные виды представляют собой преуспевающий элемент флоры, что находит свое выражение в повышенной численности таких видов, значительной широте их экологической амплитуды, равномерном распределении их по территории” (Yurtsev, 1968: 5). Для определения активности вида рассматривали 3 параметра: число освоенных видов типов местообитаний (широта экологической амплитуды вида), постоянство вида на одном типе местообитания, проективное покрытие вида. Группы, выделенные по признаку активности видов, на основе соотношения показателей постоянства и проективного покрытия, были далее подразделены на подгруппы. При отнесении вида к этой категории принимались во внимание максимальные величины постоянства и проективного покрытия во всех лишеноценотипах.

Для каждого вида лишеноценотипа рассчитывали величину постоянства. Эта характеристика представлена в виде 5-балльной шкалы, для которой приняты следующие градации (проценты — доля пробных площадей, в которых данный вид присутствует, к общему числу пробных площадей в лишеноценотипе): I — 1–20%, II — 21–40%, III — 41–60%, IV — 61–80%, V — 81–100%. Проективное покрытие вида выражали в баллах на основе следующей шкалы: 1 — <1%, 2 — 1–2%, 3 — 3–5%, 4 — 6–10%, 5 — >10%⁵. Неравномерность шкалы проективного покрытия определяется тем, что в полярных пустынях подавляющая часть видов имеет покрытие в диапазоне от 1 до 5%, и значительно меньше или крайне мало видов — до 10% или более 10%. Дробная шкала, соответствующая диапазону 1–5% (баллы 1–3), призвана отобразить варьирование проективного покрытия основной части лишайников полярных пустынь. Для показателя широты экологической амплитуды принято 5 градаций (классов), в соответствии с числом освоенных типов местообитаний: V (особо активные, эвритопные виды) — встречаются в 9 типах местообитаний; IV (высокоактивные, гемизэритопные виды) — в 7–8 типах местообитаний; III (среднеактивные, субгемизэритопные виды) —

в 5–6; II (малоактивные, гемистенотопные виды) — в 3–4; I (неактивные, стенотопные виды) — в 1–2.

Определение высоты над уровнем моря производили с помощью GPS-навигатора с точностью ± 3 м. Зависимость числа видов и суммарного проективного покрытия от содержания скелетной фракции устанавливали по суммарному содержанию на пробной площади всех фракций крупнее 0.125 мм: среднего и крупного песка, дрессы, гравия, щебня, гальки, плитняка, глыб. Теплообеспеченность определяли через экспозицию склона, которая обозначена посредством следующей числовой шкалы (баллы): 1 — С, 2 — СВ, 3 — СЗ, 4 — В, 5 — З, 6 — ЮВ, 7 — Ю, 8 — ЮЗ⁶. Для выявления зависимости между экспозицией и проективным покрытием лишайников рассматривали только пробные площади, расположенные на местообитаниях с уклоном не менее 2°, при этом не учитывали те части местообитания, которые имеют другую ориентацию, чем весь участок в целом. Морфология и параметры полигонов и пятен даны в соответствии с работой А. Уошборна (Washburn, 1988). К подушковидным формам отнесены все растения и лишайники, образующие сферические и полусферические формы, иногда — многовидовые ковры из подушек с отчетливо выраженной бугорковатой структурой.

Построение экологических шкал для 2 факторов среды — увлажнения и нивальности (степени заснеженности) — произведено с использованием методики Л.Г. Раменского (Sobolev, Utekhin, 1973). В качестве элективного среднего был выбран дециль ранжированного ряда, на основе которого выводился стандарт шкалы; положение каждой конкретной группы лишайников того или иного местообитания на экологической шкале устанавливалось на основе метода “определение места в экологическом ряду”. Экоклин (диаграмму распределения видов на экологических шкалах) строили для видов, имеющих достоверные значения связи с фактором среды, по возрастанию (слева направо) величины оптимума вида на шкале.

На основе положения оптимума устанавливали экологические группы для каждой из двух шкал. К одной экологической группе отнесены виды, входящие в один диапазон экологической амплитуды вида (по показателям средневзвешен-

⁵ Перевод проективного покрытия лишайников в баллы использован в таблице активности видов, а в тексте — при соответствующей характеристике лишеноценотипов. В то же время, в тексте используются и показатели проективного покрытия отдельных видов в процентах, что делает изложение более информативным. Балл 1 (<1%) присвоен всем видам, для оценки проективного покрытия которых в полевых условиях использовался символ “+”.

⁶ Близкая последовательность экспозиций склона, характеризующая градиент увлажнения, приводится в работе Р. Уиттекера (Whittaker, 1980): СВ-С-СЗ-В-З-ЮВ-Ю-ЮЗ (по увеличению сухости). Мы в своей работе использовали близкую последовательность для градиента теплообеспеченности, полагая, что в полярных пустынях на открытых склонах эти два градиента дублируют друг друга. В нашей шкале переставлены местами первые два члена этого ряда — СВ и С, поскольку северные (а не северо-восточные) склоны на крайнем севере архипелага Новая Земля — самые холодные, что определяется крайне интенсивными северными (холодными) ветрами как летом, так и зимой.

ной дисперсии и эвритопности, см. ниже). Для обозначения принадлежности видов к одной экологической группе использовали окончание “топы”⁷, имея в виду их приуроченность к тому или иному местообитанию, например, мезо-ксеротопы, микрохионотопы. Для каждой экологической группы устанавливали среднее расстояние между оптимумами экологической амплитуды входящих в нее видов, которое рассчитывали только для групп с числом видов не менее 3. В дальнейшем проводили ординацию, в ходе которой устанавливали положение каждого лишеноцено типа в экологическом пространстве факторов, в наибольшей степени определяющих обилие лишайников: увлажнения, нивальности, гранулометрического состава, диаметра полигонов (как интегрального показателя интенсивности мерзлотных процессов).

Ряд зависимостей, приведенных в данной работе, установлен для выборок ограниченного объема – от 2 до 7 лишеноцено типов. Такой подход объясняется тем, что полный набор лишеноцено типов в большинстве случаев не дает достоверных зависимостей. При установлении зависимости между числом видов/проективным покрытием лишайников – с одной стороны, и экологическими и биотическими параметрами – с другой, останавливались на выборке такого объема, для которой величина коэффициента детерминации (R^2) в регрессионном уравнении была бы относительно значимой.⁸

Для анализа взаимосвязи между числом видов или их проективным покрытием – с одной стороны, и параметрами среды и растительности – с другой, использовали регрессии разного вида (прямолинейную, экспоненциальную, степенную и полиномиальную). По результатам использования шкал для каждого вида была получена эмпирическая линия регрессии, которая была подвергнута выравниванию (метод скользящей средней по 3 точкам).

Для анализа экологических шкал использовали статистические параметры:

- средневзвешенная напряженность фактора (оптимум экологической амплитуды вида):

$$X_j = \frac{\sum_{i=1}^n m_i x_i}{\sum_{i=1}^n m_i},$$

где m_i – проективное покрытие вида в каждом стандарте шкалы, x_i – порядковый номер стандарта шкалы, n – число стандартов шкалы;

⁷ Подобные окончания слов для обозначения видов, принадлежащих определенной экологической группе, были предложены А.А. Ниценко в 1963 г. (Ipatov, Kigikova, 1997).

⁸ Самое низкое значение коэффициента R^2 в полученных нами зависимостях – 0.3466, которое мы условно приняли за нижний порог относительно значимой величины.

- сила влияния фактора (теснота связи):

$$\eta_x^2 = \sigma_x^2 / \sigma_y^2,$$

где η_x^2 – сила влияния фактора, σ_x^2 – дисперсия, обусловленная влиянием данного фактора (рассчитывалась до процедуры выравнивания эмпирической линии регрессии и после нее), σ_y^2 – общая дисперсия исходного комплекса;

- достоверность силы влияния фактора:

$$F_{\text{выч.}} > F_{\text{таб.}},$$

где показатель $F_{\text{выч.}}$ рассчитывался до и после процедуры выравнивания. Те виды, которые после выравнивания показали недостоверную связь с фактором среды ($F_{\text{выч.}} < F_{\text{таб.}}$), исключались из дальнейшей обработки (в соответствующей таблице не приведены);

- средневзвешенная нормированная дисперсия, σ^2 (первый показатель экологической амплитуды вида):

$$\sigma^2 = \frac{\sum_{i=1}^n m_i (x_i - X_j)^2 / \sum_{i=1}^n m_i}{\sigma_{\text{max}}^2},$$

где x_i – порядковый номер стандарта шкалы, X_j – средневзвешенная напряженность фактора, m_i – проективное покрытие вида в каждом стандарте шкалы, n – число стандартов шкалы;

- эвритопность вида, H_i (второй показатель экологической амплитуды вида):

$$H_i = \frac{-\sum_{i=1}^n \frac{m_i}{M} \log_2 \frac{m_i}{M}}{\log_2 n} \quad (\text{Vasilevich, 1972}),$$

где m_i – проективное покрытие вида в каждом стандарте шкалы, M – сумма проективных покрытий вида по всей шкале, n – число стандартов шкалы.

Для отнесения видов к той или иной категории широты экологической амплитуды диапазона изменения показателей σ^2 и H_i (минимальное-максимальное значения) делили на 3 равных части. Соответственно, в экологических группах видов по факторам увлажнения и нивальности было установлено 3 диапазона широты экологической амплитуды: узкая, средняя, широкая.

Для всех величин среднего вычисляли стандартную ошибку. Все статистические величины получены на уровне значимости $\alpha = 0.05$. Построение диаграмм проведено с использованием стандартного пакета программ Excel.

Образцы лишайников хранятся в гербарии лишайников Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Типы местообитаний и лишеноценоотипы

На основании вышеизложенных параметров в исследованном районе выделено 9 типов местообитания и, соответственно им, 9 лишеноценоотипов.

Тип местообитания 1 — *слабонаклонные участки приморской равнины и приледникового плато*. Грунты на этих участках — относительно сухие, снег обычно сходит в начале июля. Сортировка грунтов приводит к формированию как крупных (100–120 см в диам.), так и мелких полигонов (15–20 см в диам.). Проективное покрытие мохообразных не превышает 30% (табл. 1). В лишеноценоотипе — 32 вида. Высокое постоянство (IV) имеют *Cetrariella delisei*⁹ и *Thamnolia vermicularis* s. l., среднее (III) — *Ochrolechia frigida*. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников — 4.5%. Высокие значения (балл 4) проективного покрытия на отдельных участках — у видов *Cetrariella delisei*, *Ochrolechia frigida*, *Stereocaulon rivulorum* (табл. 2, рис. 2).

Тип местообитания 2 — *плоские участки приморской равнины*, сложенные суглинками с примесью дресвы, щебня, а также — небольших глыб, выжатых на поверхность. Хорошо выражены тиксотропные свойства суглинистой массы. На некоторых участках вода застаивается после дождя. Результатом сортировки грунтов являются плоские полигоны или пятна с большим варьированием диаметра (табл. 1). Максимальное значение проективного покрытия мхов — 40%. В составе лишеноценоотипа — 36 видов. Максимальную величину постоянства имеют 3 вида: *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis* s. l. (V), *Cetrariella delisei* (IV), среднюю (III) — *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников — 4.8%. Наибольшие значения (балл 3) проективного покрытия в этом лишеноценоотипе — у 2 видов: *Stereocaulon rivulorum* и *S. saxatile* (табл. 2, рис. 3).

Тип местообитания 3 — *ложбины и секторы пластового стока* со слоем воды 2–3 см. В составе верхних горизонтов грунтов велика доля тяжелых суглинков. Между полосами стока есть участки относительно сухих суглинков со щебнем, образующих зачаточные формы мелких полигонов. Проективное покрытие мхов варьирует в широких пределах: от 15 до 85% (табл. 1). В составе лишеноценоотипа — 5 видов, среди которых наибольшее постоянство (IV) имеет *Thamnolia vermicularis* s. l. В этой группе — самое низкое среднее суммарное проективное покрытие лишайников — 1.8%. Проективное покрытие в 3 балла характерно для *Parmelia skultii*, слоевища которой обычны на скло-

лах лежащего на поверхности суглинка плитняка (табл. 2, рис. 4).

Тип местообитания 4 — *перегибы, тыловые швы террас*, для которых характерно интенсивное снегонакопление. Сортировка грунтов на этих участках выражена слабо, часто полигоны, поперечник которых достигает 110 см, образуют ступени на склоне (табл. 1). Проективное покрытие мхов варьирует в диапазоне 25–55%. В лишеноценоотипе — 28 видов. Высокими величинами постоянства характеризуются *Flavocetraria nivalis*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis* s. l. (V), *Cetrariella delisei*, *Flavocetraria cucullata* (IV), средними — *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria islandica* (III). Среднее суммарное проективное покрытие лишайников — 9.4%. Наибольшие значения покрытия — у *Flavocetraria nivalis*, *Ochrolechia frigida* (5), *Cetrariella delisei*, *Flavocetraria cucullata* (4) (табл. 2, рис. 5).

Тип местообитания 5 — *нижние части и подножья склонов и высоких террас*, где обычны грунты с преобладанием мелкого плитняка и глыб (иногда — крупных). На этих участках скапливаются большие массы снега, стаивающие обычно в середине-конце июля. Снег при таянии активно фильтруется в плитняково-крупноглыбистую толщу, поэтому во вторую половину лета здесь относительно сухо. Преобладают зачаточные формы полигонов со значительным варьированием диаметра — от 15 до 120 см (табл. 1). Проективное покрытие мхов изменяется в широком диапазоне — от 4 до 85%. В лишеноценоотипе — 32 вида лишайников. Высоким постоянством (V) отличаются 2 вида — *Cetrariella delisei* и *Ochrolechia frigida*, средним (III) — *Stereocaulon rivulorum*. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников — 6.6%. Высокие значения покрытия отмечены у 4 видов: *Cetrariella delisei* (5), *Ochrolechia frigida* (4), *Melanelia hepatizon* (4), *Lecanora polytropa* (4) (табл. 2, рис. 6).

Тип местообитания 6 — *бугры приморской равнины, краевые части террас*. Эти бугры сложены щебнистым и мелкокаменистым материалом, поверхность которого покрыта маломощным слоем снега (сдувается ветрами в течение зимы), который быстро стаивает весной. Местообитания данного типа — сухие и малоснежные (табл. 1). Максимальное проективное покрытие мхов составляет 45%. В данном лишеноценоотипе — 46 видов. Высокое постоянство имеют 3 вида лишайников: *Thamnolia vermicularis* s. l., *Ochrolechia frigida* (V), *Flavocetraria nivalis* (IV). Постоянство III — у 4 видов: *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *Melanelia hepatizon*, *Alectoria ochroleuca*. Среднее суммарное проективное покрытие лишайников — 16.5%. Высокие значения покрытия имеют *Melanelia hepatizon*, *Brodoa oroarctica*, *Rhizocarpon geographicum* (5), *Cetrariella delisei*, *Alectoria ochroleuca*,

⁹ Латинские названия лишайников приведены по: Spisok..., 2010, мхов — Ignatov et al., 2006.

Allantoparmelia alpicola, *Arctocetraria nigricascens*, *Porpidia melinodes*, *Umbilicaria cylindrica* (4) (табл. 2, рис. 7).

Тип местообитания 7 — *каменистые гряды*. На таких грядах, как правило, преобладают средние и мелкие глыбы и плитняк, в расщелинах между которыми обычно скапливается щебень. Снег здесь не задерживается, поэтому на этих участках всегда сухо. Сортировка каменистого материала выражена довольно плохо: только изредка можно встретить отдельные округлые полигоны на плоских вершинах гряд (табл. 1). Проективное покрытие мхов варьирует в диапазоне 3–25%. В лихеноценолите этих местообитаний — 25 видов. Наибольшая величина постоянства — III — только у 3 видов: *Rhizocarpon geographicum*, *Pseudephebe pubescens*, *Umbilicaria hyperborea*. В этом лихеноценолите — наибольшее среднее суммарное проективное покрытие лишайников — 49.0%. Высокие значения покрытия отмечены у 10 видов: *Brodoa oroarctica*, *Umbilicaria hyperborea*, *Sphaerophorus globosus*, *S. fragilis*, *Tremolecia atrata*, *Porpidia melinodes*, *Melanelia stygia* (5), *Ochrolechia frigida*, *Allantoparmelia alpicola*, *Pseudephebe pubescens* (4) (табл. 2, рис. 8).

Тип местообитания 8 — *склоны с активно движущимся материалом*. Большая часть этих местообитаний — склоны, плащеобразно перекрытые сланцевой плиткой, которая иногда образует полосы, редко — небольшие бугры. Снег сходит относительно рано, поэтому во второй половине лета здесь сухо. Максимальное проективное покрытие мхов — 15%. В лихеноценолите — 18 видов. Высокое постоянство только у одного вида лишайников — *Cetrariella delisei* (IV). Среднее суммарное проективное покрытие лишайников — 2.5%. Покрытие 4 балла имеет *Rusavskia elegans* (табл. 2, рис. 9).

Тип местообитания 9 — *краевые части цокольных террас (приморских и придолинных)*. Эти террасы могут быть как горизонтальными, так и иметь уклон до 23°, обычно их поверхность покрыта плащом рыхлых (щебнисто-суглинистых) отложений. Снега на этих участках довольно много, при его сходе образуются небольшие лавовые потоки, следы которых хорошо прослеживаются в виде полос грунта между моховыми коврами. В лихеноценолите — 30 видов. Проективное покрытие мхов варьирует в диапазоне 35–85%. Такие покровы характерны, как правило, для щебнисто-суглинистых участков, часто — при высокой роли зоогенного фактора (скопления птиц). Мхи способствуют растягиванию периода снеготаяния и высокому уровню многолетнемерзлых пород (табл. 1). Только в этом лихеноценолите встречена *Peltigera canina* (постоянство — II). С высоким постоянством здесь отмечены *Thamnolia vermicularis* s. l. (V) и *Flavocetraria cucullata* (IV). Среднее суммарное проективное покрытие

лишайников в этом типе — 7.6%. Покрытие 5 баллов имеет один вид — *Stereocaulon rivulorum* (5) (табл. 2, рис. 10).

Для лихеноценолитов характерен большой разброс величины видового богатства: от 5 (тип 3) до 46 (тип 6). Высокая величина этого показателя для последнего типа определяется щебнистым (крупный и мелкий щебень), относительно сухим субстратом — условиями, наиболее благоприятными для поселения и закрепления лишайников. Тип 3, наоборот, формируется на участках пластового стока, где небольшие латки лишайников могут существовать только на возвышающихся над поверхностью грунта, часто перекрытого слоем воды в 1–2 см, обломках коренной породы, небольших фрагментах относительно сухого суглинка или на моховых подушках внутри колец, образованных дернинами щучки *Deschampsia borealis*. Относительно большие величины видового богатства (32 и 36 видов в лихеноценолитах 1 и 2 соответственно) характеризуют зональные местообитания — слабонаклонные (1–2°) или горизонтальные участки приморской равнины с преобладанием щебнисто-суглинистых субстратов и отсутствием подтока воды с вышерасположенных гипсометрических уровней.

К видам, определяющим облик полярных пустынь крайнего севера архипелага Новая Земля, относятся всего несколько лишайников. Среди них — *Cetrariella delisei*, который при средних или высоких величинах постоянства в ряде лихеноценолитов образует хорошо заметные скопления подушек или ковры с волнообразной поверхностью на щебнисто-суглинистых участках приморской равнины и приледникового плато. Остальные виды, заметные в растительном покрове, приурочены к каменистым развалам или скоплениям щебня на сухих грядах или буграх, расположенных на разных высотных уровнях. Это — *Brodoa oroarctica*, *Melanelia stygia*, *Porpidia melinodes*, *Pseudephebe pubescens*, *Sphaerophorus fragilis*, *Tremolecia atrata*, образующие черные, ярко-оранжевые или бурые покровы на поверхности крупных глыб и плитняка, либо — на щебнистых участках в расщелинах между плитняком. Часто, в краевых частях приморской равнины, на темно-зеленом фоне мхов выделяются серовато-белые скопления *Stereocaulon rivulorum*.

Высокие значения среднего суммарного проективного покрытия лишайников в лихеноценолите 7 определяются массовым развитием накипных, кустистых и листоватых лишайников (*Brodoa oroarctica*, *Melanelia stygia*, *Porpidia melinodes*, *Pseudephebe pubescens*, *Umbilicaria hyperborea*) на сколах крупных глыб. Низкие значения покрытия в лихеноценолите 3 вызваны интенсивным обводнением местообитания (лишайники селятся только на небольших участках относительно

сухого суглинка или на сколах плитняка, возвышающегося над водой), а в лишайноценолите 8 — подвижностью субстрата на склонах, препятствующем формированию крупных лишайниковых латок и покровов. Среднее суммарное проективное покрытие ряда лишайноценолитов характеризуется высокой величиной ошибки среднего, часто достигающей 50% и более от абсолютной величины. Причина этого — большие колебания значений суммарного проективного покрытия, прослеживающиеся от одного конкретного участка к другому, что определяется геоморфологической молодостью территории (разные стадии выветривания коренных пород и формирования подвижных рыхлых отложений), относительно недавно освободившейся из-под ледникового покрова.

Активность видов лишайников

В общем списке лишайников учтено 84 вида.

К категории особо активных (класс V) относится 1 вид — голарктический арктовысокогорный вид с биполярным типом ареала — *Thamnolia vermicularis* s. l. (Golubkova, 1983) (табл. 2). Этот лишайник осваивает все местообитания крайней северной оконечности архипелага Новая Земля от приморских песчано-галечных кос до каменистых гряд и приледникового плато, находящихся на высоте выше 300 м. Данный вид нигде не имеет значений покрытия более 3%: в большинстве случаев он распространен в местообитании рассеянно, лишь в редких случаях образуя тонкие цепочки.

В категорию высокоактивных (класс IV) входит 9 видов (табл. 2). Эту группу можно подразделить на 3 подгруппы: а) виды с постоянством IV и V: *Cetrariella delisei*, *Ochrolechia frigida*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, 2) виды с постоянством I—III и покрытием 3—5 баллов: *Stereocaulon rivulorum*, *Cetraria islandica*, 3) виды с постоянством I—II и покрытием 1—3 балла: *Parmelia skultii*, *Allocetraria madreporiformis*, *Lecidea ramulosa*. Вид *Stereocaulon rivulorum* образует скопления на моховых коврах в краевых частях приморских равнин, по соседству с крутыми склонами — местами гнездования морских колониальных птиц (лишайноценолит 9), один раз встречено скопление слоевищ этого вида с проективным покрытием 15%. Лишайник *Allocetraria madreporiformis* образует локальные скопления с покрытием до 10% на участках залеживания снега у подножья террас и склонов (лишайноценолит 5), *Parmelia skultii* один раз встречается с покрытием 5% на скоплении щебня на сухом бугре приморской равнины (лишайноценолит 6).

К категории среднеактивных (класс III) отнесено 11 видов (табл. 2); в этой группе выделено 3 подгруппы: а) виды с постоянством I—III и по-

крытием 4 и 5 баллов: *Melanelia hepatizon*, *Alectoria ochroleuca*, б) виды с постоянством I—II и покрытием 4 и 5 баллов: *Brodoa oroarctica*, *Allantoparmelia alpicola*, *Rusavskia elegans*, в) виды с постоянством I и II и покрытием 1 и 2 балла: *Vulpicida tilesii*, *C. ericetorum*, *Cladonia gracilis*, *C. pyxidata*, *Cetraria aculeata*, *Stereocaulon alpinum*. Виды *Allantoparmelia alpicola* и *Brodoa oroarctica* иногда образуют плотно прижатые к поверхности крупных глыб и плитняка покровы с покрытием 10%, один раз отмечено покрытие 25% (лишайноценолит 7). Виды *Melanelia hepatizon* и *Rusavskia elegans* образуют небольшие покровы (покрытие — до 5%) на крупном щебне на сухих буграх приморской равнины или на отдельных крупных глыбах, выжатых из грунта в процессе вымораживания (лишайноценолит 6).

Категория малоактивных (класс II) включает 14 видов (табл. 2). В составе этой группы выделено 3 подгруппы: а) виды с постоянством I—III и покрытием 4 и 5 баллов: *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria hyperborea*, *Pseudephebe pubescens*, *Tremolecia atrata*, *Sphaerophorus globosus*, *Arctocetraria nigricascens*, б) виды с постоянством I и II и покрытием 3 балла: *Bryocaulon divergens*, *Umbilicaria proboscidea*, *Stereocaulon saxatile*, в) виды с постоянством I и покрытием 1 балл: *Megaspora verrucosa*, *Stereocaulon botryosum*, *Alectoria nigricans*, *Dactylina ramulosa*, *Peltigera malacea*. Виды *Sphaerophorus globosus*, *Tremolecia atrata* и *Umbilicaria hyperborea* образуют скопления слоевищ между плитняком (на щебне), на поверхности отдельных глыб, а также — покровы на крупных сколах глыб с суммарным покрытием 15—20% (один раз описана пробная площадь на плитняке с проективным покрытием *Tremolecia atrata* до 25%) в лишайноценолите 7. Скопления слоевищ *Umbilicaria proboscidea* с покрытием до 5% постоянно встречаются на сухих щебнистых буграх (лишайноценолит 6), один раз в этом же лишайноценолите встречена латка лишайника *Arctocetraria nigricascens* с покрытием 7%. Виды *Pseudephebe pubescens* и *Rhizocarpon geographicum* как в лишайноценолите 6, так и в лишайноценолите 7, имеют покрытие 5—6% (редко — до 10%). Первый из них образует миниатюрные латки, плотно прижатые к сланцевым плиткам, второй формирует покровы на сколах песчаниковых глыб. Скопление мелких слоевищ *Stereocaulon saxatile* с покрытием 4% встречено один раз на щебнисто-мелкоземистом влажном субстрате в лишайноценолите 2.

Категория неактивных (класс I) — наиболее многочисленная и включает 49 видов (табл. 2). Эта группа лишайников встречается в 1, реже — в 2 типах местообитания. В то же время некоторые из этих видов могут образовывать заметные покровы в отдельных местообитаниях, относящихся, как правило, к одному лишайноценолиту. Это дает основание подразделить данную группу на 2 подгруппы: а) виды с постоянством I и II и по-

крытием 3–5 баллов: *Porpidia melinodes*, *Sphaerophorus fragilis*, *Melanelia stygia*, *Umbilicaria cylindrica*, *Lecanora polytropa*, *Athallia holocarpa*, *Stereocaulon capitellatum*, *S. paschale*, 6) виды с постоянством II и покрытием 2 балла: в эту подгруппу входят все остальные (всего – 41) виды. В ней выделяется *Peltigera canina*, встречающаяся на мхах краевых частей приморских террас (постоянство – II, покрытие – 2 балла). Лишайник *Porpidia melinodes* на сколах и гранях крупных глыб песчаника образует нарастания, проективное покрытие которых в пределах пробной площади может достигать 35% (лихеноценотип 7). На этих же горных породах с покрытием до 20% образуются покровы *Melanelia stygia*, один раз на щебне среди развалов плитняка встречено скопление слоевищ *Sphaerophorus fragilis* с покрытием 15%. Повышенное обилие *Lecanora polytropa* и *Stereocaulon capitellatum* (каждый – по 3–4%) отмечено на местах длительного залегания снега (лихеноцено типы 4 и 5).

Число видов

Изменение числа видов с высотой связано полиномиальной зависимостью для лихеноцено типов 1 и 6 (рис. 11, а). Этот показатель в местообитании лихеноцено типа 6 на высоте 20 м (бугры в краевой части приморской равнины) равен 16, а на высоте 300 м и более (бугры и выпуклые полигоны на приледниковом плато) не превышает 4. Число видов в лихеноцено типе 1 на высоте 30 м (приморская равнина) – 8–9, а на высоте 230–240 м (краевая часть приледникового плато) оно уменьшается до 1–2. Оба лихеноцено типа характеризуются относительно высоким видовым разнообразием, при этом лихеноцено тип 1 формируется на зональных, а на больших высотах – орозоновых¹⁰, позициях. Для всех других лихеноцено типов (приуроченных к щебнисто-суглинистым и щебнистым грунтам, умеренно или слабо увлажненным) также прослеживается уменьшение числа видов с высотой, однако, эта зависимость – крайне слабая (величина R^2 менее 0.1). На приледниковом плато, начиная с высоты 220 м, нет ни одного вида лишайников, характерных только для этой высотной ступени: здесь происходит только выпадение из состава лихеноцено типов видов, являющихся обычными на нижерасположенных гипсометрических уровнях.

Выявлена полиномиальная зависимость числа видов от содержания на пробной площади скелетной фракции для лихеноцено типов 1 и 6, последовательность которых на диаграмме (слева направо: рис. 11 б) соответствует градиенту местообитаний по гранулометрическому составу: щеб-

нисто-суглинистые (тип 1) – щебнистые (тип 6). Диапазон числа видов изменяется от 1–10 до 2–14 видов при переходе от лихеноцено типа 1 (содержание фракций >0.125 мм – 20–50%) к лихеноцено типу 6 (50–80%).

Проективное покрытие лишайников

Установлена зависимость, описываемая степенной функцией, между абсолютной высотой и суммарным проективным покрытием лихеноцено типов 5 и 6 (рис. 12 а). Относительно высокое покрытие (35–50%) характерно для лихеноцено типа 6 на высотах до 20 м, т.е. для тех частей приморской равнины, которые расположены ближе всего к берегу моря. На высотах ок. 70 м проективное покрытие в обеих группах резко уменьшается и составляет не более 12–15%. Обе эти группы формируются на каменисто-щебнистых субстратах, причем, лихеноцено тип 5 – на участках глубокого снежного покрова. Суммарное проективное покрытие лихеноцено типов определяется видами, каждый из которых не имеет стабильно высокого проективного покрытия. Так, на высотах до 50 м только 2 раза описаны пробные площади с покрытием лишайников более 15%; максимальный вклад в эту величину вносят виды *Cetrariella delisei* (образует небольшие коврики или подушки), *Melanelia hepatizon*, *Ochrolechia frigida*. Начиная с высоты 100 м проективное покрытие каждого из видов в обеих группах не превышает 3–4%. Исключение составляет вид *Lecanora polytropa*, который на одной пробной площади на участках крупного щебня и мелкого плитняка (тип местообитания 5) отмечен с покрытием 10%.

В других лихеноцено типах, не отраженных на диаграмме (1 и 8), также есть тенденция уменьшения суммарного проективного покрытия с высотой, однако, зависимость здесь – крайне слабая ($R^2 < 0.1$), что связано с постоянно встречающимися видами с низкими величинами покрытия (2–5%) на высотах до 100 м. Такая же зависимость прослеживается при увеличении покрытия лишайников до 60% на высотах 250 м и выше в лихеноцено типе 7: в этом случае слабая связь между абсолютной высотой и проективным покрытием вызвана тем, что на низких высотах (50–70 м) встречаются участки каменистых развалов, где суммарное проективное покрытие лишайников достигает 50–60% (наибольший вклад в эту величину – по 30–35% – вносят виды *Porpidia melinodes* и *Tremolecia atrata*).

Полиномиальная связь между экспозицией склона и суммарным проективным покрытием (рис. 12 б) отмечена для небольшой выборки лихеноцено типов по градиенту теплообеспеченности (через экспозицию склона): С–СВ–СЗ–В–З–ЮВ–Ю–ЮЗ. Высокие значения проективного покрытия лишайников характерны для скло-

¹⁰Орозоновые позиции – местообитания, все параметры которых соответствуют зональным местообитаниям, но находящиеся на других высотных уровнях, нежели собственно зональные.

нов южных румбов: до 17–20% – в лишеноцено типе 7 (*Melanelia hepatizon*, *Pseudophebe pubescens*, *Tremolecia atrata*: склон юго-восточной экспозиции, балл 6), 17% – в лишеноцено типе 5 (*Ochrolechia frigida*: склон юго-западной экспозиций, балл 8). В то же время, самые высокие значения проективного покрытия (до 55%) отмечены в лишеноцено типах местообитаний, не имеющих четко выраженной ориентации по странам света. Это можно наблюдать на каменистых грядках (тип местообитаний и лишеноцено тип 7), где плоскости крупных глыб и плитняка ориентированы одновременно по нескольким частям света. Намечается и некоторая закономерность изменения преимущественной экспозиции склона по высотам: на отметках до 50 м лишайники распределены более или менее равномерно по всем экспозициям, в интервале высот от 50 до 100 м основная масса их встречена на склонах южных румбов, а на высотах от 150 до 250 м с наибольшим проективным покрытием они отмечены на склонах северо-западной и западной экспозиции (иногда – северной).

Экспоненциальная связь выявлена между проективным покрытием лишайников и содержанием на пробной площади скелетной фракции для семи лишеноцено типов (1–7) (рис. 12 *c*). В местообитании лишеноцено типа 3 – наименьшее содержание щебнисто-каменистой фракции (20–30%) и, соответственно, наименьшая величина проективного покрытия лишайников (не более 5% на обломках коренной породы, возвышающихся над поверхностью мокрого илистого грунта). В зональных местообитаниях (1, 2) содержание скелетной фракции составляет 30–50%, проективное покрытие лишайников в соответствующих лишеноцено типах не превышает 12%. В местообитаниях 4 и 5, на участках длительного залегания снега, содержание скелетной фракции варьирует в диапазоне 40–65%, а покрытие лишайников – от 5 до 30% (в одном случае оно достигает 40%). Верхняя правая часть диаграммы – область высоких величин содержания этой фракции (60–90%) – характеризуется возрастанием проективного покрытия лишайников до 65% (лишеноцено типы 6 и 7). Эти лишеноцено типы формируются в местообитаниях с высоким содержанием плитняка, крупных глыб и, в то же время, – среднего и мелко щебня, где высокое проективное покрытие имеет *Sphaerophorus fragilis*.

Прослеживается линейная зависимость между диаметром полигонов и проективным покрытием лишайников для нескольких лишеноцено типов: 2, 4, 6–8 (рис. 12 *d*). Небольшим полигоном с диаметром до 50 см соответствует проективное покрытие лишайников до 15% (лишеноцено типы 2 и 8). В местообитаниях этих лишеноцено типов происходит активная сортировка грунтов: выжима-

ние на поверхность суглинков щебнистой фракции и ее миграция в периферическую часть полигонов. Увеличение диаметра полигонов до 150 см сопровождается увеличением проективного покрытия лишайников до 35%, что наблюдается преимущественно, в трещинах-депрессиях. Интенсивность перемещения щебнистого материала здесь уменьшается, хорошо выражен бортик полигона, к которому приурочена основная масса слоевищ. Крупные полигоны с диаметром более 200 см формируются на каменистых грядках или на сухих щебнистых участках (тип местообитаний 7): проективное покрытие лишайников здесь возрастает до 65%.

Полиномиальная связь установлена между проективным покрытием мохообразных¹¹ и лишайниками в двух типах местообитаний, соответствующих лишеноцено типам 4 и 5 (рис. 12 *e*). На этих местообитаниях, формирующихся на участках долгого залегания снега, проективное покрытие мохообразных варьирует в широких пределах – от 25 до 85%. В типе местообитания 4, где преобладают мезо- и макрохионотопы, увеличение проективного покрытия мхов (*Ditrichum flexicaule*, *Stereodon bambergeri*, *S. revolutus*, *Campylium stellatum*, *Hymenoloma crispulum*) от 25 до 55% сопровождается уменьшением проективного покрытия лишайников (*Cetrariella delisei*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Ochrolechia frigida*, *Sphaerophorus globosus*, *Thamnotia vermicularis* s. l.) с 25 до 7%. В типе местообитания 5, где преобладает нивальная обстановка, при высоких (до 85%) значениях проективного покрытия мхов (*Hymenoloma crispulum*, *Niphotrichum ericoides*, *Santonionia uncinata*, *Polytrichastrum alpinum*) покрытие лишайников (*Cetrariella delisei*, *Cetraria islandica*, *Lecanora polytropa*, *Stereocaulon rivulorum*) не превышает 10%. Вид *Cetrariella delisei*, наиболее характерный для нивальных местообитаний, в этих двух лишеноцено типах образует довольно крупные ковры в ветровой тени плитняка и крупных глыб.

Такая же, полиномиальная, связь характеризует соотношение суммарного покрытия сосудистых растений, мхов и лишайников с подушечной формой роста и лишайников, не имеющих таковой (лишеноцено типы 4–6: рис. 12 *f*). Общее, что сближает местообитания, на которых формируются эти лишеноцено типы – каменисто-щебнистые грунты, хотя они в то же время существенно отличаются по режиму снегонакопления: местообитания типов 4 и 5 – нивальные (мезо- и макрохионные), местообитания типа 6 – преимущественно, микрохионные. Увеличение проектив-

¹¹ Мохообразные включают мхи и печеночники. В соответствующих разделах текста приводятся только названия мхов, поскольку эта группа является абсолютно доминирующей в составе мохообразных.

ного покрытия подушковидных растений и лишайников (*Cerastium regelii*, *Saxifraga cespitosa*, *Hymenoloma crispulum*, *Niphotrichum ericoides*, *Ditrichum flexicaule*, *Racomitrium lanuginosum*, *Andreaea rupestris*, *Cetrariella delisei*) до величины 25–30% сопровождается уменьшением проективного покрытия лишайников с 15–20% до 5–7%, а дальнейшее увеличение покрытия подушечных форм до 50–60% происходит на фоне увеличения покрытия лишайников до 30–35%. Максимальные значения проективного покрытия подушковидных форм (50% и более) и, в то же время, наибольшие значения покрытия лишайников (25% и более) отмечены для типов местообитаний 4 и 5 с интенсивным снегонакоплением.

Экологические группы видов

Шкала увлажнения¹² представлена 19 стандартами, диапазон оптимумов экологических амплитуд составляет 16.1 балла (*Rusavskia elegans* – 1.8, *Peltigera canina* – 17.9), величина силы связи с фактором среды изменяется от 0.04 до 0.95, широта экологической амплитуды по показателю σ^2 находится в диапазоне 0.01–1.00, по показателю H_i – в диапазоне 0.27–0.99 (табл. 3). Разные показатели широты экологической амплитуды связаны логарифмической зависимостью (рис. 13 а, б). При изменении этих показателей в диапазоне от 0 до 1.0 показатель эвритопности вида в подавляющем большинстве случаев имеет большие величины, чем средневзвешенной дисперсии (табл. 3). При разделении данных диапазонов были получены следующие градации широты экологической амплитуды видов: а) по показателю средневзвешенной дисперсии: 0.01–0.33 – узкая, 0.34–0.66 – средняя, 0.67–1.00 – широкая; по показателю эвритопности: 0.27–0.51 – узкая, 0.52–0.75 – средняя, 0.76–0.99 – широкая.

Анализ экоклиннов, представленных на рис. 14 а–д, показывает, что подавляющее большинство видов на градиенте увлажнения имеет одновершинное распределение. Исключение составляет вид *Stereocaulon rivulorum*, у которого 2 пика: в средней части градиента ($X_j = 9.0$), соответствующей мезоморфным условиям с переменным режимом увлажнения, и в правой части ($X_j = 18.0$), с мезоморфными условиями и постоянным режимом увлажнения (рис. 14 д). Положение оптимума вида на шкале позволило установить 5 экологических групп видов по фактору почвенного увлажнения:

¹²Увлажнение является комплексным фактором, который включает как собственно уровень увлажнения (уровень водного довольствия растительности), так и его переменность. Последняя, по мнению Л.Г. Раменского, “является необходимым развитием и коррективом понятия увлажнения” (Ramenskiy, 1971: 171).

1. Ксеротопы с узкой и средней экологической амплитудой ($X_j = 1.8–3.2$, $\eta_x^2 = 0.72–0.92$, $\sigma^2 = 0.01–0.08$, $H_i = 0.27–0.59$): *Rusavskia elegans*¹³, *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*, *Porpidia melinodes*, *Umbilicaria proboscidea*, *Melanelia stygia*, *Allantoparmelia alpicola*, *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria hyperborea*, *Tremolecia atrata*, *Umbilicaria cylindrica* (рис. 14 а).¹⁴

2. Мезо-ксеротопы с экологической амплитудой от узкой до широкой ($X_j = 3.6–5.1$, $\eta_x^2 = 0.56–0.95$, $\sigma^2 = 0.01–0.33$, $H_i = 0.34–0.82$): *Brodoa oroarctica*, *Pseudophebe pubescens*, *Lepraria gelida*, *Umbilicaria torrefacta*, *Melanelia hepaticum*, *Alectoria ochroleuca*, *Arctocetraria nigricascens* (рис. 14 б).

3. Ксеро-мезотопы со средней и широкой экологической амплитудой ($X_j = 5.7–8.9$, $\eta_x^2 = 0.43–0.94$, $\sigma^2 = 0.47–1.00$, $H_i = 0.89–0.99$): *Bryocaulon divergens*, *Alloctetraria madreporiformis*, *Parmelia skulttii*, *Flavocetraria nivalis*, *Ochrolechia frigida*, *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Thamnolia vermicularis* s. l. (рис. 14 в).

4. Мезотопы условий переменного увлажнения с экологической амплитудой от узкой до широкой ($X_j = 9.3–13.2$, $\eta_x^2 = 0.56–0.80$, $\sigma^2 = 0.04–0.66$, $H_i = 0.51–0.96$): *Lecanora polytropa*, *Stereocaulon rivulorum*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia gracilis*, *C. pyxidata*. Видом с узкой амплитудой в этой группе является только *Lecanora polytropa* ($\sigma^2 = 0.04$) (рис. 14 д).

5. Мезотопы условий постоянного увлажнения, к которым отнесен один вид с узкой экологической амплитудой по двум показателям – *Peltigera canina* ($X_j = 17.9$, $\eta_x^2 = 0.72$, $\sigma^2 = 0.02$, $H_i = 0.36$) (рис. 14 д).

На шкале нивальности 3 вида характеризуются бимодальным распределением: *Melanelia hepaticum*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis* s. l. Пики распределений этих видов есть в левой части шкалы ($X_j = 2, 3$), соответствующей микрохионным, а в правой ($X_j = 16, 17$) – мезо- и макрохионным местообитаниям.

В шкале нивальности – 19 стандартов, диапазон оптимумов – 16.2 (*Porpidia melinodes* – 1.7, *Peltigera rufescens* – 17.9). Показатель η_x^2 меняется в диапазоне от 0.13 до 0.94, широта экологической амплитуды по показателю σ^2 находится в диапа-

¹³Перечисление видов экологических групп здесь и далее дано по возрастанию величины X_j .

¹⁴Три вида, имеющие оптимум в этой части шкалы – *Rusavskia elegans*, *Sphaerophorus globosus*, *Umbilicaria cylindrica* – имеют распределения, оптимум которых не превышает величины покрытия в 2%, они не включены в рисунок, чтобы не перегружать изображение в нижней части диаграммы.

зоне 0.01–1.00, по показателю H_i – в диапазоне 0.36–0.99 (табл. 3). Для этой шкалы получены следующие градации широты экологической амплитуды видов: а) по показателю средневзвешенной дисперсии: 0.01–0.33 – узкая, 0.34–0.66 – средняя, 0.67–1.00 – широкая; по показателю эвритопности: 0.36–0.57 – узкая, 0.58–0.78 – средняя, 0.79–0.99 – широкая.

По фактору нивальности установлены 4 экологические группы:

1. Ахионотопы с узкой и средней экологической амплитудой ($X_j = 1.7–3.4$, $\eta_x^2 = 0.60–0.94$, $\sigma^2 = 0.01–0.06$, $H_i = 0.41–0.61$): *Porpidia melinodes*, *Tremolecia atrata*, *Umbilicaria hyperborea*, *Sphaerophorus globosus*, *Melanelia stygia*, *Sphaerophorus fragilis*, *Arctocetraria nigricascens*, *Allantoparmelia alpicola*, *Pseudephebe pubescens*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. proboscidea*, *Rusavskia elegans*, *Lepraria gelida* (рис. 15 а).

2. Микрохионотопы с узкой и средней экологической амплитудой ($X_j = 3.6–4.5$, $\eta_x^2 = 0.67–0.90$, $\sigma^2 = 0.08–0.24$, $H_i = 0.66–0.75$): *Alectoria ochroleuca*, *Rhizocarpon geographicum*, *Brodoa oroarctica*, *Umbilicaria torrefacta*, *Bryocaulon divergens*, *Parmelia skultii* (рис. 15 б).

3. Мезохионотопы с экологической амплитудой от узкой до широкой ($X_j = 6.1–13.4$, $\eta_x^2 = 0.33–0.87$, $\sigma^2 = 0.24–1.00$, $H_i = 0.81–1.00$): *Flavocetraria nivalis*, *Melanelia hepaticum*, *Allocetraria madreporiformis*, *Ochrolechia frigida*, *Thamnolia vermicularis* s. l., *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Stereocaulon rivulorum*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia pyxidata*, *C. gracilis* (рис. 15 с, d). Вид с узкой экологической амплитудой ($\sigma^2 = 0.24$) в этой группе – *Allocetraria madreporiformis*.¹⁵

4. Макрохионотопы с узкой экологической амплитудой ($X_j = 16.0–17.9$, $\eta_x^2 = 0.59–0.85$, $\sigma^2 = 0.02$, $H_i = 0.38–0.43$): *Lecanora polytropha*, *Peltigera canina* (рис. 15 d).¹⁶

Минимальное расстояние между оптимумами экологической амплитуды на градиенте увлажнения – в группе ксеротопов (0.5 ± 0.1), максималь-

ное – мезотопов (2.0 ± 1.3) (рис. 16 а). Наименьшие расстояния между видами в группе ксеротопов характеризуют наибольшую скорость изменения растительности (Vasilevich, 1969). На градиенте нивальности минимальное расстояние между видами и, соответственно, наибольшая скорость изменения растительности установлены для группы микрохионотопов (0.4 ± 0.1), максимальное расстояние и наименьшая скорость изменения растительности – для группы мезохионотопов (1.5 ± 0.4) (рис. 16 б).

Лихеноценоотипы в экологическом пространстве факторов среды

В экологическом пространстве параметров увлажнения и снежного покрова 9 лихеноценоотипов распределены относительно равномерно вдоль оси, соединяющей сухую и малоснежную часть пространства – с одной стороны, и мезоморфную и макрохионотопную – с другой (рис. 17 а). Позицию, соответствующую крайне сухим и малоснежным местообитаниям, занимает лихеноценоотип 7, близко к нему расположен лихеноценоотип 6. Центральную позицию в пространстве этих факторов, со средними величинами параметров увлажнения и заснеженности, занимает лихеноценоотип 1, формирующий на зональных позициях ландшафта. Еще один лихеноценоотип зональных местообитаний – 2 – находится на диаграмме значительно правее лихеноценоотипа 1, что связано с более влажным верхним почвенным горизонтом. Три лихеноценоотипа – 4, 5, 9 – обычны для условий интенсивного снегонакопления, но их различия во многом определяются фактором увлажнения. Крайне правую позицию занимает лихеноценоотип 9, приуроченный к местообитаниям с длительным периодом схода снега. Помимо *Peltigera canina* в этом же местообитании встречаются еще 2 вида этого рода: *P. aphthosa* и *P. malacea*. Эти виды предпочитают хорошую заснеженность и равномерное увлажнение в течение всего лета, чему способствует довольно развитый моховый покров (до 9 см в высоту) и близкий к поверхности грунтов верхний уровень многолетнемерзлых пород¹⁷. В то же время, здесь нет участков с открытой водой, пластовыми водотоками и пр. Для местообитаний этого лихеноценоотипа характерны мезоморфные условия, сохраняющиеся в течение всего лета, в отличие от экологической группы 4, где к концу лета наблюдается некоторое иссушение верхних почвенных горизонтов.

¹⁷Разрастание мхов в краевых частях приморских и придолинных террас связано с интенсивным азотным пресом, который испытывают эти местообитания под влиянием массового скопления морских птиц в предотлетный период.

¹⁵Категории “мезохионотопов”, “макрохионотопов” и др. имеют в данной работе относительное значение, поскольку характеризуют только условия снегонакопления в данном районе и не соотносятся с подобными категориями, установленными для других районов Арктики. В полярных пустынях эффект макрохионности может достигаться не только (и не столько) за счет большой мощности снега, сколько благодаря длительному периоду его таяния при относительно небольшой мощности. Фактор нивальности является комплексным, складывающимся из двух более простых: мощности снега и времени его схода.

¹⁶Виды *Sphaerophorus globosus*, *Arctocetraria nigricascens*, *Umbilicaria cylindrica*, *Rusavskia elegans*, *Lepraria gelida* не включены в рисунок.

В пространстве эдафических факторов – содержания скелетной фракции в грунтах и диаметра полигонов – выделено 2 группы: а) лишеноценоотипы (основная их часть в нижнем левом углу диаграммы) мелких глинистых и щебнисто-суглинистых полигонов, и б) лишеноценоотип 7, занимающий противоположный полюс оси и приуроченный к участкам с глыбисто-плитняковым материалом в обрамлении крупных полигонов (рис. 17 б). Крайнее левое положение на схеме занимает лишеноценоотип 3, обычный на илисто-глинистых наносах ложбин стока приморской равнины. Крайнее правое положение в этой группе – у лишеноценоотипа 6, лишайники которого осваивают грунты, где наряду со щебнем много мелких глыб и плитняка. Большой разброс значений диаметра полигонов в местообитаниях лишеноценоотипов 4 и 7, а отчасти – и 8, связан с высокой подвижностью субстрата в этих местообитаниях и неустойчивостью формы и размеров полигонов. Значительная изменчивость содержания скелетной фракции в местообитаниях лишеноценоотипа 6 определяется варьированием размеров фракции щебня (от мелкого до крупного), а лишеноценоотипа 9 – разным соотношением фракций гальки, гравия и крупного песка на приморских косах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка степени активности видов лишайников, проведенная ранее (Kholod, Zhurbenko, 2005) для подзоны арктических тундр о-ва Врангеля, позволила провести сравнение числа видов, относимых к одной категории активности на о-ве Северном архипелага Новая Земля и на о-ве Врангеля. Если на последнем из них видов, отнесенных к категории особо активных – 5, то на севере Новой Земли – всего один, число высокоактивных – примерно одинаково (на о-ве Врангеля – 10, на Новой Земле – 9). Причина уменьшения числа особо активных видов в полярных пустынях – крайне низкие температуры вегетационного периода и маломощный, постоянно сдуваемый сильными ветрами снежный покров, не защищающий слоевища лишайников от коррадирующего действия метелей. Известно (Chernov, Matveyeva, 1979), что в подзоне арктических тундр происходит ослабление биотопических привязанностей видов, в результате чего они получают возможность освоения гораздо большего числа местообитаний, чем в более южных подзонах тундровой зоны. Однако в зоне полярных пустынь эта закономерность нарушается вследствие отмеченных выше климатических причин: вид, эвриотопный в тундрах, в полярных пустынях может существовать только в ограниченном числе местообитаний. В то же время, в этой зоне действует ряд факторов, которые по сравнению с условиями

арктических тундр способствуют росту лишайников (Dombrovskaya, 1963): отсутствие крупных моховых покровов и затенения кустарниками (в первую очередь, ортотропными видами ив *Salix glauca* и *S. lanata* subsp. *richardsonii*), которые в центральной части о-ва Врангеля образуют небольшие заросли с проективным покрытием до 65%¹⁸ (Kholod, 2007). Кроме того, на крайнем севере Новой Земли наблюдается обилие каменистых и щебнистых грунтов с высокими фильтрационными способностями, что усиливает сухость субстрата и способствует поселению ряда видов лишайников.

Из 84 видов, представленных в табл. 2, только для 32 установлена достоверная связь с факторами увлажнения и нивальности, причиной чего является слабое проявление в зоне полярных пустынь ведущих (Mirkin, Naumova, 2012) факторов среды, т.е. тех, которые по интенсивности воздействия на растительность явно преобладают над всеми остальными. В результате возникает ситуация, когда действие одного фактора по своей величине оказывается примерно равным действию нескольких других. На экоклинах это проявляется в ярко выраженной бимодальности распределения; в частности, на приведенных выше диаграммах таковых три вида – *Stereocaulon rivulorum* (шкала увлажнения), *Ochrolechia frigida*, *Melanelia hepaticizon* (шкала нивальности).

Уменьшение видового разнообразия лишайников на градиенте высотной поясности (с зональным типом местообитаний – 1 – в основании “колонки” такой поясности, а выше – с ороzonальными местообитаниями) соответствует уменьшению видового разнообразия растительности зональных позиций на широтном градиенте, в частности, от южных тундр к полярным пустыням (Chernov, Matveyeva, 1979). Такое изменение в зональных местообитаниях происходит значительно быстрее, чем в интразональных, например, влажных участках, местах залеживания снега, каменистых развалах (Chernov, 2008). На крайнем севере архипелага Новая Земля достоверной зависимости уменьшения числа видов лишайников с высотой для интразональных местообитаний не установлено: по всей видимости, на высотном градиенте, в первую очередь, можно ожидать изменения состава видов. Так, изменение абсолютной высоты от 1500 м до 2200 м (т.е. в диапазоне 700 м) является основным фактором изменения видового состава и проективного по-

¹⁸Исключение могут представлять некоторые виды рода *Peltigera*, которые в арктических тундрах о-ва Врангеля постоянно встречаются в зарослях кустарников *Salix lanata* subsp. *richardsonii*. По-видимому, появление видов этого рода лишайников определяется тяготением их к макрохионным участкам: скоплением снега под пологом зарослей кустарников (на о-ве Врангеля) и относительно длительным периодом схода снега на моховых покровах Новой Земли.

крытия лишайников для горной территории национального парка Jasper (Канада) (John, Dale, 1990). Выше было отмечено уменьшение средней температуры воздуха самого теплого месяца – августа – от 2.3° на приморской равнине до примерно 0.5° на приледниковом плато. Некоторое уменьшение температуры с высотой происходит одновременно с удалением от берега моря, оказывающего отепляющее воздействие на крайнюю часть приморской равнины, и приближением к краю ледникового купола, оказывающего, наоборот, охлаждающее влияние на прилегающие местообитания. Это, безусловно, способствует усилению температурного эффекта абсолютной высоты, но проявляется он только в лишайноцено типах зональных (орозональных) и близких к ним местообитаний. Что касается интразональных, то здесь влияние факторов увлажнения и нивальности оказывается настолько сильным, что в высотном диапазоне от 0 до 250 м они “задерживают” изменение показателей лишайников, которое можно было бы ожидать, исходя из уменьшения с высотой летней температуры воздуха.

Экспозиция склона является косвенным показателем теплообеспеченности местообитания (Whittaker, 1980). На крайнем севере Новой Земли исключительно мало местообитаний, ориентированных по южным румбам (юг, юго-запад, юго-восток). Наибольшая частота местообитаний, обращенных на юг, отмечена только для двух лишайноцено типов участков длительного залегания снега (4 и 5). Но здесь тепло, получаемое от дневного солнца, затрачивается, в основном, на таяние снега, которое продолжается до начала августа. В ночное летнее время солнце освещает и склоны северных румбов, в результате чего эти склоны получают солнечного тепла ненамного меньше, чем склоны южных. Ограниченность выборки ($n = 38$) и величина коэффициента R^2 (0.3821) позволяют сделать вывод, что экспозиция склона – далеко не самый существенный фактор, определяющий проективное покрытие лишайников в исследованном районе. В то же время на высотах от 50 до 100 м наибольшее число лишайников отмечено на склонах южной экспозиции (которых на этих высотах крайне мало), но это объясняется уменьшением теплообеспеченности местообитаний, зависящей как от абсолютной высоты, так и от расстояния до берега моря, оказывающего значительный отепляющий эффект. На высотах от 150 до 250 м часть этих видов встречается на склонах северо-западной и западной экспозиций, чему способствуют преобладающие ветры, в основном, северо-западного направления, которые зимой приводят к обеснеживанию склонов и выступающих частей крупных глыб и плитняка. Именно на таких, от-

крытых ветрам, плоскостях крупных камней образуются небольшие покровы *Porpidia melinodes*, *Rusavskia elegans*, *Melanelia stygia*, *Pseudephebe pubescens*, суммарное проективное покрытие которых достигает 15%.

Увеличению проективного покрытия лишайников на крупноглыбистых и плитняковых грунтах в полярных пустынях (так же, как, впрочем, и в тундровой зоне) способствует то, что этот материал на склонах имеет меньшую скорость перемещения, чем щебнисто-суглинистая фракция (Washburn, 1988), вследствие чего лишайники меньше подвергаются механическому воздействию сползающего по склону щебня. Об относительной стабильности крупноглыбистого субстрата и благоприятности его для заселения лишайниками упоминает А. Elvebakk (Elvebakk, 1984). Крупные обломки породы часто встречаются и посреди приморской равнины, сложенной суглинками и мелким щебнем: в результате процесса вымораживания над поверхностью грунта оказываются грани и сколы обломков высотой до 35–40 см. На поверхности таких обломков формируются покровы лишайников (*Rusavskia elegans*, *Porpidia melinodes*), совершенно не свойственные грунтам окружающей равнины. Образование покровов последнего из этих видов на отдельно лежащих камнях отмечено для Шпицбергена (Elvebakk, Hertel, 1996) и Восточной Фенноскандии (Gowan, Ahti, 1993). Относительно высокие значения проективного покрытия ряда видов каменисто-щебнистых субстратов (*Brodoa oroarctica*, *Allantoparmelia alpicola*, *Umbilicaria hyperborea*, *Tremolecia atrata* и др.) связаны с тем, что на первых стадиях разрушения каменистых гряд сосуществуют крупные глыбы, плитняк с гранями до 1.0 м в поперечнике и щебнистый материал, скапливающийся в результате процесса выветривания в расселинах между такими глыбами. Дальнейший процесс выветривания приводит к активному образованию суглинков, на поверхности которых проективное покрытие лишайников существенно меньше.

Взаимозависимость проективного покрытия лишайников и диаметра полигонов также определяется разной интенсивностью перемещения суглинисто-щебнистого материала на полигонах разной величины. Большая часть полигонов обследованных районов имеет диаметр 30–80 см, значительно реже встречаются полигоны с диаметром до 200 см. Постоянно происходящие на их поверхности процессы сортировки каменистого материала приводят к частой смене положения трещин и депрессий между соседними полигонами. Суглинки, которыми сложена центральная часть полигонов, в большей степени подвержены сезонным перемещениям (инволюции, боковой напор: Washburn, 1988), чем каменисто-щебнистые грунты в обрамлении полигонов. Это спо-

собствует тому, что лишайники на поверхности полигона не образуют сколько-нибудь крупных латок, подушек или ковров; чаще всего это — отдельные небольшие слоевища кустистых или трубчатых лишайников (*Thamnolia vermicularis* s. l., *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Vulpicida tilesii*) вдоль тонких цепочек щебня, разделяющих крупные полигоны 1-го порядка на более мелкие. Относительно крупные и устойчивые по составу покровы лишайников накипной (*Porpidia melinodes*, *Athallia holocarpa*), кустистой (*Sphaerophorus fragilis*, *Pseudephebe pubescens*) и листоватой (виды рода *Umbilicaria*) жизненных форм обычны в трещинах или зонах стыка между соседними полигонами. В таких трещинах, разделяющих полигоны диаметром около 200 см, встречается как плитняк высотой 35–40 см, так крупный и мелкий щебень, на поверхности которого обычны подушки лишайников (например, *Cetrariella delisei*) высотой до 10 см.

Существенное влияние на состав и проективное покрытие лишайников в высокой Арктике оказывают другие группы растений, в первую очередь, мхи. Влияние это может проявляться в форме конкурентного исключения, либо — благоприятствования (Fajardo et al., 2008). Если отрицательная корреляция между проективным покрытием мхов и лишайников установлена только для ограниченной выборки (лихеноценоотипы 4 и 5), то в остальных лихеноценоотипах севера Новой Земли изменение обилия мхов никак не коррелирует с изменением такового у лишайников. Связано это с низким проективным покрытием мхов (в зональных типах сообществ — 12–15% или меньше): отдельные дерновинки мхов не соприкасаются с латками лишайников, что не вызывает эффекта конкурентного исключения какой-либо из этих групп. Более того, часто наблюдаются случаи, когда узкая полоска лишайников шириной 5–7 см приурочена к периферической части моховой дерновины или крупного ковра: последние являются, своего рода, ветровым экраном, предохраняющим лишайники от снеговой коррозии.

До сих пор нет ясности в вопросе о причинах массового распространения подушечных форм роста в полярных пустынях (Matveyeva, 2006; Plant..., 2015). Однако, на основании проведенного выше анализа можно предположить, что преобладание этих форм, особенно в лихеноценоотипах 5 и 6, связано с относительно высокой сухостью субстрата. Для лихеноценоотипа 6 причина этого — господство щебнистых и мелкокаменистых грунтов с их высокой фильтрационной способностью. В типе местообитаний 5, с длительным залеганием снега, также проявляется это свойство грунтов — в силу того, что талые воды снежника довольно быстро и глубоко фильтруются в грунты, а поверхность последних после схода

снега оказывается довольно сухой¹⁹. Это предопределяет, с одной стороны, произрастание здесь подушечных форм с покрытием до 50% (как форм роста, в наибольшей степени приспособленных к перенесению повышенной сухости), а с другой — высокую величину проективного покрытия лишайников (в первую очередь, *Cetrariella delisei* — 25–30%). В типе местообитания 4, где грунты увлажнены немного больше, чем в типе 5, проективное покрытие подушковидных форм уменьшается до 40%, а средние максимальные значения проективного покрытия лишайников не превышают 12% (только в одном случае они достигают 25%). Однако, и здесь сказывается влияние на поверхность почвы довольно большой толщи снега, которая определяет эффект иссушения грунтов.

Самыми многовидовыми являются экологические группы, приуроченные к левой части шкалы увлажнения и нивальности: 11 и 13 таксонов соответственно. В противоположность этому, самые маловидовые группы расположены в крайней правой ее части, и соответствуют группам мезотопов условий постоянного увлажнения и макрохионотопов (1 и 2 таксона). Такая своеобразная асимметрия в распределении видов на шкалах определяется тяготением лишайников, с одной стороны, к щебнисто-суглинистым полигонам, относительно сухим и малоснежным (рис. 17 а), а с другой — к каменистым местообитаниям (рис. 17 б), которые также являются достаточно сухими и малоснежными. Известно, что глубина снежного покрова определяет термический режим поверхностных слоев грунта в течение зимы и почвенное увлажнение весной и в начале лета (Goward, Ahti, 1992). Однако, в зоне полярных пустынь важнейшей характеристикой снежного покрова, оказывающего влияние на рост растений и лишайников, является не столько мощность (глубина) снега, сколько продолжительность его залегания. При крайне низких температурах лета снег относительно небольшой мощности (35–40 см) может стлавать довольно долго (см. выше), что существенно уменьшает и без того короткий вегетационный период. Согласно Benedict (1990), наиболее критичными для лишайников являются весна и раннее лето, когда в результате длительного схода снега талломы лишайников довольно долгое время находятся под слоем воды, что вызывает их гибель.

Существенное значение для формирования того или иного лихеноценоотипа имеет интенсив-

¹⁹Причина интенсивной фильтрации воды — в том, что большая мощность снега предохраняет верхние горизонты грунтов от интенсивного промерзания. Как следствие этого, под большим слоем снега щебнисто-суглинистая толща остается непромерзшей: талые воды просачиваются довольно глубоко и потому не вызывают эффекта интенсивного увлажнения поверхности грунтов.

ность таяния снега, которая, в свою очередь, зависит от подстилающих пород и грунтов, определяющих условия увлажнения. На каменистых субстратах протайка снега происходит значительно быстрее, чем на суглинистых грунтах, а на суглинках — быстрее, чем на моховых покровах, формирующихся на суглинках. Лихеноценотип 9, занимающий самое верхнее положение на шкале заснеженности (рис. 17 а), приурочен к суглинистым субстратам, часто затянутых мхами с проективным покрытием до 60–70%. Мхи (*Campylopus stellatum*, *Ditrichum flexicaule*, *Orthothecium chryseon*, *Pseudocalliergon turgerscens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Stereodon revolutus*) значительно задерживают процесс снеготаяния, кроме того, моховой покров является мощным теплоизолятором: сезонное протаивание мерзлоты под этим слоем происходит очень медленно, в результате чего режим умеренного увлажнения здесь сохраняется в течение всего лета. Это обстоятельство отражается в положении лихеноценотипа 9 в крайней правой части шкалы увлажнения.

Наряду с вышерассмотренными современными экологическими факторами есть другой — исторический, который определяет возможности поселения и формирования на крайнем севере архипелага Новая Земля комплексов лишайников: это — недавнее освобождение территории из-под ледникового покрова. Фактором, существенно замедляющим процесс проникновения лишайников (как, впрочем, сосудистых растений и мохообразных) на данную территорию и формирование устойчивых и богатых в видовом отношении флористических комплексов, является удаленность этой территории от южнее расположенных массивов суши, где в эпоху оледенения могли бы сохраняться крупные рефугиумы растительности. В соответствии с одной из концепций оледенения баренцевоморского сектора высокой Арктики (Siegert, Dowdeswell, 1999), в последнюю фазу четвертичного оледенения (15000 л. н.) на месте Баренцева и Карского морей формировался ледяной щит мощностью до 1500 м, а вся горная система севера архипелага Новая Земля, с ее ярко выраженным платообразным рельефом, была занята ледниковым покровом; каких-либо неоледеневавших горных вершин, где могли сохраняться комплексы лишайников, не существовало. Почти полностью была исключена и возможность привноса спор и слоевищ лишайников с севера — со стороны архипелага Земля Франца-Иосифа, базальтовые плато которого и в настоящее время перекрыты ледяными покровами. В течение довольно длительного времени после стаивания ледника происходило обсыхание грунтов и одновременно с этим — формирование делювиально-коллювиальных чехлов на горных склонах. Высокая подвижность этого материала способствовала случайности поселения вида в том или

ином местообитании и, следовательно — неустойчивости видового состава комплексов лишайников, значительному варьированию проективного покрытия многих, в т. ч. высокоактивных видов.

По-видимому, экотопическая структура этой территории сложилась в самый последний отрезок голоцена — 2–3 тыс. лет назад. Вероятно, в это время на фоне сплошного ледникового покрова на приморской равнине, склонах приледникового плато и в краевой его части выделялись ранее других освободившиеся из-под льда каменистые гряды. Именно на этих грядах, сложенных как крупноглыбистым, так и щебнистым материалом, началось формирование флористических комплексов лишайников (лихеноценотип 7). Интенсивные процессы выветривания в условиях близости моря способствовали накоплению щебнистого материала у подножья гряд и в верхней части приморской равнины. Здесь, на материале разрушения коренных пород — крупном и мелком щебне, песке, а частично, и легким суглинке — происходило становление комплексов видов с разной экологической амплитудой, в первую очередь, входящих в состав лихеноценотипа 6. Лишайники последнего формировали банк видов, который служил основой для освоения освобожденных в более позднее время ото льда местообитаний. В то же время многие виды этой группы (*Sphaerophorus fragilis*, *Pseudophebe pubescens*, *Porpidia melinodes*, *Melanelia stygia*) очень слабо освоили приморскую равнину, даже несмотря на часто возвышающиеся посреди суглинистых участков крупные глыбы и плитняк. Большое значение для образования комплексов лишайников приморской равнины имел фактор подвижности грунтов. Относительно многовидовыми (32 и 36 таксонов в лихеноценотипах 1 и 2) оказались лихеноценоотипы зональных местообитаний с более или менее стабильными грунтами. Важное значение для становления этих комплексов имели криогенные процессы, способствовавшие сортировке каменистого материала и выработке структурных грунтов (полигонов, пятен, полос, ступеней). Эти грунты особенно активно осваивались видами с широкой экологической амплитудой (*Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Flavocetraria cucullata*, *Ochrolechia frigida*, *Stereocaulon rivularum* и др.).

Однако, процесс формирования лихеноценоотипов зональных и близких к ним позиций далек от своего завершения. Активно идущие в течение последних 2–3 тысяч лет процессы физического выветривания способствуют несформированности и постоянной подвижности чехла рыхлых четвертичных отложений, что можно наблюдать в современном рельефе на поверхности каменистых гряд, горных склонов и на приморской равнине. Так, на все без исключения склоны постоянно поступают новые порции грубого коллюви-

делювия, что препятствует образованию здесь каких-либо структурных грунтов. То же самое наблюдается и на равнинах, где масса щебнистого и тонкоплитчатого материала, выносимого сюда делювиально-пролювиальными процессами, разрушает зачаточные формы полигонов. На приморской равнине все местообитания с высоким содержанием щебня находятся в процессе активной криогенной динамики, приводящей к образованию тонкодисперсных (легкие и средние суглинки) фракций и их постоянному смещению по склону. Интенсивность этих процессов настолько велика, что даже выход из-под льда все новых территорий и частичное иссушение местообитаний и в современную эпоху не вызывает более широкого “растекания” лишайников из своих убежищ и формирования ими флористически устойчивых и насыщенных видами комплексов. Показателем молодости ландшафта, незавершенности процесса становления местообитаний может служить положение лишайноценопита 7 на осях эдафических факторов (рис. 17 *b*). Резко выраженное его отстояние на диаграмме от всех остальных, отсутствие промежуточных по положению лишайноценопитов между ним и всеми остальными указывает на то, что обломочный материал в этом районе мало дифференцирован на фракции: это, в одном случае – выходы крупноглыбистого материала с небольшой примесью щебня, в другом – суглинки, также с примесью щебня. Лишайники либо образуют покровы и нарастания на крупных глыбах и плитняке, постоянно встречающихся на каменистых грядках, либо формируют латки, подушки на щебнисто-суглинистом субстрате, который собирается у подножья горных гряд и впоследствии переносится делювиальными процессами по поверхности приморской равнины.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотруднику лаб. Лихенологии и бриологии БИН РАН С.В. Чеснокову за подготовку карты. Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану БИН РАН по теме “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации” (121032500047-1) и ПАБСИ им. Н.А. Аврорина РАН по теме “Флора лишайников, цианопрокариот, мохообразных и сосудистых растений Европейской Арктики и Субарктики” (АААА-А18-118050490088-0). Работа Л.А. Коноровой также поддержана грантом РФФИ № 18-05-60093. Авторы признательны рецензентам Ботанического журнала, способствовавшим улучшению качества статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Benedict J.B. 1990. Lichen mortality due to late-lying snow: results of a transplant study. – *Arctic Alpine Res.* 22: 81–89.
- [Bolshiyarov et al.] Большианов Д.Ю., Анохин В.М., Гусев Е.А. 2006. Новые данные о строении рельефа и четвертичных отложений архипелага Новая земля. Геолого-геофизические характеристики литосферы Арктического региона. – *Тр. ВНИИОкеангеология.* 210 (6): 149–161.
- [Chernov] Чернов Ю.И. 2008. Экология и биогеография. Избранные работы. М. 580 с.
- [Chernov, Matveyeva] Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. 1979. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. – В сб.: *Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра.* Л. С. 166–200.
- Daniëls F.J.A. 1975. Vegetation of the Angmagssalik district, southeast Greenland. III. Epilithic macrolichen communities. – *Medd. Grønl.* 198 (3): 1–32.
- [Dombrovskaya] Домбровская А.В. 1963. Распределение кустистых и листоватых лишайников в основных типах растительного покрова в Хибинском горном массиве. – *Бот. журн.* 48 (9): 1321–1331.
- Elvebakk A. 1984. Contributions to the lichen flora and ecology of Svalbard, arctic Norway. – *Bryologist.* 87 (4): 308–313.
<https://doi.org/10.2307/3242949>
- Elvebakk A., Hertel H. 1996. A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae, and cyanobacteria. Part 6. Lichens. – *Norsk Polarinst. Skr.* 198: 271–359.
- Fajardo A., Quiroz C.L., Cavieres L.A. 2008. Spatial patterns in cushion-dominated plant communities of the high Andes of central Chile: How frequent are positive associations? – *J. Veget. Sci.* 19 (1): 87–96.
<https://doi.org/10.3170/2007-8-18332>
- [Golubkova] Голубкова Н.С. 1983. Анализ флоры лишайников Монголии. Л. 248 с.
- Gowan S.P., Ahti T. 1993. Status of the lichen genus *Porpidia* in eastern Fennoscandia. – *Ann. Bot. Fennici.* 30 (1): 53–75.
- Goward T., Ahti T. 1992. Macrolichens and their zonal distribution in Wells Gray Provincial Park and its vicinity, British Columbia, Canada. – *Acta Bot. Fennica.* 147: 1–60.
- [Grishchenko] Грищенко И.В. 2009. Климат. – *Новая Земля.* М. С. 307–311.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. and others. 2006. Check-list of mosses of east Europa and north Asia. – *Arctoa.* 15: 1–130.
- [Ipatov, Kirikova] Ипатов В.С., Кирикова Л.А. 1997. Фитоценология. СПб. 316 с.
- John E., Dale M.R.T. 1990. Environmental correlates of species distributions in a saxicolous lichen community – *J. Veg. Sci.* 1 (3): 385–392.
<https://doi.org/10.2307/3235715>
- [Kholod] Холод С.С. 2007. Классификация растительности острова Врангеля. – *Растительность России.* 11: 3–135.
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2007.11.3>
- [Kholod, Zhurbenko] Холод С.С., Журбенко М.П. 2005. Лишайники острова Врангеля: активность и эко-

- топическое распределение видов. — Бот. журн. 90 (9): 1329–1367.
- Lyngbe V., Scholander P.F. 1932. Lichens from North East Greenland (Collected on the Norwegian scientific expedition in 1929 and 1930). I. — Scr. Svalbard Nordis-havet. 41: 1–116.
- [Matveyeva] Матвеева Н.В. 2006. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля). — Растительность России. 8: 3–87. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2006.08.03>
- [Meteorologichesk...] Метеорологические наблюдения на мысе Желания (остров Новая Земля). 2014. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды: <http://www.sevmeteo.ru> (дата обращения 12.02.2018).
- [Mirkin et al.] Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. 223 с.
- [Mirkin, Naumova] Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 488 с.
- [Nikitin et al.] Никитин Д.А., Лысак Л.В., Бадмад-шиев Д.В., Холод С.С., Мергелов Н.С., Долгих А.В., Горячкин С.В. 2021. Биологическая активность почв в условиях покровного оледенения в северной части архипелага Новая Земля. — Почвоведение. 10: 1–25. (В печати).
- [Oxner] Окснер А.Н. 1974. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. Л. 284 с.
- [Plants...] Растения и грибы полярных пустынь северного полушария. 2015. СПб. 320 с.
- [Ramenskiy] Раменский Л.Г. 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 335 с.
- [Semenkov] Семенов И.Н. 2020. Физико-географическая характеристика архипелага Новая Земля (литературный обзор). <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.15583.20642>
- Siegert M.J., Dowdeswell J.A. 1999. Late Weichselian glaciation of the Russian high Arctic. — Quatern. Res. 52: 273–285. <https://doi.org/10.1006/qres.1999.2082>
- Sobolev L.N., Utekhin V.D. 1973. Russian (Ramensky) approaches to community systematization. — In: Ordination and classification of communities. Part V. Hague. P. 75–103.
- [Spisok...] Список лишайнофлоры России. 2010. СПб. 194 с.
- Spitale D., Nascimbene J. 2012. Spatial structure, rock type, and local environmental conditions drive moss and lichens distribution on calcareous boulders. — Ecol. Res. 27 (3): 633–638. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-0935-7>
- [The lichen] Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. 2014. Ред. М. П. Андреев, Д.Е. Гимельбрант. М. 392 р.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л. 232 с.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1972. Количественные методы изучения структуры растительности. — Итоги науки и техники. Серия “Ботаника”. 1: 7–83.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л. 248 с.
- Walker M.D. 1989. Microhabitat preferences of *Dactylina arctica* and *D. beringica* on pingos in Northern Alaska. — Bryologist. 92 (4): 467–472. <https://doi.org/10.2307/3243667>
- [Washburn] Уошборн А.Л. 1988. Мир холода. Геокриологические исследования. М. 384 с.
- [Whittaker] Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М. 328 с.
- [Yurtsev] Юрцев Б.А. 1968. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л. 235 с.
- [Yurtsev] Юрцев Б.А. 1982. Флора как природная система. — Бюл. Моск. об-ва испыт. прир. 87 (4): 3–22.

LICHENS IN THE POLAR DESERTS OF THE NORTHERN TIP OF THE NOVAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO

S. S. Kholod^{a,*} and L. A. Konoreva^{a,b,**}

^a Komarov Botanical Institute of RAS
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

^b Polar-Alpine Botanical Garden and Institute KSC RAS
Kirovsk, 184256, Russia

*e-mail: sergeikhohod@yandex.ru

**e-mail: ajdarzapov@yandex.ru

For the polar deserts of the Novaya Zemlya archipelago, the analysis of the dependence of the distribution of lichens on altitude above sea level, exposure by countries of the world, the granulometric composition of soils, morphometric parameters of structural soils, the coverage of bryophytes and the total coverage of cushion plants and lichens was carried out. Based on 157 geobotanical relevés, 9 lichenocenotypes (aggregates of lichens formed in a certain type of habitat) were identified. It is shown that the cover and the number of lichen species decrease with increasing altitude (during the transition from zonal to orozonal positions). The coverage values also decrease with an increasing coverage of bryophytes. With an increasing content of the fraction coarser than 0.125 mm in soils, the species diversity and the coverage of lichens increase. A total of 84 lichen

species were identified, only one of them is classified as especially active, 9 are highly active, 11 are medium-active, the rest are little active and inactive. The current pattern of lichen distribution in the landscape of the far north of Novaya Zemlya is largely due to historical reasons – the youth of the landscape recently freed from the ice cover, an exceptionally high degree of mobility of the cover of loose Quaternary deposits.

Keywords: lichens, lichenocenotype, habitat, species activity, altitude gradient, soil moisture, nivality, granulometric composition, polar deserts, Novaya Zemlya

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank S.V. Chesnokov (Laboratory of Lichenology and Bryology, Komarov Botanical Institute) for preparing the map. The work was performed within the framework of the state assignment according to the research plan of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, on the project of the Laboratory of Geography and Vegetation Cartography “Spatial organization, diversity, and mapping of the vegetation cover of Northern Eurasia” (no. AAAAA 19-119030690002-5), and of the Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of the Russian Academy of Sciences “Flora of lichens, cyanoprokaryotes, bryophytes and vascular plants of the European Arctic and Subarctic” (no. AAAA-A18-118050490088-0). The study of L.A. Konoreva was partly supported by the Russian Foundation for Basic Research, RFBR (grant no. 18-05-60093). The authors are grateful to the reviewers who contributed to improving the article.

REFERENCES

- Benedict J.B. 1990. Lichen mortality due to late-lying snow: results of a transplant study. – *Arctic Alpine Res.* 22: 81–89.
- Bolshiyarov D.Yu., Anokhin V.M., Gusev E.A. 2006. Novye dannye o stroenii relyefa i chetvertichnykh otlozheniy arkhipelaga Novaya Zemlya. Geologogeo-fizicheskie kharakteristiki litosferi arkticheskogo regiona [New data on the structure of the relief and quaternary deposits of the Novaya Zemlya archipelago]. – *Trudy Vserossiyskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta Okeanologii.* 210 (6): 149–161 (In Russ.).
- Chernov Yu.I. Ecology and biogeography. Selected works. 2008. Moscow. 580 p. (In Russ.).
- Chernov Yu.I., Matveyeva N.V. 1979. Zakonomernosti zonal'nogo raspredeleniya soobshchestv na Taimyre. [Patterns of zonal distribution of communities in Taimyr]. – In: *Arkticheskie tundry i polyarnye pustyni Taimyra.* Leningrad. P. 166–200 (In Russ.).
- Daniëls F.J.A. 1975. Vegetation of the Angmagssalik district, southeast Greenland. III. Epilithic macrolichen communities. – *Medd. Grönl.* 198 (3): 1–32.
- Dombrovskaya A.V. 1963. Raspredelenie kustistyykh i listovatykh lishaynikov v osnovnykh tipakh rastitelnogo pokrova v Khibinskoy gornoy massiv. [Distribution of radiate and stratose lichens in the main types of the vegetational cover in the Khibiny Mountain massif]. – *Bot. Zhurn.* 48 (9): 1321–1331 (In Russ.).
- Elvebakk A. 1984. Contributions to the lichen flora and ecology of Svalbard, arctic Norway. – *Bryologist.* 87 (4): 308–313. <https://doi.org/10.2307/3242949>
- Elvebakk A., Hertel H. 1996. A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae, and cyanobacteria. Part 6. Lichens. – *Norsk Polarinst. Skr.* 198: 271–359.
- Fajardo A., Quiroz C.L., Cavieres L.A. 2008. Spatial patterns in cushion-dominated plant communities of the high Andes of central Chile: How frequent are positive associations? – *J. Veg. Sci.* 19 (1): 87–96. <https://doi.org/10.3170/2007-8-18332>
- Golubkova N.S. 1983. Analiz flory lishainikov Mongolii. [Analysis of the lichen flora of Mongolia]. Leningrad. 248 p. (In Russ.).
- Gowan S.P., Ahti T. 1993. Status of the lichen genus *Porpidia* in eastern Fennoscandia. – *Ann. Bot. Fennici.* 30 (1): 53–75.
- Goward T., Ahti T. 1992. Macrolichens and their zonal distribution in Wells Gray Provincial Park and its vicinity, British Columbia, Canada. – *Acta Bot. Fennica.* 147: 1–60.
- Grischenko I. V. 2009. Klimat. [Climate]. – In: *Novaya Zemlya.* P. 307–311.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. and others. 2006. Check-list of mosses of east Europa and north Asia. – *Arctoa.* 15: 1–130.
- Ipatov V.S., Kirikova L.A. 1997. Fitotsenologiya. [Phytocenology]. Sankt-Peterburg. 316 p. (In Russ.).
- John E., Dale M.R.T. 1990. Environmental correlates of species distributions in a saxicolous lichen community – *J. Veg. Sci.* 1 (3): 385–392. <https://doi.org/10.2307/3235715>
- Kholod S.S. 2007. Classification of Wrangel Island vegetation. – *Vegetation of Russia.* 11: 3–135 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2007.11.3>
- Kholod S.S., Zhurbenko M.P. 2005. Lishainiki ostrova Vrangelya: aktivnost i ecotopicheskoe raspredelenie vidov. [Lichens of Wrangel island: activity and ecotopic distribution of species]. – *Bot. Zhurn.* 90 (9): 1329–1367. (In Russ.).
- Lynge B., Scholander P.F. 1932. Lichens from North East Greenland (Collected on the Norwegian scientific expedition in 1929 and 1930). I. – *Skr. Svalbard Nordis-havet.* 41: 116 p.
- Matveyeva N.V. Vegetation of the southern part of Bolshevik Island (Severnaya Zemlya Archipelago). 2006. – *Vegetation of Russia.* 8: 3–87 (In Russ.).
- Meteorologicheskie nablyudeniya na myse Zhelaniya (ostrov Novaya Zemlya). [Meteorological observations at Cape Desire (Novaya Zemlya Island)]. 2014. Federal'noe upravlenie po gidrometeorologii i monitoringu okruzhayushchei sredy: <http://www.sevmeteo.ru> (appeal date 12.02.2018)
- Mirkin B.N., Rosenberg G.S., Naumova L.G. 1989. Slovar ponyati i terminov sovremennoi fitotsenologii. [Diction-

- nary of concepts and terms of modern phytocenology]. Moskva. 223 p. (In Russ.).
- Mirkin B.N., Naumova L.G. 2012. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti* [The current state of the basic concepts of vegetation science]. Ufa. 488 p. (In Russ.).
- Nikitin D.A., Lysak L.V., Badmadashiev D.V., Kholod S.S., Mergelov N.S., Dolgikh A.V., Goryachkin S.V. Biological activity of soils in the north of Novaya Zemlya archipelago: effect of the largest glacier in Russia. — *Soil Science*. 10: 1–25 (In Russ.).
- Oksner A.N. 1974. *Handbook of the lichens of the U.S.S.R. 2. Morphology, systematic and geographical distribution*. Leningrad. 284 p. (In Russ.).
- Plants and fungi of the polar deserts in the northern hemisphere. 2015. St. Petersburg. 320 p. (In Russ.).
- Ramenskiy L.G. 1971. *Isbrannyye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitelnogo pokrova* [Selected works. Problems and methods of studying vegetation cover]. Leningrad. 335 p. (In Russ.).
- Semenkov I.N. 2020. *Fisiko-geograficheskaya kharakteristika archipelaga Novaya Zemlya (literaturnyi obsor)*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.15583.20642>
- Siegert M.J., Dowdeswell J.A. 1999. Late Weichselian glaciation of the Russian high Arctic. — *Quatern. Res.* 52: 273–285. <https://doi.org/10.1006/qres.1999.2082>
- Sobolev L.N., Utekhin V.D. 1973. Russian (Ramensky) approaches to community systematization. — In: *Ordination and classification of communities. Part V*. Hague. P. 75–103.
- Spisok likhenoflory Rossii. 2010. [List of lichenoflora of Russia]. Sankt-Peterburg. 194 p. (In Russ.).
- Spitale D., Nascimbene J. 2012. Spatial structure, rock type, and local environmental conditions drive moss and lichens distribution on calcareous boulders. — *Ecol. Res.* 27 (3): 633–638. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-0935-7>
- The lichen flora of Russia: biology, ecology, diversity, distribution and methods to study lichens. 2014. Ed. M. P. Andreev, D. E. Himelbrant. M.; SPb. 392 p. (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 1969. *Statisticheskie metody v geobotanike*. [Statistical methods in geobotany]. Leningrad. 232 p. (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 1972. *Kolichestvennyye metody izucheniya struktury rastitelnosti* [Quantitative methods for studying the structure of vegetation]. — In.: *Itogi nauki i tekhniki. Seriya "Botanika"*. 1: 7–83 (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 1983. *Ocherki teoreticheskoy fitotsenologii* [Essays on theoretical phytocenology]. Leningrad. 248 p. (In Russ.).
- Walker M.D. 1989. Microhabitat preferences of *Dactylina arctica* and *D. beringica* on pingos in Northern Alaska. — *Bryologist* 92 (4): 467–472. <https://doi.org/10.2307/3243667>
- Washburn A.L. 1988. *Mir kholoda. Geokriologicheskie issledovaniya*. [The world of cold. Geocryological studies]. Moscow. 384 p. (In Russ.).
- Whittaker R.H. 1980. *Communities and Ecosystems*. Moscow. 328 p. (In Russ.).
- Yurtsev B.A. 1968. *Flora Suntar-Khayata. Problemy istorii vysokogornykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri*. [Flora of Mts. Suntar-Chayata. The problems of the history of highland landscapes of the Northeastern Siberia]. Leningrad. 235 p. (In Russ.).
- Yurtsev B.A. 1982. *Flora kak prirodnyaya Sistema* [Flora as a natural system]. — *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody*. 87 (4): 3–22 (In Russ.).