

МХИ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧУКОТСКОГО НАГОРЬЯ. 1. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ТИПАМ МЕСТООБИТАНИЙ И ИХ АКТИВНОСТЬ

© 2023 г. С. С. Холод^{1,*}, О. М. Афонина^{1,**}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: sergeikhholod@yandex.ru

**e-mail: stereodon@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.01.2023 г.

После доработки 26.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

На основе анализа распределения мхов в ландшафте западной части Чукотского нагорья установлено 12 типов местообитаний, которые различаются по ряду абиотических (высота над уровнем моря, экспозиция по отношению к сторонам света, крутизна склона, степень почвенного увлажнения) и биотических (видовой состав доминантов, проективное покрытие мхов и сосудистых растений, площадь незадернованного грунта) параметров. Подавляющее большинство типов местообитаний – склоны различной крутизны (в т. ч. аккумулятивные или шлейфы), на которых происходит активное перемещение твердого вещества. Для каждого типа местообитаний характерен свой набор мхов или бриоценотип. Видовое богатство в бриоценотипах варьирует от 23 (горные склоны с движущейся осыпью) до 65 (покатые ложбины шлейфов с пластовым стоком), самое низкое среднее число видов в бриоценотипах – 2.63 (подвижные склоны), самое высокое – 6.67 (пойменные террасы). Всего выделено 12 бриоценотипов на основании 322 геоботанических описаний. Установлено 5 классов активности видов; данный показатель включает 3 параметра: число освоенных видом типов местообитаний, постоянство вида в одном типе местообитаний, проективное покрытие вида. Из 122 видов мхов, отмеченных в геоботанических описаниях, 5 отнесено к категории особо активных (*Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*), 11 – высокоактивных, 24 – среднеактивных, 30 – малоактивных и 52 – неактивных.

Ключевые слова: мхи, бриоценотип, местообитание, активность видов, пробная площадь, тундры, Чукотское нагорье

DOI: 10.31857/S0006813623030055, EDN: VQBQJC

Мхи – важнейший компонент тундровых экосистем, во многом определяющий устойчивость этих систем к воздействию множества факторов, как природных, так и антропогенных. В соответствии с современными воззрениями (Lindo, Gonzalez, 2010), мхи (и мохообразные в целом) формируют отдельный блок биосферы, получивший название бриосферы. В трактовке этих авторов, бриосфера – пространственно ограниченная целостная экосистема, которая объединяет наземные и подземные процессы и включает живые и отмершие части мхов и связанные с ними микроорганизмы. Мхи, составляющие значительную долю тундровой растительной биомассы, контролируют водный режим и температуру почвы и растительности и, тем самым, влияют на глубину залегания поверхности мерзлоты или сезонно-талого слоя (Grigorev, 1956; Vitt, Pakarinen, 1977; Zimov et al., 1995; Turetsky et al., 2012), температуру и

влажность почвы (Beringer et al., 2001; McFadden et al., 2003; Gornall et al., 2007, 2009), баланс углерода и круговорот азота и, в целом – на региональные биогеохимические процессы (Dean-Coe et al., 2015).

В работе А.М. Odasz (1996), посвященной экологии мохообразных одного из островов архипелага Земля Франца-Иосифа, приводится 7 факторов, в наибольшей степени влияющих на их распределение в ландшафте: высота над уровнем моря, уклон склона, экспозиция местообитания, степень удобрения верхнего почвенного горизонта пометом морских колонизаторных птиц, расстояние от края ледника, гранулометрический состав и увлажнение верхних горизонтов грунтов. По мнению W.C. Steere, доступность воды считается наиболее важным экологическим фактором, контролирующим распространение арктических мхов (по: Odasz, 1996). Такие

факторы, как экспозиция склона по отношению к сторонам света и гранулометрический состав грунтов, косвенно определяют степень увлажнения последних, а уклон склона влияет на степень подвижности верхних горизонтов почвы и, тем самым, связан со степенью задерживаемости поверхности грунтов мхами. N.G. Miller (2009), проводивший бриологические исследования в горах Катадин (северо-восток США), полагает, что видовой состав мохообразных, помимо абсолютной высоты, определяется экспозицией и уклоном склона, продолжительностью залегания снежного покрова и влажностью верхнего почвенного горизонта. По мнению этого автора, в альпийском и субальпийском поясах этих гор, на экспонированных к солнечному теплу склонах, наблюдается наименьшее число арктических видов, то же самое отмечается для склонов с долго лежащим снежным покровом. Исследования, проведенные на градиенте нивальности в горных тундрах Аляски (Alpert, Oechel, 1982), показали, что наибольшее проективное покрытие мхов соответствует зонам максимального снегонакопления. При этом решающее значение для роста мхов имеет не столько увеличение продолжительности вегетационного периода или средней температуры воздуха, сколько увеличение доступности воды. Наибольшего же разнообразия бриофиты достигают в средней части градиента (“зона кассиопеи”), где влажность и снежный покров – умеренные, а разнообразие местообитаний – наиболее высокое.¹ На этих участках отмечены средние значения проективного покрытия сосудистых растений и лишайников и наибольшие площади выходящих на поверхность коренных пород.

Концептуальная основа исследовательской программы биоразнообразия на высотном градиенте была предложена в работе M.V. Lomolino (2001). В соответствии с высказанными этим автором положениями, есть 3 блока вопросов, на которые необходимо найти ответ при рассмотрении высотного распределения видов: 1) происходит ли изменение разнообразия с высотой (увеличение или уменьшение) монотонно или имеет место унимодальная кривая с вершиной на некоторой средней высоте? 2) как соотносятся между собой на высотном градиенте изменения разнообразия разных групп организмов или одних и тех же организмов на разных горных хребтах? 3) как происходят изменения переменных окружающей среды на высотном градиенте? В ряде работ (Rahbek, 1995; Lomolino, 2001; Grytnes, Vetaas, 2002; Bruun et al., 2006) отмечается, что оценки изменения разнообразия с высотой во

многих случаях зависят от особенностей отбора проб, а достижение сравнительных данных возможно только при принятии показателя плотности видов (количестве видов на стандартизованный участок), но не на показателе общего богатства. Изменение разнообразия на высотном градиенте не всегда следует линейному градиенту того или иного фактора среды (Grytnes, Vetaas, 2002), часто максимум разнообразия достигается на средней высоте, где совокупное воздействие факторов среды и связанных с ними процессов способствует сосуществованию многих видов (Lomolino, 2001). По-видимому, в число таких факторов входят крутизна склона и экспозиция, которые определяют водный и тепловой режим местообитания. Также отмечается, что существующие модели разнообразия вдоль градиентов высот могут в некоторой степени представлять историческое наследие прошлых климатических условий, например, оледенения, которое по-разному было выражено на разных высотах. Длительная изоляция горных систем в эпоху оледенения могла приводить к формированию эндемиков в той части горной системы, которая была свободна от ледникового покрова. Существенный интерес при рассмотрении градиента высотной поясности имеет соотношение абсолютной высоты и высотного диапазона видов: предполагается, что с увеличением высоты диапазон видов увеличивается. Подобная зависимость получила название правила Рапопорта, которое первоначально было установлено для широтно-зональных закономерностей, а затем перенесено и на высотно-поясные (Stevens, 1992). Это правило является способом изучения роли экстремальных климатических условий в определении местного видового богатства: было высказано предположение (Stevens, 1992; Bhattarai, Vetaas, 2006), что виды, встречающиеся на больших высотах, способны выдерживать широкий диапазон климатических условий (влажность, осадки, испарение, температура воздуха), что и приводит к широкому диапазону высот. Однако, несколько позже была предложена гипотеза “жесткой границы” или “эффекта средней области”, в соответствии с которой протяженность ареалов видов ограничена на концах высотного градиента, т. е. на самых низких и самых высоких гипсометрических уровнях (Colwell, Hurt, 1994). Было установлено, что существует узкий диапазон высот на более низких высотах, более широкий диапазон высот в середине градиента и более узкий диапазон на более высоких гипсометрических уровнях (Bhattarai, Vetaas, 2006). В то же время, исследование, проведенное на гималайском высотном градиенте (с разбросом высот в 5400 м) (Grau et al., 2007), показало, что для мохообразных эффект средней области не “работает”, а распределение этих организмов подчиняется монотонно убывающей

¹ Позже (Rosenzweig, Abramsky, 1993) была разработана концепция гетерогенности среды как основной причины видового богатства.

кривой. В ряде исследований (Stachowicz, 2001; Sexton et al., 2009; Roux et al., 2012) предполагается, что на предел распространения растений вверх и вниз по склону влияют конкурентные взаимоотношения между растениями. Так, при доминировании арктоальпийских видов верхний предел распространения ряда видов других географических групп понижается. С другой стороны, отмечается и благоприятное воздействие одних растений на другие, что позволяет некоторым видам встречаться на более высоких гипсометрических уровнях, чем это было бы возможно в отсутствие этих взаимодействий.

Взаимоотношения мхов и сосудистых растений в тундрах были предметом рассмотрения в ряде работ, в которых было отмечено как негативное, так и положительное влияние этих групп друг на друга (Van der Wal, Brooker, 2004; Blok et al., 2011; Gornall et al., 2007, 2011). Мохообразные могут быть сильными конкурентами и посредниками при взаимодействии с сосудистыми растениями в бедных питательными веществами условиях (Gornall et al., 2011). Мхи могут улучшать условия окружающей среды для сосудистых растений за счет увеличения доступности воды: они удерживают влагу, образующуюся при таянии снега или при выпадении осадков, поддерживая тем самым водный статус сосудистых растений в периоды засухи (M. Proctor, по: Gornall et al., 2011). Считается, что рост мхов под пологом кустарников, с одной стороны, может снижаться из-за обильного опада листьев кустарника, а с другой — увеличиваться вследствие уменьшения испарения (Van der Wal et al., 2005). В свою очередь, мхи влияют как на микроклимат, так и на почвенные процессы: они способствуют удержанию влаги, уменьшают иссушающее воздействие сильных арктических ветров, влияют на сосудистые растения, в частности, через воздействие на температуру почвы, влажность и доступность азота (Gornall et al., 2011).

Нами подготовлена серия (всего — 3) работ, целью которых является рассмотрение распределения мхов в горном ландшафте западной части Чукотского нагорья в зависимости от ряда абиотических факторов: общего разнообразия местообитаний, высоты над уровнем моря, экспозиции элементов рельефа по странам света, крутизны склонов, увлажнения верхнего почвенного горизонта. В данной, первой, работе серии рассмотрены основные типы местообитаний, бриоценоотипы и параметры активности видов мхов.

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Обследованная территория — западная часть Чукотского нагорья, при выходе р. Паляваам из гор на Чаунскую низменность — расположе-

на между 68°44'14"—68°35'36" с.ш. и 173°51'44"—174°02'44" в.д. и занимает площадь около 55 км² (рис. 1). Ключевой участок — территория мезозойского горообразования, сопровождавшегося массивными излияниями и образованием вулканитов с последующим их разрушением и пенепленизацией горной страны. В рельефе исследованного района преобладают интенсивно денудированные куполообразные горные массивы, сложенные вулканитами нижнемелового возраста: липаритами, туфо-липаритами, дацитами, андезито-дацитами, туфами (пепловыми и окремненными, а также — туфо-гравелитами) (Geologiya..., 1970). Реже на поверхность выходят песчаники и алевролиты, кварцевые и кварц-лимонитовые жилы. В южной части территории поверхность представлена горными блоками со складчатой структурой. В результате интенсивного выветривания вулканитов крупно- и среднеглыбистый обломочный материал разрушается до фракций мелкого щебня и дресвы. На фоне крайне редких выходов на поверхность вулканических коренных пород основная часть поверхности склонов представлена рыхлыми отложениями сильно разрушенных дацитов, липаритов и туфов. Мелкоглыбистый материал встречается реже и связан, в основном, с выходами на поверхность андезитов. Наиболее высокие вершины, достигающие в пределах ключевого участка 697 м над ур. м., и приуроченные к центральным частям горных поднятий, также сложены рыхлыми вулканитами. На крыльях меловых складок залегают триасовые породы, которые выходят на поверхность на высотах 450—500 м над ур. м. и представлены, преимущественно, песчаниками или сланцами. Обнажения последних встречаются и в долине р. Паляваам на высотах 250—300 м над ур. м. Преобладание чрезвычайно рыхлых пород, плащеобразно покрывающих многие склоны, приводит к формированию выровненного профиля равновесия, на котором не выражена граница между денудационным и аккумулятивным склонами. Это проявляется как на крупных склонах, так и в узких ущельеобразных долинах, где базис эрозии расположен на высоте 350—400 м над ур. м.

Один из важнейших факторов формирования растительности рассматриваемого района — высокая интенсивность коллювиальных и коллювиально-делювиальных процессов: при крутизне склона в 40° образуется подвижная осыпь, которая господствует в средней части склона. В условиях преобладания таких осей выработывается склон, на котором можно выделить следующие части (от вершины до базиса эрозии, которым является водоток): 1) плоская вершина на высоте 450—550 м над ур. м., в поперечнике достигающая 300 м, 2) терраса (иногда — 2—3) верхней части склона, опоясывающая плоскую вершину и име-

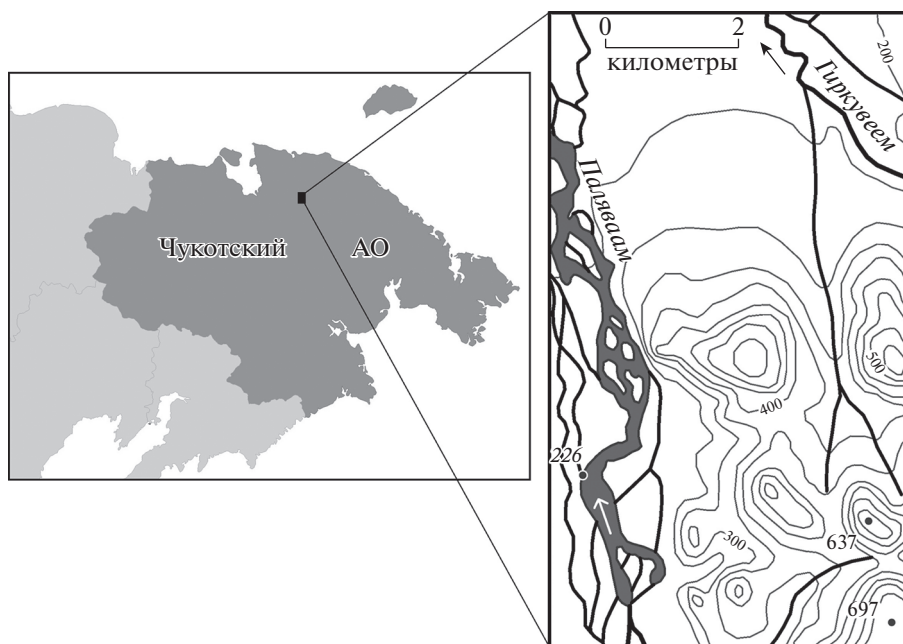


Рис. 1. Местонахождение изученного района. На схеме исследованного участка (правый рисунок): серая заливка – основное русло р. Паляваам, жирные линии – границы русла, водотоки и протоки; тонкие линии – горизонтали; цифры – отметки высот и абсолютная высота горизонталей.

Fig. 1. Location of the studied area. On the diagram of the investigated area (right drawing): gray filling – the main channel of the Palyavaam River, bold lines – the boundaries of the channel, watercourses and channels; thin lines – horizontal contours; numbers – elevation marks and the altitude of the contours.

ющая ширину 20–25 м,² 3) крутые осыпные поверхности средней части склона, 4) террасы нижней части денудационного склона, иногда перекрытые рыхлым коллювием мощностью 10–15 см с примесью мелкозема, 5) контактная зона между собственно склоном (денудационным) и шлейфом (аккумулятивным склоном), 6) верхняя и средняя части шлейфа с полосами и пятнами грунта, 7) нижняя часть шлейфа – зона затухания склоновых процессов. Часто перечисленные геоморфологические элементы выражены не по всему периметру поднятия, а только в одном его секторе, обычно ориентированном на восток или северо-восток. Сверху вниз по склону меняется гранулометрический состав рыхлых отложений: на плоских вершинах и верхних террасах это – щебень (с отдельными обломками до 7 см в поперечнике) с дресвой, то же – на осыпных склонах; в нижних частях склона преобладает мелкий щебень вперемежку с супесью. Шлейфы сложены, преимущественно, суглинистым материалом с постепенной сменой легких суглинков средними при приближении к водотоку.

² Террасы склонов, описанные в данной работе, имеют, по-видимому, разное происхождение, но в целом они определяются мерзлотно-гидрологическими и гляциально-нивальными условиями, характерными для криолитозоны (Sukhodrovskii, 1979; Chaiko, 1988; Washburn, 1988).

На всех горизонтальных и полого наклонных поверхностях прослеживаются признаки сортировки материала: как правило, это – полигоны, имеющие округлую или слегка вытянутую форму в зависимости от интенсивности склоновых процессов. На шлейфе такие полигоны имеют форму ступеней, образующих своеобразные каскады при уклоне 4–6°; при выполаживании поверхности шлейфа до 2–3° начинают преобладать пятна, утопленные в дернину. Пойма р. Паляваам сложена, в основном, галькой разных фракций, иногда – с примесью песка. Последний часто образует небольшие шлейфы (от оснований кустов), вытянутые вниз по течению. Для поймы характерны многочисленные протоки, “блуждающие” русла, старичные озера.

В районе с ярко выраженной складчатостью террасы на склонах, а также речные террасы отсутствуют, хорошо выражены остроконечные гребни; склоны – крутые (40–45°), перекрыты чехлом подвижного коллювия. Нижние части долин – узкие, не разработанные, подступающие со всех сторон склоны образуют водосборные воронки, у которых днище сложено свежим аллювием.

Все осыпные склоны, как правило, сухие, что объясняется фильтрацией влаги в рыхлые щебнисто-дресвяные чехлы. Вода активно выклинивается на поверхность в зоне перехода осыпного склона в аккумулятивный. В случае контакта ме-

ловых и триасовых пород на поверхность выходят сильно минерализованные воды, особенно это характерно для низкогорных амфитеатров, обращенных к долине р. Паляваам. На шлейфе, ниже контактной зоны, всегда хорошо различимы полосы стока, часто с чередованием полос кислого и богатого стока. Минерализованных вод нет на поверхности там, где песчаники и сланцы перекрыты мощным чехлом коллювио-делювия вулкаников; в этом случае полосы богатого стока не получают развития, либо они очень спорадичны и быстро исчезают на шлейфе. В средней и нижней частях шлейфов сток направлен по узким ложбинам (шириной 15–25 см) — деллям.

Существенное значение как экологический фактор в рассматриваемом районе имеет снег. Снегонакопление происходит на всех склонах, особенно в их нижних частях, находящихся в зимнее время в зоне ветровой тени. Преобладающие ветры в течение зимы — юго-западные и западные (реже — южные), поэтому выпавший снег переносится на склоны восточной и северо-восточной экспозиций, где формируются снежники на серии нагорных террас; таяние наиболее крупных снежников задерживается до конца июня.

Таким образом, основными геоморфологическими факторами, определяющими экологические особенности западной части Чукотского нагорья (напрямую или через перераспределение гидрометеорологических факторов), являются: абсолютная высота (через температурные характеристики), экспозиция склона (через интенсивность весеннего снеготаяния и летней инсоляции, а также — особенности снегонакопления как результата метелевого переноса), крутизна склона (через интенсивность склоновых процессов). Кроме того, существенное значение имеет относительный диапазон высоты склона, не прерываемого нагорными террасами (“разбег” склона, определяющий интенсивность коллювиальных процессов), а также степень эрозионного расчленения шлейфа (наличие ложбин стока, деллей, влияющих на режим увлажнения).

Температура самого теплого месяца (июль) на высоте 230 м над ур. м. (базовый лагерь экспедиций) — $+10^{\circ}$,³ количество осадков — 240 мм (Belikovich et al., 2006), в течение лета обычны дожди, часто — морозящие, приводящие к резким подъемам (2–3 раза за летний сезон) воды в р. Паляваам, в результате которых заливаются большая часть пойменной террасы.

Растительность данного района изучалась сотрудниками двух полевых экспедиционных отрядов Полярной экспедиции БИН РАН в 1980 и

1989 гг. По результатам этих работ была выявлена флора сосудистых растений (Razzhivin et al., 2013), лишайников (Makarova, 1986), изучены кустарниковые сообщества (Sekretareva, 2003), прослежено изменение растительности на геоботаническом профиле (Yurtzev, Kucherov, 1993). Сборы мхов, проведенные О.М. Афоной в районе исследований, вошли в “Конспект флоры мхов Чукотки” (Afonina, 2004). Было установлено (Yurtzev, Kucherov, 1993), что для растительности изученного района на низких высотных уровнях (до высоты 250–270 м над ур. м.) — на выходах вулкаников и в пойме р. Паляваам — свойственна подзональная ситуация южной гипоарктической (кустарниковой) тундры. На всех высотных уровнях выше указанной отметки растительность южнотундрового типа сменяется растительностью средней гипоарктической (типичной) тундры, что прослеживается выше по течению р. Паляваам, а также в северной части обследованного участка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор мхов произведен в ходе геоботанического обследования территории в летний полевой сезон 1989 г., а также в 1980 г. Геоботанические описания выполняли на пробных площадях размером 4×4 м, которые закладывали в высотном диапазоне от 230 м (урез р. Паляваам) до 670 м над ур. м. (вершина складки, примыкающей к месту базирования). Выбор участков для описания производился из расчета охвата всех или максимального количества местообитаний горных территорий: склонов всех гипсометрических уровней, экспозиций и углов уклона, плоских вершин и седловин, а также — пойм рек.⁴ Для анализа распределения мхов было отобрано 322 геоботанических описания, в которых встречаются мхи.⁵ Для всех сосудистых растений и мхов указывали проективное покрытие (в %), которое оценивали визуально. Определение мхов выполнено О.М. Афоной.

Все полученные в данной работе зависимости основаны на видовом составе и проективном покрытии мхов, которые являются неотъемлемой частью тундровых сообществ, и отмечены на пробных площадях геоботанических описаний.

Ключевые понятия данной серии работ — местообитание и бриоценотип. Местообитание — это среда жизни фитоценоза, которая включает

⁴ Большая часть пробных площадей — 289 (90%) заложена на высотах до 400 м, остальные 33 (10%) — выше 400 м. Более подробно частота заложения пробных площадей в высотных диапазонах, равных 50 м, приведена во второй работе данной серии.

⁵ Из этого числа выполнено: С.С. Холодом — 227, Н.А. Секретаревой — 46, В.Д. Давыдовым — 38, Т.Г. Полозовой (в 1980 г.) — 8, Б.А. Юрцевым — 3 описания.

³ С учетом уменьшения температуры с высотой на 0.6° на каждые 100 м (Alisov, Poltarau, 1974), температура на высоте 697 м (максимальная высотная отметка ключевого участка) должна составить $+7^{\circ}$.

факторы среды (энтопий), режимы среды (эко-топ), комплекс биотических и фитоценогенных факторов (Mirkin et al., 1989; Kholod, Konogeva, 2022). Площадь одного местообитания может довольно сильно варьировать — от 5–6 до 250–300 м в поперечнике. Одним местообитанием может быть, например, плоская вершина горного поднятия, верхняя часть склона с выходами кристаллического фундамента, эта же часть склона с ложбиной стока, нагорная терраса в средней ее части с пластовым стоком, эта же терраса в тыловой части с долго лежащим снегом и т. д. Сходные по положению в рельефе участки могут различаться по гранулометрическому составу грунтов, степени и режиму увлажнения, особенностям снегонакопления. Такие участки отнесены нами к разным типам местообитаний.

Выделение и типология местообитаний проводились в следующем порядке: сначала все местообитания подразделялись на группы по признаку их принадлежности к крупным геоморфологическим категориям, например, вершины гор и гряд, денудационные склоны, террасы склонов, шлейфы (аккумулятивные склоны), водоразделы и предгорные равнины. Затем, в пределах каждой из этих групп выделялись подгруппы: сначала — по признаку гранулометрического состава, а после этого — по гидрологическим факторам, к которым мы отнесли увлажнение надмерзлотного горизонта, степень проточности, особенности снегонакопления. В дальнейшем некоторые из полученных подгрупп были объединены в более крупные; так, например, пойменные террасы вошли в одну группу с шлейфами с проточным увлажнением, нагорные террасы низкого гипсометрического уровня — с шлейфами, сложенными щебнисто-мелкоземистым материалом и др. Существенным аргументом в пользу такого объединения явилось сходство местообитаний по видовому составу и доминированию сосудистых растений. Так, пойменные террасы и влажные шлейфы склонов имеют близкий набор видов-доминантов: *Carex aquatilis* subsp. *stans*,⁶ *Eriophorum angustifolium*, *Comarum palustre* (один тип местообитаний), также близки по видовому составу щебнисто-суглинистые склоны и нагорные террасы: в обоих случаях формируются тундры с *Dryas punctata*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tschuktschorum* (также — один тип местообитаний).

В пределах одного местообитания в ряде случаев нами различаются микроместообитания (Bardunov, 1974).⁷ Так, например, в пределах ме-

стообитаний с господством кочкарника *Carex lugens* или *Eriophorum vaginatum* можно выделить, по меньшей мере, 3 таких микроместообитания: верхушка кочки, боковина, межкочье. Каждая из этих позиций в нанорельефе характеризуется своими особенностями режима увлажнения, снегонакопления и пр.

Все местообитания варьируют по ряду геоморфологических факторов — высоте над уровнем моря, экспозиции по странам света, крутизне склона. Эти факторы выбраны в данной работе в качестве независимых переменных, по отношению к которым рассматривается варьирование видового состава и проективного покрытия мхов.

Для рассмотрения дифференциации мхов в ландшафте нами, по аналогии с термином “лихеноценотип” (Kholod, Zhurbenko, 2005; Kholod, Konogeva, 2022), введено понятие “бриоценотип”, под которым мы понимаем всю совокупность видов мхов одного типа местообитания. Так, например, это могут быть все виды, отмеченные на верхних, щебнисто-суглинистых частях склонов и нагорных террасах, на сухих мелкоземисто-щебнистых склонах и террасах в нижнем поясе гор. Каждый бриоценотип, помимо видового состава, характеризуется суммарным проективным покрытием мхов в пределах каждой пробной площади, а также средним значением этого показателя. Все бриоцено типы имеют в данной работе такой же порядковый номер, как и тип местообитания. В тексте и на диаграммах для обозначения бриоцено типа принята аббревиатура — по первым буквам вида-доминанта данного типа.

В настоящем исследовании мы использовали определение активности видов и градации ее шкалы, предложенные Б.А. Юрцевым (Yurtsev, 1968) и модифицированные в работах С.С. Холода, М.П. Журбенко и Л.А. Конорева (Kholod, Zhurbenko, 2005; Kholod, Konogeva, 2022). При расчете градаций активности видов принимались во внимание 3 параметра: доля освоенных видом типов местообитаний (от общего числа типов) — широта экологической амплитуды, постоянство вида в одном типе местообитаний, проективное покрытие вида.⁸ Группы категорий активности, выделенные на основе одного из этих параметров — широты экологической амплитуды, подразделялись на подгруппы, где принимались во внимание максимальные величины постоянства и проективного покрытия. Величина постоянства для каждого бриоцено типа рассчитывалась на основе 5-балльной шкалы, для которой приняты следующие градации (проценты — доля пробных площадей, в которых данный вид присутствует, к общему числу пробных площадей в бриоцено ти-

⁶ Латинские названия сосудистых растений приведены по: Sekretareva, 2004, мхов — по: Ignatov et al., 2006, с учетом последних монографических обработок отдельных систематических групп (Fedosov et al., 2021; Ignatov et al., 2017, 2018, 2020, 2022).

⁷ Близкий термин — микрообитание (Alpert, Oechel, 1982; Miller, 2009).

⁸ В данной работе эти три параметра не сведены к одному показателю; в соответствующей таблице (табл. 2) каждый из них представлен самостоятельно.

пе): I – 1–20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – 81–100%. Такие же процентные соотношения приняты и для расчета широты экологической амплитуды вида, где принимались во внимание число местообитаний, где вид встречается, и общее число местообитаний. Проективное покрытие вида выражали в баллах на основе следующей шкалы: “+” – <1%, 1 – 1–5%, 2a – 6–12%, 2b – 13–25%, 3 – 26–50%, 4 – 51–75%, 5 – 76–100%. Неравномерность шкал проективного покрытия – дробная шкала для значений проективного покрытия до 25% – объясняется большим числом видов с покрытием, не превышающим эту величину. Показатель широты экологической амплитуды включает 5 градаций (классов), в соответствии с количеством освоенных типов местообитаний: V (особо активные виды) – встречены в 11–12 типах местообитаний; IV (высокоактивные виды) – в 8–10; III (среднеактивные виды) – в 5–7; II (малоактивные виды) – в 3–4; I (неактивные виды) – в 1–2 типах.

Определение высоты над уровнем моря производили на основе черно-белых аэрофотоснимков (первичная “привязка” на местности) и топокарты масштаба 1 : 50000 с точностью ± 5 м, крутизну склона определяли с помощью геологического компаса. Последовательность экспозиций склона, принятая в работе – С-СВ-СЗ-В-З-ЮВ-Ю-ЮЗ (значения на шкале – 1–2–3–4–5–6–7–8 соответственно) – отражает увеличение теплообеспеченности склоновых местообитаний.⁹ Зависимость между экспозицией склонов и проективным покрытием мхов прослежена только для пробных площадей, поверхность которых имеет уклон не менее 2°. Построение экологической шкалы для фактора почвенного увлажнения произведено на основе методики Л.Г. Раменского (Sobolev, Utekhin, 1973; Sobolev, 1978). В качестве элективного среднего использовался дециль ранжированного ряда (Ipatov et al., 1974), на основе которого рассчитывался соответствующий стандарт шкалы. Место стандарта на шкале определялось на основе метода “определение места в экологическом ряду” Л.Г. Раменского (Ramenskii, 1971). При построении шкалы для каждого вида была получена эмпирическая линия регрессии, которая была подвергнута выравниванию методом скользящей средней по 3 точкам. Экоклин (диаграмму распределения видов на экологической шкале) строили только для видов, имеющих достоверное значение связи с фактором почвенного увлажнения, по возрастанию (слева направо – от более сухих условий к более влажным) величины оптимума вида на шкале. Экологические группы видов устанавливались как собрание видов с модой в одном классе градиента (Mirkin,

Naumova, 2012). Мода определялась как средне-взвешенная напряженность фактора. Для обозначения принадлежности видов к той или иной экологической группе использовалось окончание “топы” (Ipatov, Kirikova, 1997). Для каждой экологической группы рассчитывали среднее расстояние между оптимумами экологической амплитуды составляющих ее видов. Далее проводили ординацию, в процессе которой устанавливали положение каждого бриоцено типа в экологическом пространстве факторов, в наибольшей степени влияющих на проективное покрытие мхов: почвенного увлажнения, высоты над уровнем моря, угла уклона и экспозиции склона.

Для анализа взаимосвязи между числом видов мхов и их проективным покрытием – с одной стороны, и параметрами среды и проективным покрытием сосудистых растений – с другой, использовали регрессии разного вида (линейную, степенную, полиномиальную, логарифмическую и экспоненциальную). При построении и анализе экологической шкалы использовали ряд статистических показателей:

- средневзвешенная напряженность фактора (оптимум экологической амплитуды вида):

$$X_i = \sum_{i=1}^n m_i x_i / \sum_{i=1}^n m_i,$$

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

- 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);

- эвритопность вида, H_i (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.

⁹ Подобная последовательность экспозиций склона использована в работе: Kholod, Konojeva, 2022, близкая этой последовательность приводится в работе: Whittaker, 1980.

Таблица 1. Параметры местообитаний и растительности
Table 1. Habitat and vegetation parameters

Тип местообитания Type of habitat	Доминанты (субдоминанты) растительного покрова Dominants (subdominants) of vegetation cover (vascular plants)	Высота над уровнем моря, м Altitude above sea level, m	Преобладаю- щие экспози- ции, доля в процентах* Exposure, percentage	Крутизна склона, град Slope steepness, degrees	Степень увлажнения Degree of moisture	Проек- тивное покрытие мохов, % Cover of mosses, %	Проек- тивное покрытие сосудис- тых рас- тений, % Cover of vascular plants, %	Площадь незадерно- ванного грунта, % Ground area without vegetation, %
1 Горные склоны с движущейся осыпью, террасы на склонах, щебнисто-каменистые/Moun- tain slopes with moving scree, ter- races on slopes, gravelly-rocky	<i>Saxifraga firma</i> (Sf), <i>Salix phlebophylla</i> , <i>Luzula con- fusa</i> ; <i>Rhynchospora rugosum</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Hylacomium splendens</i>	400–580 471.0 ± 11.0	СЗ (NW) – 37 Ю (S) – 16 З (W) – 11	0–50 17.2 ± 4.0	Сухие Dry	3–70 19.0 ± 4.7	4–70 35.0 ± 5.2	1–95 43.0 ± 7.8
2 Хорошо прогреваемые, сухие склоны, относительно закреплен- ные, в нижнем поясе гор, щебни- сто-суглинистые/Well-warmed dry slopes, relatively fixed, in lower mountain belt, gravelly-loamy	<i>Carex obtusata</i> (Co), <i>Poa glauca</i> , <i>Festuca auriculata</i> , <i>Pulsatilla multifida</i> ; <i>Rhyn- chospora rugosum</i> , <i>Abietinella abietina</i> , <i>Syntrichia ruralis</i>	230–390 287.0 ± 13.0	ЮЗ (SW) – 39 Ю (S) – 28 З (W) – 11	0–55 20.6 ± 3.9	Сухие Dry	1–60 18.0 ± 3.8	15–75 46.0 ± 5.1	1–85 43.0 ± 6.8
3 Сухие склоны и террасы в ниж- нем поясе гор, мелкоземисто- щебнистые/Dry slopes and ter- races in lower mountain belt, grav- elly-fine-grained	<i>Carex rupestris</i> (Cr), <i>Arte- misia furcata</i> , <i>Silene steno- phylla</i> ; <i>Rhynchospora rugosum</i> , <i>Dicranum acutifolium</i> , <i>Racomitrium lanuginosum</i>	250–390 329.0 ± 11.0	Ю (S) – 24 СВ (NE) – 18 В (E) – 18	0–45 20.4 ± 2.7	Сухие Dry	6–70 31.0 ± 6.0	10–85 46.0 ± 6.2	1–80 29.0 ± 7.6
4 Плоские вершины невысоких гряд, краевые части нагорных террас, мелкощебнистые с при- месью песка/Flat tops of low ridges, marginal parts of upland terraces, fine-grained with an admixture of sand	<i>Empetrum subholarcticum</i> (Es), <i>Arctostaphylos alpina</i> ; <i>Aula- comnium turgidum</i> , <i>Hyl- acomium splendens</i> , <i>Rhynchospora rugosum</i>	230–410 283.0 ± 9.7	Ю (S) – 27 СЗ (NW) – 18 В (E) – 14 ЮЗ (SW) – 14	0–45 15.6 ± 2.8	Слабовлажнен- ные – сухие Poorly moist – dry	9–85 34.0 ± 5.1	15–90 70.0 ± 4.1	1–50 9.5 ± 2.6
5 Склоны или нагорные террасы, слабовлажненные, щебнисто- суглинистые/Slopes or upland terraces, slightly moistened, grav- elly-loamy	<i>Dryas punctata</i> (Dp), <i>Hedysarum hedsyaroides</i> subsp. <i>tshuktschorum</i> ; <i>Rhynchospora rugosum</i> , <i>Aula- comnium turgidum</i> , <i>Hyl- acomium splendens</i>	230–390 311.0 ± 8.0	Ю (S) – 29 З (W) – 17 ЮВ (SE) – 11	0–45 18.5 ± 2.7	Сухие – слабо- увлажненные Dry – poorly moist	5–80 36.0 ± 4.1	30–90 67.0 ± 3.0	1–60 18.0 ± 3.3

Таблица 1. Продолжение

Тип местообитания Type of habitat	Доминанты (субдоминанты) растительного покрова (subdominants) of vegetation cover (vascular plants)	Высота над уровнем моря, м Altitude above sea level, m	Преобладаю- щие экспози- ции, доля в процентах* Exposure, percentage	Крутизна склона, град Slope steepness, degrees	Степень увлажнения Degree of moisture	Проек- тивное покрытие сосудис- тых рас- тений, % Cover of vascular plants, %	Проек- тивное покрытие сосудис- тых рас- тений, % Cover of vascular plants, %	Площадь незадерно- ванного грунта, % Ground area without vegetation, %
Низкие горные и надпойменные террасы, нижние, выложен- ные части склонов, покатые водоразделы, дренаруемые, щебнисто-мелкоземистые/ Low mountain and above-flood- plain terraces, lower, exposed parts of slopes, sloping watersheds, drained, gravelly-fine-grained	<i>Ledum palustre</i> subsp. <i>decumbens</i> (Ld), <i>Vac- cinium vitis-idaea</i> subsp. <i>minus</i> ; <i>Aulacomnium tur- gidum</i> , <i>Hylocomium splen- dens</i> , <i>Rhytidium rugosum</i>	230–370 281.0 ± 7.4	С (N) – 27 Ю (S) – 16 ЮЗ (SW) – 14	0–45 9.6 ± 2.0	Среднеувлажнен- ные, с переме- ным режимом увлажнения Medium-moist, with variable moistening mode	35–95 70.0 ± 2.7	1–35 4.7 ± 1.4	
Покатые ложбины склонов, тер- расы, иногда со слабым пласто- вым стоком, щебнисто- суглинистые/Sloping hollows of slopes, terraces, sometimes with weak reservoir runoff, gravelly- fine-grained	<i>Carex lugens</i> (Cl), <i>Lagotis glauca</i> subsp. <i>minor</i> , <i>Carex fuliginosa</i> subsp. <i>misantra</i> ; <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>A. palustre</i>	230–400 292.0 ± 6.2	С (N) – 31 В (E) – 15 З (W) – 15	0–25 4.4 ± 0.6	Среднеувлажнен- ные – влажные Medium-moist – moist	35–90 72.0 ± 2.5	1–35 5.5 ± 1.0	
Террасы склонов, шлейфы, водоразделы, щебнисто-сугли- нистые, с застойным увлажне- нием/Slope terraces, plumes, watersheds, gravelly-loamy with stagnant moisture	<i>Eriophorum vaginatum</i> (Ev), <i>Arctagrostis latifolia</i> , <i>Rubus chamaemorus</i> , <i>Aula- comnium turgidum</i> , <i>Hylo- comium splendens</i> , <i>Sphagnum warnstorffii</i>	230–390 272.0 ± 12.0	С (N) – 57	0–4 2.1 ± 0.3	Влажные Moist	55–90 76.0 ± 3.6	1–20 5.7 ± 1.8	
Террасы, в т. ч. пойменные, ложбины стока на шлейфах и предгорных равнинах, суглини- стые/Terraces, including flood- plain ones, runoff hollows on plumes and foothill plains, loamy	<i>Carex aquatilis</i> subsp. <i>stans</i> (Cs), <i>Eriophorum angusti- folium</i> s. str., <i>Comarum palustre</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Aulacomnium palustre</i> , <i>Sphagnum warn- storffii</i>	230–670 305.0 ± 24.0	С (N) – 22 Ю (S) – 17 СЗ (NW) – 17	0–5 2.2 ± 0.3	Мокрые, часто – со слоем воды Wet, often with a layer of water	30–95 61.0 ± 3.8	1–35 6.4 ± 2.6	

Таблица 1. Окончание

Тип местообитания Type of habitat	Доминанты (субдоминанты) растительного покрова Dominants (subdominants) of vegetation cover (vascular plants)	Высота над уровнем моря, м Altitude above sea level, m	Преобладаю- щие экспози- ции, доля в процентах* Exposure, percentage	Крутизна склона, град Slope steepness, degrees	Степень увлажнения Degree of moisture	Проек- тивное покрытие мохов, % Cover of mosses, %	Проек- тивное покрытие сосудис- тых рас- тений, % Cover of vascular plants, %	Площадь незадерно- ванного грунта, % Ground area without vegetation, %
10 Верхние части склонов в ниж- нем поясе гор, перегибы террас с относительно долго лежащим снегом/Upper parts of slopes in lower belt of mountains, bends of terraces with relatively long-lying snow	<i>Cassiope tetragona</i> (Ct), <i>Salix ischuktschorum</i> , <i>Dia- pensia obovata</i> , <i>Acono- gonon tripterocarpum</i> ; <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Racomitrium lanuginosum</i> , <i>Rhytidium rugosum</i>	235–620 361.0 ± 9.4	C3 (NW) – 27 C (N) – 22 CB (NE) – 10	0–55 3.6 ± 0.3	Слабоувлажнен- ные Poorly moist	5–90 43.0 ± 2.9	10–90 60.0 ± 2.8	1–70 13.0 ± 2.2
11 Тыловые части террас, нижние части склонов с долго лежащим снегом/Sloping parts of terraces, lower parts of slopes with long- lying snow	<i>Salix polaris</i> (Sp), <i>Carex podocarpa</i> , <i>Artemisia arc- tica</i> subsp. <i>ehrendorferi</i> , <i>Oxyria digyna</i> , <i>Santonia uncinata</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Hylocomium splendens</i>	230–360 293.0 ± 16.0	C (N) – 44 Ю (S) – 22 C3 (NW) – 22	3–55 2.9 ± 0.9	Среднеувлажнен- ные Medium-moist	10–90 46.0 ± 8.9	15–85 54.0 ± 7.4	1–70 13.0 ± 8.2
12 Покатые склоны, шлейфы с проточным увлажнением, пой- менные террасы с долго лежа- щим снегом/Sloping slopes, plumes with flowing moisture, floodplain terraces with long-lying snow	<i>Salix lanata</i> subsp. <i>rich- ardsonii</i> (Sl), <i>S. reticulata</i> , <i>Equisetum arvense</i> subsp. <i>boreale</i> , <i>Arctous erythro- carpa</i> ; <i>Tomentypnum nitens</i> , <i>Hylocomium splen- dens</i> , <i>Aulacomnium palus- tre</i>	230–360 275.0 ± 7.7	3 (W) – 40 C (N) – 12 Ю (S) – 12 Ю3 (SW) – 12	0–40 4.8 ± 0.5	Влажные Moist	12–95 62.0 ± 4.6	30–85 59.0 ± 3.5	1–55 8.6 ± 2.6

Примечание. Приведены минимальное и максимальное значения, среднее и его ошибка; указаны экспозиции, суммарная доля которых (от суммы всех экспозиций) превышает 50%; объем выборки для каждого типа местообитания приведен в табл. 2, в скобках при перечислении доминант приведена аббревиатура типа, используемая на осях диаграмм. Жирным шрифтом выделены условные названия бривоценополюсов.

Note. Minimum and maximum values, average and its error are given; expositions the total share of which (from the sum of all expositions) exceeds 50% are indicated; the sample size for each habitat type is shown in table 2; when listing the dominants, the type abbreviation used on the chart axes is given in parentheses. The conditional names of bryocenotypes are highlighted in bold.

Таблица 2. Видовой состав мхов (бриоценотип) и показатели их активности в разных типах местообитаний: постоянство, класс / проективное покрытие, баллы / ширина экологической амплитуды, класс
Table 2. Species composition of mosses (bryocenoenotype) and indicators of their activity in different habitat types: constancy, class / cover, scores / range of the ecological amplitude, class

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Ширина экологической амплитуды Range of ecological amplitude
Число пробных площадей Number of sample plots	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	V
Число видов Number of species	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25	48	V
<i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Schwägr.	II ^{1,2b}	I ^{1,2b}	III ^{1-2b}	III ¹⁻³	III ^{+2b}	V ¹⁻³	IV ^{+2b}	V ^{1-2b}	II ^{+2a}	III ^{+2b}	II ^{1,2a}	II ^{1-2b}	V
<i>Hypocomnium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	II ^{1-2b}	II ^{+2b}	III ^{1-2b}	III ^{2a-3}	III ¹⁻³	IV ¹⁻³	IV ^{1-2b}	III ^{2a,2b}	III ^{1-2b}	IV ⁺⁴	II ^{2a,2b}	IV ¹⁻⁴	V
<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	I ^{+,2a}	I ^{+2a}	II ^{+2a}	I ^{1-2b}	I ^{1-2b}	I ^{2a,2b}	II ¹⁻⁴	I ¹	II ⁺⁴	II ⁺³	II ^{2a,3}	IV ¹⁻⁵	V
<i>Dicranum elongatum</i> Schleich. ex Schwägr.	I ¹	I ¹	III ^{+2b}	II ^{1-2b}	II ^{1-2b}	II ^{2a-3}	II ¹⁻³	II ^{2a,2b}	I ^{+,1}	I ^{1-2b}		I ²	V
<i>Distichium capillaceum</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	I ⁺	I ⁺	I ^{+,1}	I ^{+,1}	I ^{+2a}	I ^{+,1}	I ^{+,1}	II ^{+,1}	II ^{+,1}	I ^{+,1}		I ^{+2b}	V
<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.	II ^{+2b}	IV ^{1,2a}	IV ^{1-2b}	III ¹⁻³	V ¹⁻³	I ^{1-2b}	I ^{1,2b}			III ^{1-2b}	I ¹	I ^{1,2b}	IV
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	I ⁴	I ^{1,2a}	I ^{2b}	I ^{1-2b}	I ^{+,1}	I ^{2b}	I ^{2a}			I ^{+,1}	IV ^{2b,3}	II ¹⁻³	IV
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.		I ^{+,1}	II ¹	I ¹	I ^{+2a}	I ^{+2b}	III ^{+2b}	II ^{2b}	III ^{+2b}	I ^{1-2b}		III ⁺³	IV
<i>Dicranum acutifolium</i> (Lindb. et Arnell) C.E.J. Jensen ex I.J. Weimm.	I ¹	I ¹	III ^{+2b}	I ¹	II ^{+2b}	I ^{1-2b}	I ¹			I ^{1,2a}	I ¹	I ¹	IV
<i>Rhacomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	III ^{+2a}	I ¹	III ^{+2b}	II ^{1,2b}	II ^{1-2b}	I ^{1,2a}	I ^{1-2b}	I ¹		III ¹⁻³	I ¹		IV
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow				I ¹	I ¹	I ^{1-2b}	III ¹⁻³	III ⁺³	III ⁺³	I ^{1,2a}	I ^{2b}	I ^{1,2a}	IV
<i>Flexitrichum flexicaule</i> (Schwägr.) Ignatov et Fedosov	I ^{1,2a}	I ^{+,1}	I ¹		I ^{+2a}			I ⁺		I ^{+,2a}	I ¹	I ¹	IV
<i>Niphotrichum canescens</i> (Hedw.) Bedn.-Ochyra et Ochyra	I ^{2a}	I ¹⁻³	I ¹	I ¹	I ^{+,1}	I ¹	I ^{2a}			I ^{1,2a}	I ¹	I ^{2a}	IV
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.		I ⁺		I ⁺	I ¹	I ¹	I ¹	I ¹	I ⁺	I ¹			IV
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	I ¹	I ¹	I ^{1,2a}	I ^{1,2a}	I ^{+2a}	I ¹	I ¹	I ⁺		I ¹			IV
<i>P. strictum</i> Brid.				I ¹	I ^{1-2a}	I ^{1,2a}	I ¹	I ⁺	I ^{2a}	I ^{+2a}	I ¹		IV
<i>Abietinella abietina</i> Müll. Hal.	I ^{+,1}	II ^{+2a}	I ^{+,1}		I ^{+2b}				I ^{2a}	I ^{+,1}		I ¹	III
<i>Bryum cryophilum</i> Mårtensson	I ^{2b}						I ⁺		II ^{+,1}	I ⁺		I ⁺	III
<i>B. pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.		I ¹			I ⁺	I ¹			I ¹			II ^{+2a}	III

Таблица 2. Продолжение

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Широта экологичес- кой амплитуды Range of ecological amplitude	
												12	25
Число пробных площадей Number of sample plots	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	48
Число видов Number of species	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25		
<i>Scorpidium revolvens</i> (Sw. ex anon.) Rubers			I ¹		I ⁺		I ^{+,1}	I ^{1,2a}	II ^{+-2b}				III
<i>Sphagnum lenense</i> H. Lindb. ex Pohle						I ¹	I ¹⁻⁵	I ^{2b}	II ^{2b,3}	I ^{1,2a}			III
<i>Meesia uliginosa</i> Hedw.					I ⁺		I ⁺	II ^{+,1}	II ^{+,1}			I ^{+,1}	III
<i>Philonotis tomentella</i> Molendo		I ¹			I ⁺			I ^{+,1}	II ^{+,1}	I ¹		II ^{+,1}	III
<i>Brachythecium turgidum</i> (Hartm.) Kindb.		I ¹			I ⁺					I ¹	I ¹	I ^{2b}	III
<i>Cinclidium arcticum</i> (Bruch et Schimp.) Schimp.					I ¹		I ^{+,1}	I ¹	I ^{+,2b}	I ¹		I ¹	III
<i>Dicranum spadicum</i> J. E. Zetterst.			I ^{2b}	I ¹	I ^{1,2b}	I ^{2b}	I ^{1,2a}			I ^{2a}	I ¹		III
<i>Meesia triquetra</i> (L. ex Lolycl.) Ångstr.			I ^{2b}				I ¹	I ¹	I ¹			I ¹	III
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.			I ⁺		I ^{+-2b}	I ¹				I ^{+,1}	I ¹	I ¹	III
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow			I ^{2a}	I ⁺		I ^{2b}	I ^{1,2b}			I ¹		I ^{1,2a}	III
<i>Brideltella wahlenbergii</i> Fedosov, M. Stech et Ignatov				I ⁺		I ¹	I ^{+,1}		I ¹	I ¹	I ¹		III
<i>Campyllum stellatum</i> (Hedw.) C.E.O. Jensen							I ^{1,2a}		I ^{+-2a}	I ^{+,1}	I ¹	I ¹	III
<i>Flexitrichum gracile</i> (Mitt.) Ignatov et Fedosov	I ⁺	I ¹			I ¹		I ¹			I ¹		I ¹	III
<i>Orthothecium chryseon</i> (Schwägr.) Schimp.					I ¹		I ^{+,1}	I ⁺		I ⁺		I ^{+,1}	III
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.		I ¹			I ¹	I ¹				I ¹		I ¹	III
<i>P. schimperii</i> (Müll. Hal.) A. L. Andrews	I ¹	I ⁺			I ⁺		I ¹			I ⁺	I ⁺	I ^{+,1}	III
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L. Sm.		I ¹	I ¹		I ¹					I ¹	I ¹		III
<i>Polytrichum hyperboreum</i> R. Br.	I ^{2a}	I ^{2a}	I ^{2a}		I ⁺	I ^{+,1}	I ^{+,1}						III
<i>P. jensenii</i> I. Hagen				I ⁺				I ¹	I ^{+,2a}	I ¹			III
<i>Stereodon holmenii</i> (Ando) Ignatov et Ignatova					I ¹	I ¹	I ¹	I ⁺		I ¹	I ¹		III
<i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. et Brid.) Hedenäs				I ⁺	I ¹		I ^{+,1}		I ^{+,1}	I ⁺	I ⁺	I ¹	III
<i>Brachythecium cirrossum</i> (Schwägr.) Schimp.					I ¹		I ^{+,1}		II ^{+,1}			I ⁺	II
<i>Dicranum laevidens</i> R.S. Williams						I ¹	I ^{1,2b}	II ^{1,2a}		I ¹			II

Таблица 2. Продолжение

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Широта экологичес- кой амплитуды Range of ecological amplitude	
												12	25
Число пробных площадей Number of sample plots	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	48
Число видов Number of species	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25	48	
<i>Encalypta rhapsocarpa</i> Schwägr.		II ^{+,1}	I ⁺		I ^{1,2a}							I ¹	II
<i>Myurella julacea</i> (Schwägr.) Schimp.					I ⁺		I ^{+,1}		II ⁺			I ⁺	II
<i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	I ^{+,1}	II ^{+-2a}	I ⁺		I ¹								II
<i>Sarmentyrium sarmentosum</i> (Wahlenb.) Tuom. et T.J. Kop.							I ¹	I ^{+,1}	II ^{1-2b}			I ¹	II
<i>Barramia pomiformis</i> Hedw.			I ^{2b}							I ¹			II
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr					I ⁺	I ¹				I ^{1,2b}		I ^{1,2a}	II
<i>Dicranum groenlandicum</i> Brid.			I ^{2a}				I ¹						II
<i>D. fuscescens</i> Turn.				I ¹	I ^{+-2a}	I ^{+,1}	I ^{2a,2b}						II
<i>D. majus</i> Sm.		I ⁺							I ⁺	I ^{1,2b}	I ^{2b}	I ¹	II
<i>Rhizomnium andrewsianum</i> (Steere) T.J. Kop							I ¹	I ¹		I ^{+,1}		I ^{2a}	II
<i>Sphagnum rubellum</i> Wilson						I ^{2a}	I ^{1,3}		I ¹				II
<i>S. teres</i> (Schimp.) Ångstr.					I ¹		I ^{1,2a}		I ^{2b,3}		I ^{2b}		II
<i>Aquilonium plicatulum</i> (Lindb.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt				I ¹					I ⁺	I ¹	I ¹		II
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.		I ⁺			I ¹		I ⁺					I ¹	II
<i>Isopterygiella pulchella</i> (Hedw.) Ignatov et Ignatova		I ¹			I ¹					I ⁺		I ¹	II
<i>Orthothecium retroflexum</i> Ignatov et Ignatova					I ⁺		I ⁺			I ⁺		I ¹	II
<i>Timmia austriaca</i> Hedw.		I ¹			I ¹					I ¹		I ⁺	II
<i>Brideliella demetrii</i> (Renauld et Cardot) Fedosov, M. Stech et Ignatov								I ⁺		I ¹			II
<i>Buckia vaucheri</i> (Lesq.) D. Ríos, M.T. Gallego et J. Guerra	I ⁺	I ¹	I ⁺										II
<i>Dicranum laevidens</i> R.S. Williams						I ¹	I ⁺	I ⁺					II
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Schmp.) Hedenäs			I ¹				I ¹					I ¹	II

Таблица 2. Продолжение

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Широта экологичес- кой амплитуды Range of ecological amplitude
Число пробных площадей Number of sample plots	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25	48	II
Число видов Number of species	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	II
<i>Lewinskya iwatsukii</i> (Ignatov) F. Lara, Garilleti et Goffinet	I ⁺	I ¹			I ¹								II
<i>L. speciosa</i> (Nees) F. Lara, Garilleti et Goffinet	I ¹		I ⁺	I ¹									II
<i>Plagiothecium berggenianum</i> Frisvoll							I ¹	I ⁺	I ⁺				II
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P. Beauv		I ⁺			I ⁺		I ¹						II
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.		I ¹					I ¹	I ⁺					II
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees							I ¹	I ⁺	I ¹				II
<i>Stereodon subimponens</i> (Lesq.) Broth.					I ^{+,1}					I ¹		I ¹	II
<i>Bucklandiella microcarpa</i> (Hedw.) Bedn.-Ochyra et Ochyra										I ^{1,2a}			I
<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.							I ¹		I ^{1,3}				I
<i>Dicranum flexicaule</i> Brid.						I ¹				I ^{2b}			I
<i>Drepanocladus sendtneri</i> (Schimp. ex H. Mull.) Warnst.									I ^{2b,3}				I
<i>Sarmentypnum exannulatum</i> (Bruch, Schimp. et Gümmbel) Hedenäs							I ¹		I ^{1,2b}				I
<i>Sphagnum balticum</i> (Russow) C.E.O. Jensen							I ^{2a}		I ⁺				I
<i>S. fimbriatum</i> Wilson							I ¹		II ^{2a-3}				I
<i>S. squarrosum</i> Crome							I ^{2b,4}		I ^{2b,3}				I
<i>Andreaea rupestris</i> var. <i>sparsifolium</i> (J.E. Zetterst.) Sharp										I ¹	I ¹		I
<i>Aulacomnium acuminatum</i> (Lindb. et Arnell) Kindb.						I ¹						I ¹	I
<i>Brachytheciastrum trachypodium</i> (Brid.) Ignatov et Huttunen	I ⁺												I
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) P.C. Chen		I ^{+,1}										I ¹	I
<i>Calliergonella lindbergii</i> (Mitt.) Hedenäs		I ⁺											I

Таблица 2. Продолжение

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Широта экологичес- кой амплитуды Range of ecological amplitude
Число пробных площадей Number of sample plots	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	
Число видов Number of species	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25	48	I
<i>Campylium bambergeri</i> (Schimp.) Hedenäs, Schlesiak et D. Quandt					I ¹		I ⁺						I
<i>Conostomum tetragonum</i> (With.) Lindb.										I ¹			I
<i>Cynodontium strumiferum</i> (Hedw.) Lindb.										I ¹			I
<i>Cyrtomnium hymenophylloides</i> (Huebener) T.J. Кор.										I ¹			I
<i>Dicranum leioneuron</i> Kindb.				I ⁺									I
<i>D. bonjeanii</i> De Not.							I ¹						I
<i>D. brevifolium</i> (Lindb.) Lindb.							I ⁺		I ⁺				I
<i>Entodon concinnus</i> (De Not.) Paris		I ^{+,1}											I
<i>Eurhynchastrum pulchellum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen			I ^{+,1}										I
<i>Fissidens osmundoides</i> Hedw.							I ^{+,1}						I
<i>Hymenoloma crispulum</i> (Hedw.) Ochyra										I ¹	I ¹		I
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	I ¹				I ¹								I
<i>Loeskygnum badium</i> (C. Hartm.) H.K.G. Paul							I ¹		I ¹				I
<i>Niphotrichum panschii</i> (Müll. Hal.) Bedn. -Ochyra et Ochyra						I ¹							I
<i>Oncophorus integerrimus</i> Hedenäs								I ⁺					I
<i>O. virens</i> (Hedw.) Brid.			I ⁺		I ⁺								I
<i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.												I ¹	I
<i>Plagiobryum demissum</i> (Hook.) Lindb.		I ⁺											I
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.						I ⁺							I
<i>Roaldia revoluta</i> (Mitt.) P.E.A.S. Câmara et Carv.-Silva	I ⁺	I ^{+,1}											I
<i>Sphagnum fallax</i> (Klinggr.) Klinggr.									I ⁺				I

Таблица 2. Окончание

Тип местообитания Habitat type	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Широта экологичес- кой амплитуды Range of ecological amplitude
Число пробных площадей Number of sample plots	19	18	17	22	35	37	48	14	19	60	9	25	48
Число видов Number of species	23	42	30	23	50	35	65	32	42	57	25	48	
<i>S. fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.						I ¹				I ¹			I
<i>S. inexpectatum</i> Flatberg									I ⁺				I
<i>S. platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst.							I ¹	I ¹					I
<i>S. russowii</i> Warnst.						I ¹	I ¹						I
<i>Schistidium tenerum</i> (J.E. Zetterst.) Nyholm		I ⁺											I
<i>S. papillosum</i> Culm.		I ⁺											I
<i>Sciuro-hypnum populeum</i> (Hedw.) Ignatov et Hut- tunen							I ⁺						I
<i>Scorpidium cossoni</i> (Schimp.) Hedenäs												I ¹	I
<i>S. scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.							I ¹			I ¹			I
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.										I ¹			I
<i>Stegonia pilifera</i> (Brid.) H.A. Crum et L.E. Anderson		I ^{+,1}											I
<i>Stereodon pratensis</i> (W.D.J. Koch ex Spruce) Warnst.												I ⁺	I
<i>Symblypharis elongata</i> (I. Hagen) Fedosov, M. Stech et Ignatov							I ⁺						I
<i>Tortella tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.										I ¹			I
<i>Tetraplodon mnioides</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.		I ⁺											I
<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Lindb.					I ⁺								I
<i>Tortella arctica</i> (Arnell) Crundw. et Nyholm							I ^{+,1}						I
<i>T. fragilis</i> (Hook. et Wilson) Limpr.			I ¹									I ¹	I

Примечание. Римские цифры нежирные – классы постоянства, полужирные – широта экологической амплитуды: V – особо активные, IV – активные, III – средне-активные, II – малоактивные, I – неактивные. В пределах одного класса активности виды сгруппированы по подгруппам, в пределах одной подгруппы порядок пере-числения видов – по алфавиту.

Note. Roman numerals lightfaced – constancy classes, bold – the range of the ecological amplitude: V – especially active, IV – active, III – medium-active, II – low-active, I – inactive. Within the same activity class, the species are grouped into subgroups, within one subgroup, the order of species enumeration is alphabetical.

Отнесение видов к той или иной категории диапазона экологической амплитуды¹⁰ производилось посредством деления диапазонов параметра H_i (минимальное-максимальное значения) на 3 части. Соответственно этому, в экологических группах по фактору почвенного увлажнения было установлено 3 диапазона экологической амплитуды: узкий, средний, широкий.

При сравнении видового богатства разных геоморфологических позиций число видов предварительно приведено к числу пробных площадей с помощью линейной функции.

При реконструкции процесса освоения мхами горных склонов в разные климатические эпохи за основу взята регрессионная зависимость между проективными покрытиями мхов, сосудистых растений и площадью оголенных грунтов. В качестве тенденции, соответствующей такому историческому процессу, рассматривается изменение проективного покрытия этих двух групп растений в направлении (на диаграмме) справа налево: от максимальной площади, занятой открытыми (незадернованными) грунтами, к минимальной.

Для всех средних значений вычисляли стандартную ошибку. Все статистические величины получены на уровне значимости $\alpha = 0.05$. Построение диаграмм проведено в программе Excel. Образцы мхов хранятся в бриологическом гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

РЕЗУЛЬТАТЫ ТИПЫ МЕСТООБИТАНИЙ И БРИОЦЕНОТИПЫ

На основании вышеприведенных характеристик в исследованном районе выделено 12 типов местообитания и, соответственно, 12 бриоцено-типов.

Тип местообитания 1 (Sf) — горные склоны с движущейся осыпью, террасы на склонах, щебнисто-каменистые. Эти местообитания приурочены к наиболее высоким гипсометрическим уровням (диапазон абсолютных высот — 400–580 м над ур. м.). Для них характерны постоянные выходы скального основания, часто это крутые (до 50° при средней крутизне ок. 17°) склоны, преимущественно, северных румбов. На склонах преобладают коллювиальные процессы, в результате чего даже небольшие дерновинки мхов постоянно за-

сыпаются щебнем и мелкой плиткой. На небольших террасах иногда скапливается мелкозем, на котором можно встретить относительно крупные моховые ковры. Снег на этих участках маломощный, либо его вообще нет, в летнее время склоны подвержены постоянным ветрам, следствием чего является некоторое иссушение грунтов. Проективное покрытие сосудистых растений колеблется от 4 до 70% (среднее — 35%), площадь незадернованного грунта варьирует в диапазоне 0–93% (среднее — 43%) (табл. 1). Среди сосудистых растений с проективным покрытием 4–7% встречаются *Empetrum subholarcticum*, *Luzula confusa*, *Salix phlebophylla*, *Saussurea tilesii*, *Saxifraga firma*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* и др. В бриоцено-типе — 23 вида. Среднее значение постоянства (III) имеет *Racomitrium lanuginosum* (табл. 2). Среднее суммарное проективное покрытие мхов — 19%, минимальное значение — 3, максимальное — 70%. На отдельных участках проективное покрытие ряда видов (*Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*) составляет 20–25%.

Тип местообитания 2 (Co) — хорошо прогреваемые, сухие склоны, относительно закрепленные, в нижнем поясе гор, щебнисто-суглинистые. Эти местообитания расположены в высотном диапазоне 230–390 м, ориентированы они, преимущественно, на юг и юго-запад. Склоны крутизной до 55° (при средней величине — ок. 20°) с поверхности сложены мелкоземом с небольшой примесью мелкого щебня. Снег здесь сходит довольно рано, склоны увлажняются делювиальными потоками, стекающими с гипсометрически вышележащих уровней после дождей. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в диапазоне 15–75% (среднее значение — 46%) (табл. 1), максимальная величина площади незадернованного грунта — 85%. Среди сосудистых растений преобладают *Carex obtusata*, *Eremogone capillaris*, *Festuca auriculata*, *Phlojodicarpus villosus*, *Poa glauca*, *Pulsatilla multifida*, проективное покрытие каждого из которых достигает 5–8%. Число видов в бриоцено-типе — 42. С высоким постоянством (IV) в местообитании встречается *Rhytidium rugosum* (табл. 2). Несколько видов мхов имеют здесь большее постоянство (II), чем во всех остальных, это: *Abietinella abietina*, *Encalypta raptocarpa* и *Syntrichia ruralis*. Среднее суммарное проективное покрытие мхов — 18% (диапазон — 1–60%). Постоянно высокое проективное покрытие (до 15%) — у *Rhytidium rugosum*, реже такие величины отмечены у *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Niphotrichum canescens*.

Тип местообитания 3 (Cr) — сухие склоны и террасы в нижнем поясе гор, мелкоземисто-щебнистые. Высотный диапазон, к которому приурочены эти местообитания — 250–390 м: в основном, это — склоны южной, северо-восточной и восточной экспозиций. Средняя крутизна склонов со-

¹⁰Этот показатель близок к вышерассмотренному показателю широты экологической амплитуды. В данной работе эти два показателя различаются по способу их определения и категориям, для которых они используются: если понятие широты экологической амплитуды должно отразить долю типов местообитаний в пределах всего спектра этих типов, то категория диапазона экологической амплитуды в данной работе применяется только для анализа экологической шкалы.

ставляет 20°, максимальная достигает 45°, что способствует развитию коллювиальных процессов: мелкая плитка и щебень постоянно засыпают фрагменты мелкозема, которые образуются на небольших террасах и выступах склона. Снег небольшой мощности протаивает довольно быстро, поэтому летом грунты сухие. Проективное покрытие сосудистых растений изменяется от 10 до 85% (среднее – 46%), площадь незадернованного грунта варьирует в диапазоне 0–80% (среднее – 29%) (табл. 1). В составе сосудистых растений – *Artemisia furcata*, *Carex rupestris*, *Dryas punctata*, *Rhododendron lapponicum* subsp. *alpinum*, *Silene stenophylla* и др. Проективное покрытие дриады достигает 18%, рододендрона – 15%, в одном случае отмечено покрытие *Carex rupestris*, составляющее 25%. В рассматриваемом бриоцено типе – 30 видов. Наибольшее постоянство (IV) в этом типе – у *Rhytidium rugosum*. Два вида – *Dicranum acutifolium* и *D. elongatum* – имеют постоянство, большее (III), чем в других группах (табл. 2). Среднее покрытие мхов – 31% (диапазон покрытия – 6–70%). Высоких (20–25%) значений проективного покрытия в отдельных случаях достигают *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum acutifolium*, *D. elongatum*, *Rhytidium rugosum*.

Тип местообитания 4 (Es) – плоские вершины невысоких гряд, краевые части нагорных террас, мелкощебнистые, с примесью песка. Эти местообитания приурочены к высотному диапазону 230–410 м, с преимущественной ориентацией склонов (со средней крутизной 16°, но достигающей 45°) террас на северо-запад, север, реже – юг. В составе мелкозема значительную долю составляет песок, на поверхности грунтов много тонкой пылеватой плитки. Снега на этих участках относительно мало, он значительно быстрее стаивает на щебнисто-песчаных участках, и медленнее – на ковриках *Empetrum subholarcticum*. Проективное покрытие сосудистых – 15–90% (среднее значение – 70%), площадь незадернованного грунта – 50% (табл. 1). В числе сосудистых растений преобладают *Arctous alpina*, *Dryas punctata*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, проективное покрытие каждого из которых в ряде случаев достигает 20–25%. В этом бриоцено типе – 23 вида. Среднюю (III) величину постоянства здесь имеют 3 вида: *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* (табл. 2). Среднее суммарное проективное покрытие мхов – 34% (диапазон покрытий – 9–85%). С проективным покрытием до 25% часто встречаются *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, редко – *Racomitrium lanuginosum*.

Тип местообитания 5 (Dp) – склоны или нагорные террасы, слабоувлажненные, щебнисто-суглинистые. Высотный диапазон этих местообита-

ний – 230–390 м, преобладают склоны южных, реже – западных румбов, средняя крутизна составляет ок. 19°, максимальные величины – до 45°. Поверхность грунтов сложена суглинками с большим или меньшим участием щебня. Снег имеет среднюю высоту, сходит он довольно быстро, к концу лета возможно небольшое иссушение верхних почвенных горизонтов. Проективное покрытие сосудистых – 30–90% (среднее значение – 67%), площадь незадернованного грунта варьирует от 0 до 60% (табл. 1). Среди сосудистых растений доминирует *Dryas punctata*, проективное покрытие которой достигает 60–70%. Содоминируют (с покрытием 3–10%) *Anemone sibirica*, *Festuca auriculata*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tshuktschorum*, *Poa malacantha*, *Salix reticulata* и др. Число видов в бриоцено типе – 50. С высоким постоянством (V) отмечен *Rhytidium rugosum* (табл. 2). Среднее проективное покрытие мхов – 36% (диапазон – 5–80%), высокие величины покрытия имеют *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* (до 35%), *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum* (15–20%).

Тип местообитания 6 (Ld) – низкие горные и надпойменные террасы, нижние, выположенные части склонов, покатые водоразделы, дренаемые, щебнисто-мелкоземистые. Эти местообитания встречаются в высотном диапазоне 230–370 м, они имеют преимущественный уклон на север, реже – на юг, средняя крутизна склонов – 10°, максимальная – 45°. С поверхности они сложены суглинком, с небольшой примесью щебня. Снег на этих участках – средней мощности, но таяние его может задерживаться до начала июля, в результате чего (а также вследствие небольшой крутизны склонов) в течение лета надмерзлотная толща хорошо увлажнена. Проективное покрытие сосудистых растений изменяется от 35 до 95% (среднее – 70%), площадь открытого грунта здесь самая низкая среди всех типов местообитаний (среднее значение – 5%) (табл. 1). В числе сосудистых растений доминируют *Betula nana* subsp. *exilis*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* (до 35% каждый), содоминируют *Aconogon tripterocarpum*, *Cassiope tetragona*, *Salix pulchra* (по 15–20%). Число видов в бриоцено типе – 35. Высокие (V и IV) величины постоянства в этом типе – у двух видов: *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens* соответственно (табл. 2). Среднее суммарное покрытие мхов – 43% (диапазон значений – 8–85%). Постоянно высокие (20–25%) значения проективного покрытия имеют 2 вида: *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens*, изредка проективное покрытие, составляющее 15–20%, отмечено у *Dicranum elongatum*, *Rhytidium rugosum*, *Tomentypnum nitens*.

Тип местообитания 7 (C1) – покатые ложбины склонов, террасы, иногда со слабым пластовым стоком, щебнисто-суглинистые. Высотный диапазон этих местообитаний – 230–400 м, ориентированы они, преимущественно, на север (средняя крутизна склонов – 4°, максимальная – 25°). Преобладающая фракция грунта – легкие и средние суглинки. Снег средней высоты при относительно медленном его протаивании в первую половину лета способствует интенсивному промачиванию надмерзлотной толщи, а в ряде случаев – формированию на отдельных участках пластового стока. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в диапазоне 35–90% (среднее – 72%), максимальное значение площади незадернованного грунта – 6% (табл. 1). В составе сосудистых растений доминируют *Betula nana* subsp. *exilis*, *Carex lugens* (25–40% каждый), содоминируют *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Salix fuscescens*, *S. pulchra*, *S. saxatilis* (5–15%). В бриоценоците – максимальное число видов среди всех остальных групп – 65. С высоким постоянством – IV – отмечены 2 вида: *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens* (табл. 2). Среднее суммарное покрытие мхов – 53% (диапазон – 10–95%). Высокие (30–40%) значения проективного покрытия – у *Tomentypnum nitens*, несколько меньшие (25–30%) – у *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Sphagnum warnstorffii*.

Тип местообитания 8 (Ev) – террасы склонов, шлейфы, водоразделы, щебнисто-суглинистые с застойным увлажнением. Эти местообитания встречаются в высотном диапазоне 230–390 м, ориентированы они, преимущественно, на север. Невысокие углы уклона поверхности (среднее значение – ок. 2°, при максимальном – 4°) способствуют застаиванию влаги в почвенной толще, сложенной, преимущественно, средними суглинками. Проективное покрытие сосудистых растений составляет 55–90% (среднее значение – 76%), площадь незадернованного грунта достигает 20% (табл. 1). В составе сосудистых растений доминирует *Carex lugens* (25–55%), содоминируют (с покрытием 12–15%) *Betula nana* subsp. *exilis*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Salix fuscescens*. Число видов в бриоценоците – 32. Наиболее высокое постоянство в этом типе – IV – имеет *Aulacomnium turgidum*. Один вид – *Dicranum laevidens* – имеет небольшую (II) по сравнению со всеми другими бриоценоцитами величину постоянства (табл. 2). Среднее суммарное проективное покрытие мхов – 47% (диапазон – 17–75%). Высокое (20–25%) проективное покрытие – у двух видов: *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens*, несколько раз встречены с покрытием 25% *Aulacomnium palustre* и *Sphagnum warnstorffii*.

Тип местообитания 9 (Cs) – террасы, в т.ч. пойменные, ложбины стока на шлейфах и предгорных равнинах. Эти местообитания встречены в высот-

ном диапазоне 230–670 м, преимущественная их ориентация – северная (средняя крутизна – ок. 2°, максимальная – 5°). В основном, они формируются на террасах, ниже мест залеживания снега, поэтому эти участки в течение лета интенсивно увлажнены, часто на поверхность выходит вода. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в диапазоне 30–90% (среднее – 61%), максимальная величина площади незадернованного грунта – 35% (табл. 1). В составе сосудистых растений доминирует *Carex aquatilis* subsp. *stans* (покрытие в ряде случаев достигает 60%), содоминанты – *Betula nana* subsp. *exilis*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix pulchra*, иногда – *S. saxatilis* (все – с покрытием 15–20%). В бриоценоците – 43 вида. Семь видов – *Brachythecium cirrosum*, *Bryum cryophilum*, *Myurella julacea*, *Scorpidium revolvens*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. lenense*, *Sarmentypnum sarmentosum* имеют постоянство II – наибольшее среди всех остальных бриоценоцитов (табл. 2). Среднее суммарное покрытие мхов – 64% (диапазон – 10–88%). Высокие величины проективного покрытия – у *Sphagnum lenense*, *S. warnstorffii*, *Tomentypnum nitens* (30–35%), несколько меньшие (20–25%) – у *Scorpidium revolvens*, *Sphagnum fimbriatum*.

Тип местообитания 10 (St) – верхние части склонов в нижнем поясе гор, перегибы террас с относительно долго лежащим снегом. Высотный диапазон этих местообитаний – 235–620 м, преимущественная их ориентация – северо-западная и северная (средняя крутизна склонов – ок. 4°, хотя в отдельных случаях она может достигать 50°). Для этих участков отмечен высокий уровень снегонакопления, снег стаивает обычно в середине июля. Талые воды просачиваются в непромерзшие грунты, мощность которых доходит до 90 см, или скатываются по поверхности в нижние части склона, что способствует относительной сухости этих местообитаний во второй половине лета. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в диапазоне 10–90% (среднее значение – 60%), максимальная площадь незадернованного грунта – 70% (табл. 1). Доминантами среди сосудистых растений являются *Cassiope tetragona*, *Salix tschuktschorum* (с покрытием до 40% каждый), содоминантами – *Diapensia obovata*, *Rhododendron lapponicum* subsp. *alpinum* (10–15%) и др. В данном бриоценоците – 57 видов, с высоким постоянством – IV – отмечен только один вид – *Hylocomium splendens* (табл. 2). Среднее суммарное проективное покрытие мхов – 43% (диапазон – 5–90%). Высокие проективные покрытия (40–50%) имеют *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, покрытие 20–25% характерно для *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*.

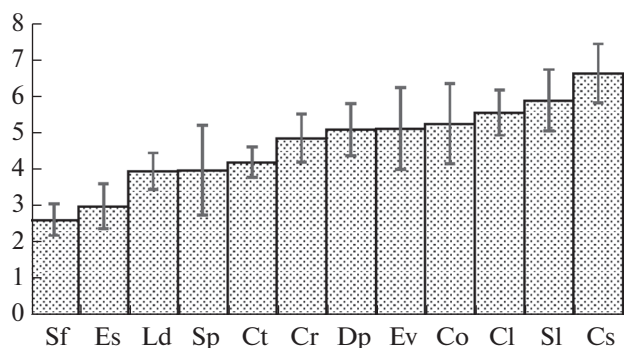


Рис. 2. Среднее число видов в разных типах местообитаний. По оси ординат — число видов, по оси абсцисс — условные названия бриоцено типов, соответствующих типам местообитаний (по табл. 1). Приведена стандартная ошибка.

Fig. 2. The average number of species in different habitat types. Y-axis — the number of species, X-axis — conventional names of bryocenotypes corresponding to habitat types (according to Table 1). The standard error is given.

Тип местообитания 11 (Sp) — тыловые части террас, нижние части склонов с долго лежащим снегом. Высотный диапазон этих местообитаний — 230–360 м, ориентированы они, в основном, на северо-запад и север (средняя крутизна склонов составляет всего 3°, хотя в редких случаях она достигает 50° и более). Здесь постоянно образуются крупные скопления снега, который стает только к концу июля. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в диапазоне 15–85%, площадь незадернованного грунта достигает 70% (табл. 1). В составе сосудистых растений преобладают *Carex podocarpa*, *Oxyria digyna*, *Salix polaris* (с проективным покрытием 15–20%). Число видов в бриоцено типе — 25, выделяется один вид — *Sanionia uncinata* — с постоянством IV (табл. 2). Среднее суммарное покрытие мхов — 46% (диапазон — 10–90%). Высокие (20–30%) величины проективного покрытия — у *Sanionia uncinata*, средние (10–15%) — у *Hylocomium splendens* и *To mentypnum nitens*.

Тип местообитания 12 (Sl) — покатые склоны, шлейфы с проточным увлажнением, пойменные террасы с долго лежащим снегом. Эти местообитания обычны в высотном диапазоне 230–360 м, ориентированы они, преимущественно, на запад (средняя крутизна склонов — ок. 5°, максимум — 40°). Вследствие того, что на этих участках зимой скапливаются большие толщи снега, в начале и середине лета здесь постоянно влажные почвы, часто с проточным режимом. Проективное покрытие сосудистых растений варьирует в широком диапазоне — 30–85% (среднее значение — 59%) (табл. 1). Доминантом покрова является кустарник *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, проективное покрытие которого достигает 70–80%; с по-

крытием 10–15% в напочвенном ярусе обычны *Arctous erythrocarpa*, *Equisetum arvense* subsp. *bo-reale*, *Salix reticulata*. В бриоцено типе — 48 видов. С высоким постоянством (IV) в этом типе встречаются *Hylocomium splendens*, *To mentypnum nitens*. Второй из этих видов, а также *Bryum pseudotriquetrum* имеют наивысшее постоянство среди всех остальных бриоцено типов — II. Среднее суммарное проективное покрытие мхов — 62% (диапазон — 12–95%). Постоянно высокое (35–45%) проективное покрытие — у *To mentypnum nitens*, 15–20% — у *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens*, *Sanionia uncinata*.

Видовое богатство в бриоцено типах варьирует от 23 (типы 1 и 4) до 65 (тип 7) (табл. 2). Среднее число видов также самое низкое в типе 1 (2.63), а самое высокое — в типе 9 (6.67) (рис. 2). Наибольший разброс (30.9%) относительно среднего числа видов (стандартная ошибка) отмечен в типе 11 (нивальные местообитания), наименьший — в типе 10 (верхние части склонов, перегибы террас). Также довольно высокая величина среднего — 5.92 — в типе 12, на участках обогащенного стока. Низкая максимальная величина числа видов мхов, помимо типа 1, отмечена в типе 4 — на сухих песчаных водоразделах и в краевых частях террас. Наибольшее среднее проективное покрытие мхов — в типе 9 (64%), несколько меньше — в типе 12–62%. Самые низкие значения среднего — в типах 2 и 3 (18 и 19% соответственно). В этих последних двух типах отмечена и наибольшая средняя площадь незадернованных грунтов (по 43% в каждом типе).

АКТИВНОСТЬ ВИДОВ МХОВ

В общем списке мхов учтено 122 вида.

К категории особо активных (**класс V**) относятся 5 видов. Эта группа подразделяется на 2 подгруппы: а) виды, встречающиеся во всех типах местообитаний (12) и имеющие максимальное постоянство IV или V: *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *To mentypnum nitens*, б) виды, встречающиеся в 11 типах местообитаний и имеющие максимальное постоянство III или II: *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum* (табл. 2). Виды подгруппы “а” осваивают все местообитания — от поймы р. Паляваам (высота 230 м) до вершин горных поднятий (высота — 697 м). Таких мхов, как *Dicranum elongatum* и *Distichium capillaceum* нет на нивальных местообитаниях (тип 11). Только один из этих видов — *Aulacomnium turgidum* — имеет постоянство V, которое отмечено в двух типах местообитания — 6 и 8. Вид *Hylocomium splendens* в типах 6, 7, 10 и 12 характеризуется постоянством IV, *To mentypnum nitens* имеет постоянство IV только в типе 12 (местообитания с обогащенным стоком). Наиболее высокие значения проективного покрытия — у видов, имеющих,

как правило, наиболее высокие величины постоянства. Для *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens* в одном из зональных местообитаний — типе 6 — отмечено проективное покрытие 35% (каждый). Второй из этих видов один раз встречен с покрытием 70% в верхней части склона, в дриадово-кассиопейной тундре (тип 10), ковры этого же вида, а также *Tomentypnum nitens* имеют покрытие 65 и 85% соответственно, на пойменных террасах (тип 12) с зарослями *Salix lanata* subsp. *richardsonii*.

В категорию высокоактивных (**класс IV**) входит 11 видов. Эта группа подразделяется на 3 подгруппы: а) виды с максимальным постоянством V и IV: — *Rhytidium rugosum* и *Sanionia uncinata* соответственно, б) виды с максимальным постоянством III: *Aulacomnium palustre*, *Dicranum acutifolium*, *Racomitrium lanuginosum*, *Sphagnum warnstorffii*, в) виды с постоянством I: *Flexitrichum flexicaule*, *Niphotrichum canescens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum piliferum*, *P. strictum* (табл. 2). Вид *Rhytidium rugosum* постоянно встречается на склонах южной экспозиции (типы 3 и 5), где он образует ковры с покрытием 30–35% в дриадовых (*Dryas punctata*) и разнотравно-осоковых (*Carex rupestris*) сообществах, *Sanionia uncinata* иногда достигает покрытия 35% в нивальных местообитаниях (тип 11), *Racomitrium lanuginosum* вместе с другими мхами формирует небольшие ковры с покрытием 20–25% на сухих щебнистых склонах (типы 3, 4, 5, 10), *Aulacomnium palustre* на влажных шлейфах и пойменных террасах иногда образует покровы (вместе с видами рода *Sphagnum*) с проективным покрытием до 35–40%. На умеренно увлажненных и влажных местообитаниях (типы 7–9) обычные сфагновые ковры (*S. warnstorffii*), занимающие 40–45% пробной площади. В третьей подгруппе выделяется один вид — *Pleurozium schreberi*, проективное покрытие которого часто достигает 5%.

К категории среднеактивных (**класс III**) отнесено 24 вида. В этой группе выделено 4 подгруппы: а) виды с максимальным постоянством II и максимальным покрытием 2а–3: *Abietinella abietina*, *Bryum cryophilum*, *B. pseudotriquetrum*, *Scorpidium revolvens*, *Sphagnum lenense*, б) виды с постоянством II и максимальным покрытием 1: *Meesia uliginosa*, *Philonotis tomentella*, в) виды с постоянством I и максимальным покрытием 2б: *Brachythecium turgidum*, *Cinclidium arcticum*, *Dicranum spadiceum*, *Meesia triquetra*, *Polytrichum juniperinum*, *Sphagnum girgensohnii*, г) виды с постоянством I и максимальным покрытием 2а: *Brideliella wahlenbergii*, *Campyllum stellatum*, *Flexitrichum gracile* и др. (табл. 2). Наиболее высокие значения покрытия в этой группе — у сфагновых мхов. В одном случае было описано сообщество, где *Sphagnum lenense* образует плотные ковры рыжего цвета с покрытием 90% (при толщине слоя мхов 8 см). Ряд других мхов встречаются с покрытием 20–25% (*Abietinella*

la abietina, *Dicranum spadiceum*, *Meesia triquetra*, *Sphagnum girgensohnii*). Такие покровы образуются на террасах, где есть интенсивный подток влаги с вышерасположенных снежников.

Категория малоактивных (**класс II**) включает 30 видов. В составе этой группы выделено 3 подгруппы: а) виды с максимальным постоянством II: *Brachythecium cirrosum*, *Dicranum laevidens*, *Encalypta rhamnifera* и др., б) виды с постоянством I и максимальным проективным покрытием 2а–3: *Bartramia pomiformis*, *Climacium dendroides*, *Dicranum groenlandicum* и др., в) виды с постоянством I и максимальным проективным покрытием 1: *Aquilonium plicatulum*, *Ceratodon purpureus*, *Isopterygiella pulchella* и др. (табл. 2). Высокие покрытия в этой группе активности образуют виды, приуроченные к ложбинам стока (тип 9): так, *Sphagnum teres* образует ковры с покрытием 40%, несколько меньшее покрытие — 25% — у *Sarmentypnum sarmentosum*. Также одиночные ковры *Dicranum fuscescens*, *D. laevidens* и *Sphagnum rubellum* с покрытием каждого до 25–30% можно встретить на участках пластового стока на покатых склонах и террасах (тип 7).

Категория неактивных (**класс I**) — наиболее многочисленная и включает 52 вида. Виды этой группы во всех местообитаниях имеют постоянство I, различаясь значением проективного покрытия, что послужило основой для выделения здесь 2 подгрупп: а) виды с максимальным проективным покрытием 2а–4: *Bucklandiella microcarpa*, *Calliargon giganteum*, *Dicranum flexicaule* и др., б) виды с максимальным проективным покрытием 1: *Andreaea rupestris* var. *sparsifolium*, *Aulacomnium acuminatum*, *Brachytheciastrum trichopodium* и др. (табл. 2). Относительно высокие величины проективного покрытия мхов в этой группе встречаются только в местообитаниях 7, 9 и 10. Так, *Sphagnum squarrosum* отмечен один раз на покатом суглинистом водоразделе (тип 7) с покрытием 60%, а в ложбине стока (тип 9) — с покрытием 45%, *Sphagnum fimbriatum* — с покрытием 35%. Несколько раз были отмечены небольшие покровы мхов в местообитании 10, в сообществах дриадово-кассиопейных тундр. Это — *Dicranum flexicaule* (15%) и *Bucklandiella microcarpa* (10%).

Рассмотрение активности видов на основе табл. 2 позволяет дать краткую характеристику пяти категориям активности видов мхов исследованного района. Особо активные (преуспевающие в ландшафте: Yurtsev, 1968) — это эвритопные виды (осваивающие все или почти все местообитания района), присутствующие с высоким постоянством (IV или V) на многих типах местообитания, массовые на большинстве участков. Для некоторых видов возможна низкая величина постоянства в ряде местообитаний, но при их почти полном охвате. Высокоактивные — виды-эврито-

пы или гемиевритопы, осваивающие довольно большой диапазон местообитаний, при средней (а в ряде случаев – и низкой) величине постоянства на каждом типе местообитаний, массовые на некоторых местообитаниях. Среднеактивные – виды-гемистенотопы, отмеченные на большей части местообитаний (но не более, чем на 60% всего спектра); в исследованном районе эти виды имеют низкое постоянство на большинстве местообитаний, а также среднюю или низкую численность в каждом типе. Малоактивные – виды-стенотопы, охватывающие только небольшую часть местообитаний (не более 33% всего набора местообитаний), имеющие низкое постоянство и, в основном, низкую величину обилия на всех местообитаниях. В редких случаях возможно увеличение проективного покрытия вида до значения 20–30%. Неактивные – виды-стенотопы довольно ограниченного числа местообитаний (не более 17% всего спектра), с низким постоянством (преимущественно, I) и низким проективным покрытием на подавляющем числе местообитаний. Однако, в единичных случаях, так же, как и малоактивные, неактивные виды могут встречаться с высоким покрытием (до 40%). По-видимому, особенностью распределения мхов в ландшафте западной части Чукотского нагорья является малая величина постоянства видов на многих типах местообитаний и в то же время – единичные случаи возрастания проективного покрытия вида на отдельных местообитаниях.

БЛАГОДАРНОСТИ

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 по теме “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира” (121021600184-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Афонина] Афонина О.М. 2004. Конспект флоры мхов Чукотки. СПб. 260 с.
- [Alisov, Poltaraus] Алисов Б.П., Полтараус Б.В. 1974. Климатология. 300 с.
- Alpert P., Oechel W. C. 1982. Bryophyte vegetation and ecology along a topographic gradient in montane tundra in Alaska. – *Holarctic Ecology*. 5 (2): 99–108.
- [Bardunov] Бардунов Л.В. 1974. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск. 168 с.
- [Belikovitch et al.] Беликович А.В., Галанин А.В., Афонина О.М., Макарова И.И. 2006. Растительный мир особо охраняемых территорий Чукотки. Владивосток. 260 с.
- Beringer J., Lynch A.H., Chapin F.S., Mack M., Bonan G.B. 2001. The representation of arctic soils in the land surface model: the importance of mosses. – *Journal of Climate*. 14 (15): 3324–3335. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2001\)014<3324:TROASI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2001)014<3324:TROASI>2.0.CO;2)
- Bhattarai K.R., Vetaas O.R. 2006. Can Rapoport’s rule explain tree species richness along the himalayan elevation gradient, Nepal? – *Divers. Distrib.* 12 (4): 373–378. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00244.x>
- Blok D., Heijmans M.M.P.D., Schaepman-Strub G., Ruijven J. van, Parmentier F.J.W., Maximov T.C., Berendse F. 2011. The cooling capacity of mosses: controls on water and energy fluxes in a siberian tundra site. – *Ecosystems*. 14 (7): 1055–1065. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9463-5>
- Bruun H.H., Moen J., Virtanen R., Grytnes J.-A., Oksanen L., Angerbjorn A. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. – *J. Veg. Sci.* 17 (1): 37–46. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02421.x>
- Colwell R.K., Hurtt G.C. 1994. Nonbiological gradients in species richness and spurious Rapoport effect. – *Am. Nat.* 144 (4): 570–595. <https://doi.org/10.1086/285695>
- Dean-Coe K.K., Mauritz M., Celis G., Salmon V., Crummer K.G., Natali S.M., Schuur E.A.G. 2015. Experimental warming alters productivity and isotopic signatures of tundra mosses. – *Ecosystems*. 18 (6): 1070–1082. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9884-7>
- Fedosov V.E., Fedorova A.V., Larrain J., Santos M.B., Stech M., Kučera J., Brinda J.C., Tubanova D.Ja., von Konrat M., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2021. Unity in diversity: phylogenetics and taxonomy of Rabdoweisiaeae (Dicranales, Bryophyta). – *Bot. J. Linn. Soc.* 195(4): 545–567. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa087>
- [Geologiya] Геология СССР. Том XXX. Северо-Восток СССР. Геологическое описание. Кн. I. М. 548 с.
- [Chaiko] Чайко А.В. 1988. Морфология и генезис горных террас в условиях криозоны. Новосибирск. 83 с.
- Gornall J.L., Jonsdottir I.S., Woodin S.J., Van der Wal R. 2007. Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. – *Oecologia*. 153 (4): 931–941. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0785-0>
- Gornall J.L., Woodin S.J., Jonsdottir I.S., Van der Wal R. 2009. Herbivore impacts to the moss layer determine tundra ecosystem response to grazing and warming. – *Oecologia*. 161 (4): 747–758. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1427-5>
- Gornall J.L., Woodin S.J., Jonsdottir I.S., Van der Wal R. 2011. Balancing positive and negative plant interactions: how mosses structure vascular plant communities. – *Oecologia*. 166 (3): 769–782. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1911-6>

- Grau O., Grytnes J.-A., Birks H.J. B. 2007. A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. — *J. Biogeogr.* 34 (11): 1907–1915.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01745.x>
- [Grigorev] Григорьев А.А. 1956. Субарктика. М. 223 с.
- Grytnes J.A., Vetaas O.R. 2002. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. — *Am. Nat.* 159 (3): 294–304.
<https://doi.org/10.1086/338542>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva T.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kanukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Yu., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and north Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Иванова Е.И., Блом Х.Х., Муньос И., Беднарк-Охыра Х., Афонина О.М., Курбатова Л.Е., Чернядьева И.В., Черданцева В.Я. 2017. Флора мхов России. Т. 2. Oedipodiales — Grimmiales. М. 560 с.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Золотов В.И., Копонен Т., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Тубанова Д.Ю., Белл Н.Э. 2018. Флора мхов России. Т. 4. Bartramiales — Aulacomniales. М. 543 с.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Чернядьева И.В., Афонина О.М., Максимов А.И., Кучера Я., Акатова Т.В., Дорошина Г.Я. 2020. Флора мхов России. Т. 5. Нурптергиалес — Нурпалес (Plagiotheciaceae — Brachytheciaceae). М. 600 с.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Афонина О.М., Чернядьева И.В., Хеденас Л., Черданцева В.Я. 2022. Флора мхов России. Т. 6. Нурпалес (Calliergonaceae — Amblystegiaceae). М. 472 с.
- [Pratov, Kirikova] Ипатов В.С., Кирикова Л.А. 1997. Фитоценология. СПб. 316 с.
- [Pratov et al.] Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Самойлов Ю.И. 1974. Некоторые методические аспекты построения экологических амплитуд видов. — *Экология*. 1: 13–23.
- Kholod S.S., Konoreva L.A. 2022. Lichens in the polar deserts of the northern tip of the Novaya Zemlya archipelago. — *Doklady Biological Sciences*. 506: 212–238.
<https://doi.org/10.1134/S0012496622050052>
- [Kholod, Zhurbenko] Холод С.С., Журбенко М.П. 2005. Лишайники острова Врангеля: активность и экологическое распределение видов. — *Бот. журн.* 90 (9): 1329–1367.
- Lindo Z., Gonzalez A. 2010. The bryosphere: an integral and influential component of the Earth's biosphere. — *Ecosystems*. 13 (4): 612–627.
<https://doi.org/10.1007/s10021-010-9336-3>
- Lomolino M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. — *Global Ecology and Biogeography*. 10 (1): 3–13.
<https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- [Makarova] Макарова И.И. 1986. Лишайники среднего течения реки Паляваам (западная часть Чукотского нагорья). — Бриолихенологические исследования в СССР. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Апатиты. С. 105–108.
- McFadden J.P., Eugster W., Chapin F.S. 2003. A regional study of the controls on water vapor and CO₂ exchange in arctic tundra. — *Ecology*. 84 (10): 2762–2776.
<https://doi.org/10.1890/01-0444>
- Miller N.G. 2009. Lichens and bryophytes of the alpine and subalpine zones of Katahdin, Maine, III: bryophytes. — *The Bryologist*. 112 (4): 704–748.
<https://doi.org/10.1639/0007-2745-112.4.704>
- [Mirkin, Naumova] Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 488 с.
- [Mirkin et al.] Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. 223 с.
- Odasz A.M. 1996. Bryophyte vegetation and habitat gradients in the Tikhiaia Bay Region, Hooker Island, Franz Josef Land, Arctic Russia. — *The Bryologist*. 99 (4): 407–415.
<https://doi.org/10.2307/3244103>
- Rahbek K. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? — *Ecography*. 18 (2): 200–205.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x>
- [Ramenskii] Раменский Л.Г. 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 335 с.
- [Razzhivin et al.] Разживин В.Ю., Секретарева Н.А., Петровский В.В. 2013. О флоре юго-западной части Чукотского нагорья. — *Бот. журн.* 98 (7): 801–827.
- Rosenzweig M.L., Abramsky Z. 1993. How are diversity and productivity related? — In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Chicago. P. 52–65.
- Roux P.C., Virtanen R., Heikkinen R.K., Luoto M. 2012. Biotic interactions affect the elevational ranges of high-latitude plant species. — *Ecography*. 35 (11): 1048–1056.
<https://doi.org/10.2307/23272479>
- [Sekretareva] Секретарева Н.А. 2003. Евтрофные сообщества кустарниковых ив в среднем течении реки Паляваам (западная часть Чукотского нагорья, Северо-Восточная Азия). — *Растительность России*. 5: 41–49.
<https://doi.org/10.31111/vegrus/2003.05.41>
- Sekretareva N.A. 2004. Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories. Moscow. 131 p.
- Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L., Rice K.J. 2009. Evolution and ecology of species range limits. — *Annu.*

- Rev. Ecol. Evol. Syst. 40: 415–436.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>
- Sobolev L.N., Utekhin V.D. 1973. Russian (Ramenskiy) approaches to community sistematization. — In: Ordination and classification of communities. Part V. Hague. P. 75–103.
- [Sobolev] Соболев Л.Н. 1978. Методика эколого-типологического исследования земель. Фрунзе. 112 с.
- Stachowicz J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. — *BioScience*. 51 (3): 235–246.
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0235:MFATSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0235:MFATSO]2.0.CO;2)
- Stevens G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. — *Am. Nat.* 140 (6): 893–911.
<https://doi.org/10.1086/285447>
- [Sukhodrovskii] Суходровский В.Л. 1979. Экзогенное рельефообразование в криолитозоне. М. 280 с.
- Turetsky M.R., Bond-Lamberty B., Euskirchen E., Talbot J., Frolking S., McGuire A.D., Tuittila E.-S. 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. — *The New Phytologist*. 196 (1): 49–67.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x>
- Van der Wal R., Brooker R.W. 2004. Mosses mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems. — *Functional Ecology*. 18 (1): 77–86.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2004.00820.x>
- Van der Wal R., Pearce I.S.K., Brooker R.W. 2005. Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. — *Oecologia*. 142(2): 159–168.
<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1706-0>
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1972. Количественные методы изучения структуры растительности. — *Итоги науки и техники. Серия "Ботаника"*. 1: 7–83.
- Vitt D.H., Pakarinen P. 1977. The bryophyte vegetation, production and organic components of Truelove lowland. — In: Truelove lowland, Devon island, Canada: A high arctic ecosystem. Edmonton, Alberta. P. 225–244.
- [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, Kucherov] Юрцев Б.А., Кучеров И.Б. 1993. Микрорядный ряд тундровых сообществ северного горного склона (среднее течение реки Паляваа на западе Чукотского нагорья) как отражение градиента нивальности. — *Бот. журн.* 78 (1): 24–44.
- Zimov S.A., Chuprynin V.I., Oreshko A.P., Chapin F.S., Reynolds J.F., Chapin M.C. 1995. Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the pleistocene. — *Am. Nat.* 146 (5): 765–794.
<https://doi.org/10.1086/285824>

MOSES OF THE WESTERN PART OF THE CHUKCHI HIGHLANDS. 1. DISTRIBUTION BY HABITAT TYPES, AND ACTIVITY OF SPECIES

S. S. Kholod^{a,#} and O. M. Afonina^{a,##}

^aKomarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
 Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

[#]e-mail: sergeikholid@yandex.ru

^{##}e-mail: stereodon@yandex.ru

The analysis of the distribution of mosses in the landscape of the western part of the Chukchi Highlands served as the basis for distinguishing 12 types of habitats, which differ in a number of abiotic (altitude above sea level, slope exposure, steepness, degree of surface moisture) and biotic (composition of dominant species, cover of mosses and vascular plants, percentage of ground area free of vegetation) parameters. The vast majority of habitat types are the slopes of various steepness (including accumulative slopes – plumes with runoff hollows), which are characterized by active movement of solid matter. Each habitat type is characterized by its own moss composition, or bryocenotype. The species richness in the bryocenotypes varies from 23 (mountain slopes with moving scree) to 65 (sloping valleys of plumes with reservoir runoff), the lowest average number of species was found in the former bryocenotype – 2.63, the highest – 6.67 – was noted in floodplain terraces. Based on 322 geobotanical relevés, there were identified 12 bryocenotypes, i.e. aggregates of moss species of the same habitat type. Five classes of species activity have been distinguished, based on 3 parameters: the number of habitat types where the species has settled, the constancy of the species in one type of habitat, the cover of the species. Of the 122 moss species noted in geobotanical relevés, 5 ones are classified as especially active (*Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum*, *Hylocomium splendens*, *Sanionia uncinata*, *Tomentypnum nitens*), 11 are highly active, 24 are medium-active, 30 are low-active and 52 are inactive.

Keywords: mosses, bryocenotype, habitat, species activity, sample plot, tundra, Chukchi Highlands

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment according to the thematic plan of the BIN RAS, the projects “Vegetation of European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, principles of organization” (121032500047-1) and “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world” (121021600184-6).

REFERENCES

- Afonina O.M. 2004. Konspekt flory mkhov Chukotki. [Synopsis of the flora of mosses of Chukotka]. Sankt-Peterburg. 260 p. (In Russ.).
- Alisov B.P., Poltarau B.V. 1974. Klimatologiya. [Climatology]. Moscow. 300 p. (In Russ.).
- Alpert P., Oechel W.C. 1982. Bryophyte vegetation and ecology along a topographic gradient in montane tundra in Alaska. — *Holarctic Ecology*. 5 (2): 99–108.
- Bardunov L.V. 1974. Listostebelnye mkhi Altaya i Sayan. [Leaf-stemmed mosses of the Altai and the Sayan]. Novosibirsk. 168 p. (In Russ.).
- Belikovich A.V., Galanin A.V., Afonina O.M., Makarova I.I. 2006. Rastitelnyi mir osobo okhranyaemykh territorii Chukotki. [Vegetation of Chukotka protected areas]. Vladivostok. 260 p. (In Russ.).
- Beringer J., Lynch A.H., Chapin F.S., Mack M., Bonan G.B. 2001. The representation of arctic soils in the land surface model: the importance of mosses. — *Journal of Climate*. 14 (15): 3324–3335. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2001\)014<3324:TROASI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2001)014<3324:TROASI>2.0.CO;2)
- Bhattarai K.R., Vetaas O.R. 2006. Can Rapoport’s rule explain tree species richness along the Himalayan elevation gradient, Nepal? — *Divers. Distrib.* 12 (4): 373–378. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00244.x>
- Blok D., Heijmans M.M.P.D., Schaepman-Strub G., Ruijven J. van, Parmentier F.J.W., Maximov T.C., Berendse F. 2011. The cooling capacity of mosses: controls on water and energy fluxes in a Siberian tundra site. — *Ecosystems*. 14 (7): 1055–1065. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9463-5>
- Bruun H.H., Moen J., Virtanen R., Grytnes J.-A., Oksanen L., Angerbjorn A. 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. — *J. Veg. Sci.* 17 (1): 37–46. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02421.x>
- Colwell R.K., Hurtt G.C. 1994. Nonbiological gradients in species richness and spurious Rapoport effect. — *Am. Nat.* 144 (4): 570–595. <https://doi.org/10.1086/285695>
- Dean-Coe K.K., Mauritz M., Celis G., Salmon V., Crummer K.G., Natali S.M., Schuur E.A.G. 2015. Experimental warming alters productivity and isotopic signatures of tundra mosses. — *Ecosystems*. 18 (6): 1070–1082. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9884-7>
- Fedosov V.E., Fedorova A.V., Larrain J., Santos M.B., Stech M., Kučera J., Brinda J.C., Tubanova D.Ja., von Konrat M., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2021. Unity in diversity: phylogenetics and taxonomy of Rabdoweisia-ceae (Dicranales, Bryophyta). — *Bot. J. Linn. Soc.* 195 (4): 545–567. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa087>
- Geologiya SSSR. Tom XXX. Severo-Vostok SSSR. Geologicheskoe opisanie. Kniga 1. [Geology of the USSR. Geological description. Book 1]. Moscow. 548 p. (In Russ.). Chaiko A.V. 1988. Morfologiya i genezis nagnonykh terras v usloviyakh kriozony. [Morphology and genesis of upland terraces in cryozone conditions]. Novosibirsk. 83 p. (In Russ.).
- Gornall J.L., Jonsdottir I.S., Woodin S.J., Van der Wal R. 2007. Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. — *Oecologia*. 153 (4): 931–941. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0785-0>
- Gornall J.L., Woodin S.J., Jonsdottir I.S., Van der Wal R. 2009. Herbivore impacts to the moss layer determine tundra ecosystem response to grazing and warming. — *Oecologia*. 161 (4): 747–758. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1427-5>
- Gornall J.L., Woodin S.J., Jonsdottir I.S., Van der Wal R. 2011. Balancing positive and negative plant interactions: how mosses structure vascular plant communities. — *Oecologia*. 166 (3): 769–782. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1911-6>
- Grau O., Grytnes J.-A., Birks H.J. B. 2007. A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya. — *J. Biogeogr.* 34 (11): 1907–1915. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01745.x>
- Grigorev A.A. 1956. Subarktika. [Subarctic]. Moscow. 223 p. (In Russ.).
- Grytnes J.A., Vetaas O.R. 2002. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. — *Am. Nat.* 159 (3): 294–304. <https://doi.org/10.1086/338542>
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva T.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Yu., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and north Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanova E.I., Blom H.H., Mun’os I., Bednarek-Ohyra H., Afonina O.M., Kurbatova L.E., Chernyad’eva I.V., Cherdantseva V.Ya. 2017. Flora mkhov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. Vol. 2. Oedipodiales – Grimmiiales. Moscow. 560 p. (In Russ.).
- [Ignatov et al.] Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Zolotov V.I., Koponen T., Chernyad’eva I.V., Doroshina G.Ya., Tubanova D.Yu., Bell N.E. 2018. Flora

- mkhov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. Vol. 4. Bartramiales – Aulacomniales. Moscow. 543 p. (In Russ.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Chernyad'eva I.V., Afonina O.M., Maksimov A.I., Kuchera J., Akatova T.V., Doroshina G.Ya. 2020. Flora mkhov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. V 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). Moscow. 600 p. (In Russ.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Afonina O.M., Chernyad'eva I.V., Hedenäs L., Cherdantseva V.Ya. 2022. Flora mkhov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. Vol. 6. Hypnales (Calliergonaceae – Amblystegiaceae). Moscow. 472 p. (In Russ.).
- Ipatov V.S., Kirikova L.A. 1997. Fitotsenologiya. [Phytocenology]. Sankt-Peterburg. 316 p. (In Russ.).
- Ipatov V.S., Kirikova L.A., Samoilo V.I. 1974. Nekotorye metodicheskie aspekty postroeniya ekologicheskikh amplitud vidov. [Some methodological aspects of constructing ecological amplitudes of species]. – *Ekologiya*. 1: 13–23 (In Russ.).
- Kholod S.S., Konoreva L.A. 2022. Lichens in the polar deserts of the northern tip of the Novaya Zemlya archipelago. – *Doklady Biological Sciences*. 506: 212–238. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050052>
- Kholod S.S., Zhurbenko M.P. 2005. Lishainiki ostrova Wrangelya: aktivnost i ecotopicheskoe raspredelenie vidov. [Lichens of Wrangel island: activity and ecotopic distribution of species]. – *Bot. Zhurn.* 90(9): 1329–1367 (In Russ.).
- Lindo Z., Gonzalez A. 2010. The bryosphere: an integral and influential component of the Earth's biosphere. – *Ecosystems*. 13 (4): 612–627. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9336-3>
- Lomolino M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. – *Global Ecology and Biogeography*. 10 (1): 3–13. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- Makarova I.I. 1986. Lishainiki srednego techeniya reki Palyavaam (zapadnaya chast Chukotskogo nagorya). [Lichens of the middle course of the Palyavaam River (western part of the Chukchi highlands)]. – *Briolikhenologicheskie issledovaniya v SSSR. Tezisy dokladov vsesoyuznogo soveschaniya. Apatity*. P. 105–108 (In Russ.).
- McFadden J.P., Eugster W., Chapin F.S. 2003. A regional study of the controls on water vapor and CO₂ exchange in arctic tundra. – *Ecology*. 84 (10): 2762–2776. <https://doi.org/10.1890/01-0444>
- Miller N.G. 2009. Lichens and bryophytes of the alpine and subalpine zones of Katahdin, Maine, III: bryophytes. – *The Bryologist*. 112 (4): 704–748. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-112.4.704>
- Mirkin B.N., Naumova L.G. 2012. Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitelnosti [The current state of the basic concepts of vegetation science]. Ufa. 488 p. (In Russ.).
- Mirkin B.N., Rosenberg G.S., Naumova L.G. 1989. Slovar ponyatii i terminov sovremennoi fitotsenologii. [Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology]. Moscow. 223 p. (In Russ.).
- Odasz A.M. 1996. Bryophyte vegetation and habitat gradients in the Tikhaia Bay Region, Hooker Island, Franz Josef Land, Arctic Russia. – *The Bryologist*. 99 (4): 407–415. <https://doi.org/10.2307/3244103>
- Rahbek K. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? – *Ecography*. 18 (2): 200–205. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x>
- Ramenskii L.G. 1971. Isbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova [Selected works. Problems and methods of studying vegetation cover]. Leningrad. 335 p. (In Russ.).
- Razhivin V.Yu., Sekretareva N.A., Petrovsky V.V. 2013. On the flora of the south-western part of Chukotka highland. – *Bot. Zhurn.* 98 (7): 801–827 (In Russ.).
- Rosenzweig M.L., Abramsky Z. 1993. How are diversity and productivity related? – In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Chicago. P. 52–65.
- Roux P.C., Virtanen R., Heikkinen R.K., Luoto M. 2012. Biotic interactions affect the elevational ranges of high-latitude plant species. – *Ecography*. 35 (11): 1048–1056. <https://doi.org/10.2307/23272479>
- Sekretareva N.A. 2003. Eutrophic communities of shrubby willows in the middle reaches of the Palyavaam River (western part of the Chukchi Highlands, Northeast Asia). – *Vegetation of Russia*. 5: 41–49 (In Russ.). <https://doi.org/10.3111/vegrus/2003.05.41>
- Sekretareva N.A. 2004. Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories. Moscow. 131 p. (In Russ.).
- Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L., Rice K.J. 2009. Evolution and ecology of species range limits. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40: 415–436. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>
- Sobolev L.N., Utekhin V.D. 1973. Russian (Ramenskiy) approaches to community sistematization. – In: *Ordination and classification of communities. Part V. Hague*. P. 75–103.
- Sobolev L.N. 1978. Metodika ekologo-tipologicheskogo issledovaniya zemel. [Methodology of ecological and typological research of lands]. Frunze. 112 p. (In Russ.).
- Stachowicz J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. – *BioScience*. 51 (3): 235–246. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0235:MFATSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0235:MFATSO]2.0.CO;2)
- Stevens G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. – *Am. Nat.* 140(6): 893–911. <https://doi.org/10.1086/285447>
- Sukhodrovskii V.L. 1979. E' krogennoe rel'efoobrazovanie v kriolitotzone. [Exogenous relief formation in the cryolithozone]. Moscow. 280 p. (In Russ.).
- Turetsky M.R., Bond-Lamberty B., Euskirchen E., Talbot J., Frolking S., McGuire A.D., Tuittila E.-S. 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. – *The New Phytologist*. 196

- (1): 49–67.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x>
- Van der Wal R., Brooker R.W. 2004. Mosses mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems. – *Functional Ecology*. 18 (1): 77–86.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2004.00820.x>
- Van der Wal R., Pearce I.S.K., Brooker R.W. 2005. Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. – *Oecologia*. 142 (2): 159–168.
<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1706-0>
- 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.).
- Vitt D.H., Pakarinen P. 1977. The bryophyte vegetation, production and organic components of Truelove lowland. – In: *Truelove lowland, Devon island, Canada: A high arctic ecosystem*. Edmonton, Alberta. P. 225–244.
- 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 vysokogornyykh 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., Kucherov I.B. 1993. Mikropoyasnyi ryad tundrovyykh soobshchestv severnogo gornogo sklona (srednee techenie reki Palyavaam na zapade Chukotskogo nagor'ya) kak otrazhenie gradienta nival'nosti [The microzonal sequence of the tundra plant communities of the northern mountain slope (the middle reaches of the river Palyavaam in the west of the Chukotka mountains) as the reflection of the winter snow gradient]. – *Bot. Zhurn.* 78 (1): 24–44 (In Russ.).
- Zimov S.A., Chuprynin V.I., Oreshko A.P., Chapin F.S., Reynolds J.F., Chapin M.C. 1995. Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the pleistocene. – *Am. Nat.* 146 (5): 765–794.
<https://doi.org/10.1086/285824>