

МХИ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧУКОТСКОГО НАГОРЬЯ. 2. ЧИСЛО ВИДОВ И ПРОЕКТИВНОЕ ПОКРЫТИЕ НА ГРАДИЕНТАХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

© 2023 г. С. С. Холод^{1,*}, О. М. Афонина^{1,**}¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: sergeikhodol@yandex.ru

**e-mail: stereodon@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.03.2023 г.

После доработки 26.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

На основании проведенных геоботанических исследований летом 1989 г. в западной части Чукотского нагорья было установлено, что число видов мхов изменяется в зависимости от абсолютной высоты, экспозиции и угла уклона склона. С учетом выборок разного объема для разных показателей выявлено, что: наибольшее число видов (35) характерно для диапазона высот 250–300 м, наименьшее (14) — для высот выше 400 м, на склонах северной экспозиции — наибольшее число видов (22), юго-восточной и северо-восточной — наименьшее (18), тенденция к уменьшению числа видов проявляется при увеличении угла уклона склона: на слабо покатых склонах (до 5°) — 37 видов, на крутых (более 25°) — 23. По признаку положения оптимума вида на шкале почвенного увлажнения установлено 7 групп видов: ксеротопы, мезоксеротопы, ксеромезотопы, мезотопы, гигромезотопы, мезогигротопы, гигротопы. Суммарное проективное покрытие мхов по-разному изменяется на склонах разной экспозиции (на щебнисто-мелкокаменистых субстратах): на склонах северной оно возрастает до высоты 400 м, затем — резко уменьшается, на склонах юго-западной — только увеличивается до высоты 450 м, на всех остальных — монотонно уменьшается с высоты 230–250 м до высоты 370–600 м. На разных высотных уровнях максимум суммарного проективного покрытия мхов также связан с экспозицией склона: в нижнем высотном диапазоне он приурочен к склонам юго-восточной экспозиции, в среднем — смещается на склоны северо-восточной, а в самом верхнем — юго-западной. С увеличением крутизны склонов суммарное проективное покрытие мхов уменьшается на склонах всех экспозиций, причем, с наибольшей интенсивностью — на склонах восточной.

Ключевые слова: мхи, число видов, проективное покрытие, шкала почвенного увлажнения, группы видов, высота над уровнем моря, экспозиция склона, угол уклона склона, Чукотское нагорье

DOI: 10.31857/S000681362304004X, EDN: OZZCTE

В предыдущей публикации (Kholod, Afonina, 2023) была дана подробная характеристика местообитаний ключевого участка района среднего течения р. Паляваам, расположенного в западной части Чукотского нагорья. Было выявлено 12 бриоцено-типов на основе 322 геоботанических описаний, отмечено видовое богатство каждого бриоцено-типа. Последний рассматривается как набор видов мхов, присущих одному типу местообитания; бриоцено-тип в то же время является частью (чаще всего — ярусом) тундрового сообщества (фитоценоза).

Ниже указаны основные виды мхов, диагностирующие тот или иной бриоцено-тип и основные характеристики местообитания: 1 (Sf)¹ — *Racomitrium lanuginosum*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylo-*

comium splendens, *Rhytidium rugosum* на горных склонах с движущейся осыпью, террасах на склонах, щебнисто-каменистых; 2 (Co) — *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*, *Encalypta rhaptocarpa*, *Syntrichia ruralis* на хорошо прогреваемых, сухих склонах, относительно закрепленных, в нижнем поясе гор, щебнисто-суглинистых; 3 (Cr) — *Rhytidium rugosum*, *Dicranum acutifolium*, *D. elongatum* на сухих склонах и террасах в нижнем поясе гор, мелкоземисто-щебнистых; 4 (Es) — *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* на плоских вершинах невысоких гряд, краевых частях нагорных террас, мелкощебнистых, с примесью песка; 5 (Dp) — *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum acutifolium*, *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum* на склонах или нагорных террасах, слабоувлажненных, щебни-

¹См. с. 312.

сто-суглинистых; 6 (Ld) — *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, *Dicranum elongatum* на низких горных и надпойменных террасах, нижних, выположенных частях склонов, покатых водоразделах, дренируемых, щебнисто-мелкоземистых; 7 (Cl) — *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Sphagnum warnstorffii*, *Tomentypnum nitens* на покатых ложбинах склонов, террасах, иногда со слабым пластовым стоком, щебнисто-суглинистых; 8 (Ev) — *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Hylocomium splendens*, *Sphagnum warnstorffii* на террасах склонов, шлейфах, водоразделах, щебнисто-суглинистых с застойным увлажнением; 9 (Cs) — *Brachythecium cirrosum*, *Bryum cryophilum*, *Myurella julacea*, *Scorpidium revolvens*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. lenense*, *Sarmentypnum sarmentosum* на террасах, в т.ч. пойменных, ложбинах стока на шлейфах и предгорных равнинах; 10 (Ct) — *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum* на верхних частях склонов в нижнем поясе гор, перегибах террас с относительно долго лежащим снегом; 11 (Sp) — *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens* в тыловых частях террас, нижних частях склонов с долго лежащим снегом; 12 (Sl) — *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, *Bryum pseudotriquetrum* на покатых склонах, шлейфах с проточным увлажнением, пойменных террасах, с долго лежащим снегом.

Мхи, встреченные в геоботанических описаниях (всего 122 вида), были отнесены к 5 классам активности (показатель рассчитывался на основе 3 параметров — числа освоенных видом типов местообитаний, постоянства вида в одном типе местообитаний, проективного покрытия вида): особо активным (5), высокоактивным (11), среднеактивным (24), малоактивным (30), неактивным (52).

¹ Здесь и далее в скобках указана аббревиатура вида сосудистых растений, служащего для диагностики местообитания: Sf — *Saxifraga firma*, Co — *Carex obtusata*, Cr — *Carex rupestris*, Es — *Empetrum subholarcticum*, Dp — *Dryas punctata*, Ld — *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, Cl — *Carex lugens*, Ev — *Eriophorum vaginatum*, Cs — *Carex aquatilis* subsp. *stans*, Ct — *Cassiope tetragona*, Sp — *Salix polaris*, Sl — *Salix lanata* subsp. *richardsonii*. 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).

Hereinafter, in parentheses there are abbreviations of vascular plant species used for habitat diagnostics: Sf — *Saxifraga firma*, Co — *Carex obtusata*, Cr — *Carex rupestris*, Es — *Empetrum subholarcticum*, Dp — *Dryas punctata*, Ld — *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, Cl — *Carex lugens*, Ev — *Eriophorum vaginatum*, Cs — *Carex aquatilis* subsp. *stans*, Ct — *Cassiope tetragona*, Sp — *Salix polaris*, Sl — *Salix lanata* subsp. *richardsonii*. Latin names of vascular plants are given according to Sekretareva, 2004, of mosses according to Ignatov et al., 2006, taking into account the latest monographic treatments of some taxonomic groups (Fedosov et al., 2021; Ignatov et al., 2017, 2018, 2020, 2022).

Настоящее (второе) сообщение посвящено установлению зависимости числа и проективного покрытия видов мхов от ряда абиотических факторов: высоты над уровнем моря, экспозиции и угла уклона склона, почвенного увлажнения. Распределение видов (экоклин) по градиенту почвенного увлажнения получено на основе шкал Л.Г. Раменского (Ramenskii, 1971; Sobolev, Utekhin, 1973; Sobolev, 1978), модифицированных в более поздних работах (Ipatov et al., 1974; Kholod, Konogeva, 2022). Группы видов по признаку сходного отношения к фактору увлажнения устанавливались как собрание видов с модой в одном классе градиента (Mirkin, Naumova, 2012). Мода определялась как средневзвешенная напряженность фактора. Для обозначения принадлежности видов к той или иной группе по признаку ее отношения к фактору увлажнения использовалось окончание “топы” (Ipatov, Kirikova, 1997). Для анализа взаимосвязи между числом видов мхов и их проективным покрытием — с одной стороны, и параметрами среды — с другой, использовали регрессии разного вида (линейную, степенную, полиномиальную, логарифмическую и экспоненциальную).² При построении и анализе экологической шкалы использовали ряд статистических показателей: средневзвешенную напряженность фактора (оптимум экологической амплитуды вида), силу влияния фактора (тесноту связи), достоверность силы влияния фактора, эвритопность вида (показатель экологической амплитуды вида — H ; Vasilevich, 1972). Более подробно все эти показатели, а также методика построения экологических шкал и установления групп видов по отношению к фактору среды рассмотрены в разделе Материал и методика (Kholod, Afonina, 2023).

При размещении бриоценофитов в пространстве экологических факторов подбирали 2 группы факторов, из которых одна характеризует климатические условия, другая — климато-орографические. В первом случае — это высота над уровнем моря и общий характер увлажнения местообитания, во втором — экспозиция склона, влияющая на теплообеспеченность местообитания, и крутизна склона, которая определяет подвижность грунтов.

Приводимые в данной работе зависимости числа видов и проективного покрытия от ряда абиотических параметров установлены для склонов, сложенных осыпным материалом сходного

² В данной статье и в следующей из этой серии, которая находится в печати, на всех сериях диаграмм с регрессиями линейного вида приведены уравнения регрессии, которые позволяют проводить сравнительный анализ, ориентируясь на показатель угла наклона прямой — коэффициент b_1 .

In the communications 2 and 3, regression equations are presented on all series of diagrams with linear regressions, which allow the comparative analysis, focusing on the parameter of the angle of inclination of the straight line — the coefficient b_1 .

гранулометрического и породного состава — щебнисто-мелкокаменистым коллювио-делювиом эффузивов (липаритов, туфо-липаритов, дацитов, андезито-дацитов, туфов (Geologiya..., 1970).

Число видов — высота над уровнем моря

Зависимость изменения числа видов с высотой рассмотрена нами отдельно для склонов разной экспозиции (рис. 1а–h). В этих условиях по-разному происходит и изменение числа видов, аппроксимируемое разными функциями. Три случая (северная, южная и юго-западная экспозиции) описываются полиномиальной функцией (рис. 1а, g, h) — с первоначальным возрастанием числа видов до некоторой критической точки, после которой следует убывание величины этого показателя. Эта точка на склонах разных экспозиций имеет разную высоту. Самое низкое гипсометрическое положение у нее — на склонах южной экспозиции — 320 м, выше (350 м) она расположена на склонах юго-западной, и еще выше (400 м) — северной. Во всех этих случаях расчетное число видов в соответствии с полиномиальной функцией — 8.

На склонах всех других экспозиций наблюдается монотонное снижение числа видов с высотой. Здесь эта тенденция так же, как и в предыдущих случаях, проявляется по-разному. Отмечено лавинообразное уменьшение числа видов на склонах западной экспозиции (степенная функция: рис. 1е), где точка “перелома” находится на высоте 300 м: число видов здесь резко уменьшается — с 8 до 2–3. Так же резко уменьшается число видов на склонах северо-западной экспозиции (степенная функция: рис. 1с): смена тенденции заметна на высоте 250 м. Во всех остальных случаях (склоны северо-восточной, восточной и юго-восточной экспозиций) уменьшение числа видов происходит более постепенно. Наибольшее число видов здесь — 12 — отмечено на склонах восточной экспозиции на высотах 230–280 м (полиномиальная функция: рис. 1d), на склонах юго-восточной максимальное число видов — 10 — зафиксировано на высотах 270–280 м (линейная функция: рис. 1f).

Число видов разных геоморфологических позиций, приведенное к числу пробных площадей

Прогнозируемые величины числа встреч видов в разных категориях геоморфологических параметров отражены в табл. 1, соотношение “число видов—число пробных площадей” и распределение числа видов на разных геоморфологических позициях — на рис. 2.

а) высотные диапазоны

Зависимость числа видов (линейная функция) от числа пробных площадей для разных высотных

диапазонов ($R^2 = 0.8414$) приведена на рис. 2а₁. Число видов в диапазоне 230–250 м составляет 27, затем, в диапазоне высот 251–300 м оно возрастает до максимального значения — 35, после чего начинает постепенно уменьшаться до значений 14 и 15 в диапазонах 401–450 м и >450 м соответственно (рис. 2а₂). Изменение числа встреч в разных диапазонах для ряда видов, отмеченных во всех шести диапазонах, показывает такую же тенденцию. Эти виды — *Abietinella abietina*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata*, *Tomentypnum nitens* (табл. 1). Намечается группа видов, которых нет на высотах выше 400 м, это — *Aulacomnium palustre*, *Campylium stellatum*, *Orthothecium chryseon*, все виды рода *Sphagnum* и др.

б) экспозиция склона

Линейная зависимость ($R^2 = 0.2542$) числа видов от числа пробных площадей для разных экспозиций склонов отражена на рис. 2б₁. Число видов в данном случае не проявляет какой-либо тенденции при изменении экспозиции склонов и варьирует от 18 до 22. Наибольшее число видов — 22 — отмечено на склонах северной экспозиции, наименьшее — 18 — северо-восточной и юго-восточной (рис. 2б₂). Отчетливое варьирование показателя “число встреч” на склонах разной экспозиции прослежено для видов *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum*, *Hylocomium splendens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Sphagnum warnstorffii*, *Tomentypnum nitens*. Для этих мхов максимальная встречаемость отмечена на склонах северной экспозиции, затем она резко падает на склонах северо-восточной, варьирует по величине на склонах северо-западной, восточной и западной, опускается до минимальных значений на склонах юго-восточной, вновь возрастает на склонах южной и падает на склонах юго-западной экспозиции (табл. 1).

в) угол уклона склона

Линейная зависимость числа видов от числа пробных площадей ($R^2 = 0.5531$) приведена на рис. 2с₁. По этому геоморфологическому параметру (угол уклона или крутизна) можно видеть отчетливую тенденцию к уменьшению числа видов при увеличении угла уклона склона: на слабо покатых склонах (0–5°) оно максимально — 37; затем — при увеличении крутизны до 6–15° — уменьшается до 27, а при дальнейшем увеличении уклона склона — более 15° — до 22–23 (рис. 2с₂). Подобное распределение — с монотонным уменьшением числа видов — характерно и для показателя “число встреч”. Такая тенденция намечается для ряда видов, которые есть во всех пяти града-

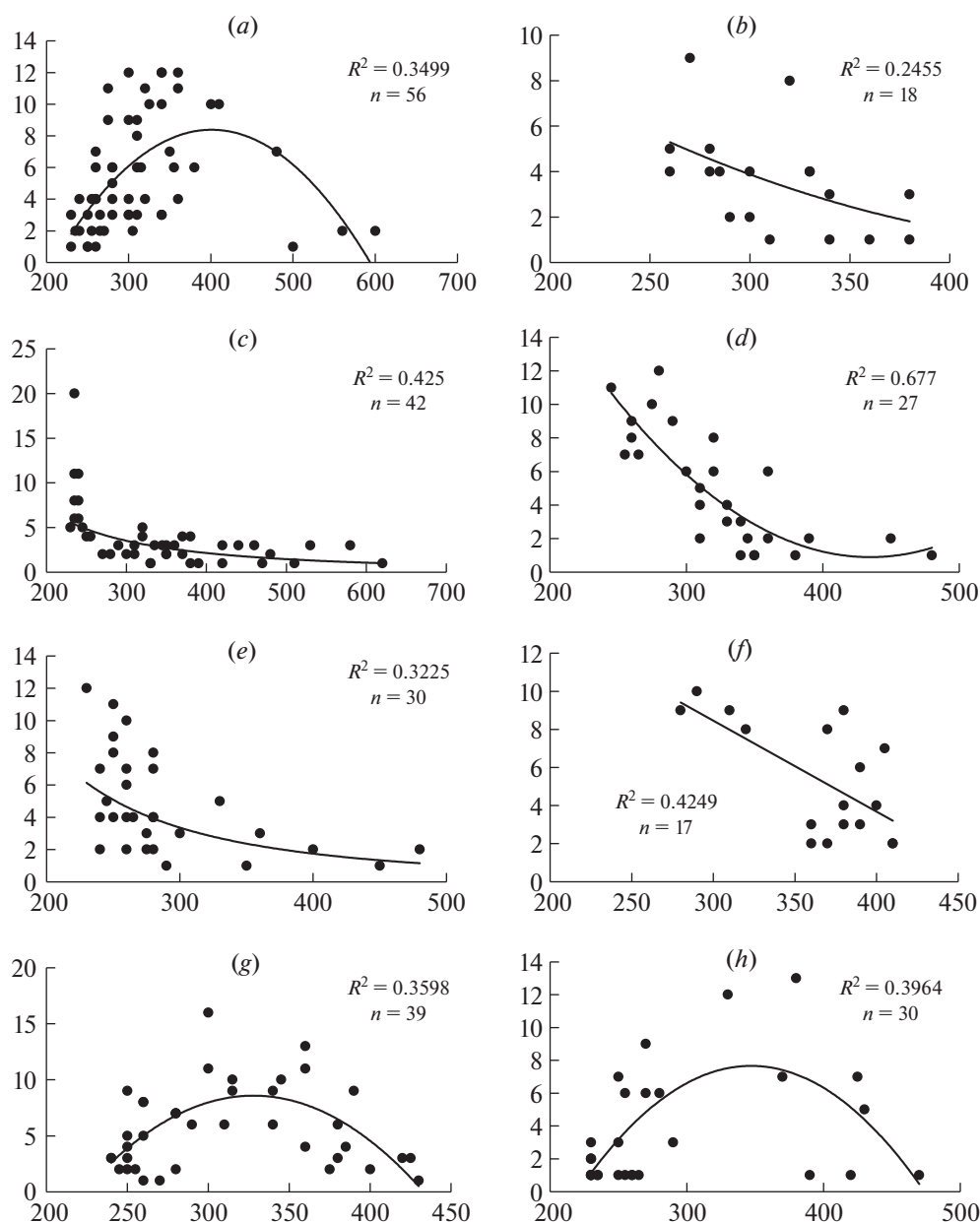


Рис. 1. Зависимость между числом видов мхов и высотой над уровнем моря на склонах разной экспозиции: *a* – северной, *b* – северо-восточной, *c* – северо-западной, *d* – восточной, *e* – западной, *f* – юго-восточной, *g* – южной, *h* – юго-западной. По оси ординат – число видов, по оси абсцисс – высота над уровнем моря, м.

Fig. 1. Relationship between the number of moss species and the altitude above sea level on the slopes of different exposures: *a* – northern, *b* – north-eastern, *c* – north-western, *d* – eastern, *e* – western, *f* – south-eastern, *g* – southern, *h* – south-western. Y-axis – the number of species, X-axis – altitude above sea level, m.

циях уклона склона: *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum*, *Hylocomium splendens*, *Pohlia schimperi*, *Polytrichum piliferum*, *P. strictum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata*, *Tomentypnum nitens*. Большая часть видов имеет усеченное распределение: их нет на склонах, имеющих уклон более 15° или 25°: *Cinclidium arcticum*, *Dicranum spadiceum*, *Philonotis tomentella*, все виды рода *Sphagnum* и др. (табл. 1).

Проективное покрытие видов – экологические факторы

а) шкала почвенного увлажнения, группы видов по отношению к фактору почвенного увлажнения

В шкале почвенного увлажнения – 30 стандартов, диапазон оптимумов экологических амплитуд (X_i) составляет 26.9 балла (*Bryoerythrophyllum recurvirostrum* – 2.3, *Sarmentypnum sarmentosum* –

Таблица 1. Число встреч видов мхов в зависимости от абсолютной высоты и позиции в рельефе
Table 1. The occurrence of moss species depending on the absolute height and position in the relief

Параметр Parameter	а. Высотный диапазон, м a. Altitude range, m						б. Экспозиция склона b. Slope exposure						в. Уклон склона, град c. Slope angle, degrees						
	200– 250	251– 300	301– 350	351– 400	401– 450	>450	С	СВ	СЗ	В	З	ЮВ	Ю	ЮЗ	0–5	6–15	16–25	26– 35	>36
Величина параметра Parameter value	64	97	82	47	15	18	66	18	46	28	38	18	57	31	159	73	29	31	30
Число пробных площадей Number of sample plots																			
Число видов Number of species	28	32	32	29	13	11	23	19	22	22	21	15	18	15	35	35	27	20	16
<i>Abietinella abietina</i> Müll. Hal. <i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	4	6	5	3	2	2	3			2	7	2	6	2	3	6	2	5	4
	17	31	25	10			17	5	12	8	10	5	15	9	49	19	4	5	5
	35	56	47	24	4	6	43	6	28	14	21	6	37	16	90	46	13	12	10
<i>A. turgidum</i> (Wahlenb.) Schwägr.																			
<i>Brachythecium turgidum</i> (Hartm.) Kindb.															3	2	1		
<i>Campyllum stellatum</i> (Hedw.) C.E.O. Jensen	4	5	3	2			3			2	7	2	6	2	3	6	2	5	4
<i>Cinclidium arcticum</i> (Bruch et Schimp.) Schimp.															8	3	1		
<i>Dicranum acutifolium</i> (Lindb. et Arnell) C.E.J. Jensen ex I.J. Weimn.	7	11	9	5	2		1	2	4	4	4	3	10	4	4	15	6	4	3
<i>D. elongatum</i> Schleich. ex Schwägr.	13	19	16	9	2	3	17	3	10	5	8	2	18	5	33	14	5	5	5
<i>D. fuscescens</i> Turn.		6	4	1					1	1	4	1	2		6	3	1	1	
<i>D. laevidens</i> R.S. Williams	5	2	1				4	1	3	1					7	1			
<i>D. spadiceum</i> J.E. Zetterst.		4	3	2											3	5	2		
<i>Distichum capillaceum</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	9	15	12	6	1	1	12	2	8	4	6	2	9	4	24	10	3	4	3
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	39	62	51	26	4	6	44	10	30	17	23	10	38	19	96	43	16	17	16
<i>Isopterygiella pulchella</i> (Hedw.) Ignatov et Ignatova																3	1	1	
<i>Meesia uliginosa</i> Hedw.	3	4	4	3			7		1	1	1		4	1	12	2			
<i>Brideliella wahlenbergii</i> Fed- osov, M. Stech et Ignatov	2	3	3				6	1	1	1	1				5	2	1	1	

Таблица 1. Продолжение

Параметр Parameter	а. Высотный диапазон, м a. Altitude range, m					б. Экспозиция склона b. Slope exposure							в. Уклон склона, град c. Slope angle, degrees			
	2	4	3	1	1								7	2	1	
<i>Orthothecium chryseon</i> (Schwägr.) Schimp.																
<i>Philonotis tomentella</i> Molendo																
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.																
<i>Pohlia schimperi</i> (Brid.) Mitt.	4	3	1	1	1								4	2	1	1
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L. Sm.													2	1	1	1
<i>Polytrichum hyperboreum</i> R. Br.																
<i>P. juniperinum</i> Hedw.	1	3	4	3									7	3	1	
<i>P. piliferum</i> Hedw.	3	4	4	2	1	1							6	1	3	
<i>P. strictum</i> Brid.	4	6	5	3	1								7	3	1	2
<i>Rhacomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	12	15	14	10	8	8							13	4	1	1
<i>Rhizomnium andrewsianum</i> (Steere) T.J. Kop.	1	3	2	1									28	15	7	8
<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.	23	36	30	16	4	4							6	1		
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	7	11	9	5	2	2							35	23	17	17
<i>Scorpidium revolvens</i> (Sw. ex anon.) Rubers	3	7	5	2									14	8	4	4
<i>Sphagnum fimbriatum</i> Wilson																
<i>S. girgensohnii</i> Russow	2	3	2	1	1								6	2		
<i>S. lenense</i> H. Lindb. ex Pohle	3	5	6	2									5			
<i>S. rubellum</i> Wilson	1	2	1										3	1		
<i>S. squarrosum</i> Crome	1	2	2	1												
<i>S. subsecundum</i> Nees		1	2	1												
<i>S. warnstorffii</i> Russow	10	16	14	8									42	5		
<i>Stramineogon stramineum</i> (Dicks. et Brid.) Hedenäs													8	3	1	1
<i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	2	3	2	1		2										
<i>Tomenthypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	18	32	26	12	2	1							42	20	9	10

Примечание. Приведены только виды, имеющие статистически значимые распределения.
Note. Only the species with statistically significant distributions are listed.

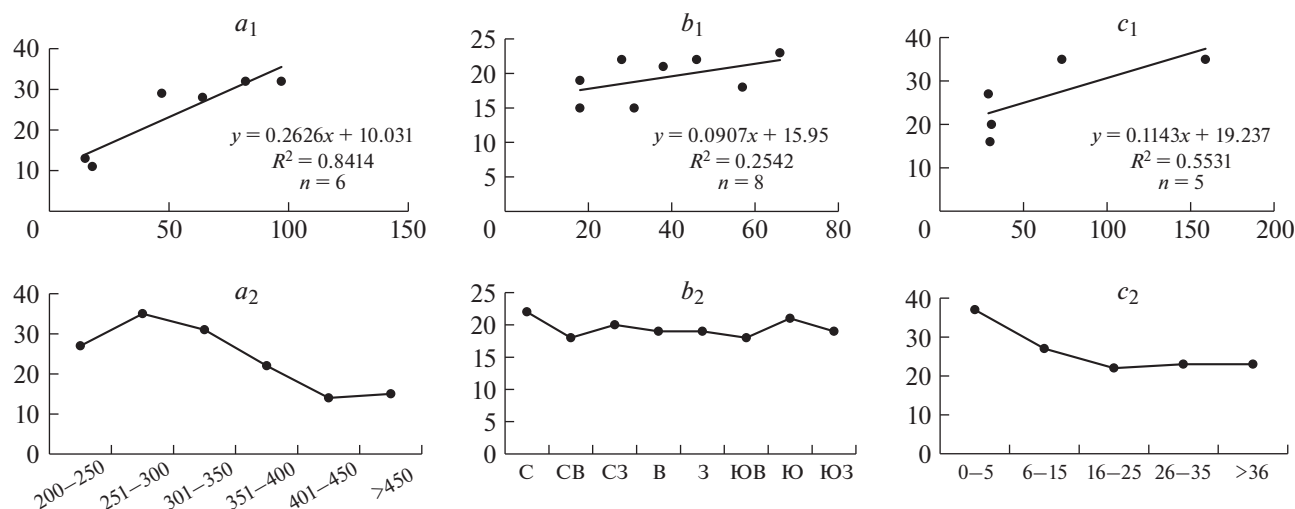


Рис. 2. Зависимость числа видов от числа пробных площадей (a_1 – c_1) и прогнозируемое число видов на градиентах геоморфологических параметров (a_2 – c_2) для разных: высотных диапазонов (a_1 , a_2), экспозиций склона (b_1 , b_2), углов уклона склона (c_1 , c_2). По оси ординат – число видов, по оси абсцисс – число пробных площадей (a_1 – c_1), величины параметров: высотных диапазонов, м (a_2), экспозиции склонов (b_2), угла уклона склона, град (c_2).

Fig. 2. Dependence of the number of species on the number of sample plots (a_1 – c_1) and the predicted number of species on the gradients of geomorphological parameters (a_2 – c_2) for different: altitude ranges (a_1 , a_2), slope exposure (b_1 , b_2), slope angles (c_1 , c_2). Y-axis – the number of species, X-axis – the number of sample plots (a_1 – c_1); parameter values: altitude ranges, m (a_2); slope exposure (b_2): C – northern, CB – north-eastern, C3 – north-western, B – eastern, 3 – western, ЮВ – south-eastern, Ю – southern, ЮЗ – south-western; slope angle, degrees (c_2).

29.2), величина силы связи с фактором среды изменяется от 0.12 до 0.85, диапазон экологической амплитуды по показателю H_1 – 0.29–0.95 (табл. 2). При разделении данного диапазона на 3 части были получены следующие градации этого показателя: 0.29–0.51 – узкий, 0.52–0.73 – средний, 0.74–0.95 – широкий.

Анализ экоклиндов, приведенных на рис. 3, показывает, что ряд видов характеризуется двух- и трехвершинным распределением. Яркое выраженное двухвершинное распределение имеют *Polytrichum alpinum* (рис. 3b), *Dicranum fuscescens*, *Sphagnum girgensohnii* (рис. 3c), *Hylocomium splendens* (рис. 3h), трехвершинное – *Dicranum elongatum*, *Racomitrium lanuginosum* (рис. 3g), *Rhytidium rugosum*, *Tomentypnum nitens* (рис. 3h). У многих из этих видов – широкий диапазон экологической амплитуды (например, *Racomitrium lanuginosum* и *Tomentypnum nitens*). Для видов с 2-х-вершинным распределением пики отмечены в центральной и краевой частях шкалы, причем, в последней встречается и усеченное распределение. У видов с 3-х-вершинным распределением обычно – 2 смежных крупных пика и один, несколько отстоящий от первых двух, и тяготеющий к краевой части шкалы. Так, у *Dicranum elongatum* намечается 2 пика в центре шкалы (области ксеро-мезотопов и гигро-мезотопов) и один, небольшой – в области гигротопов, *Tomentypnum nitens* имеет по одному пику в области гигротопов и мезо-гигротопов и один (также небольшой) – ксеро-мезото-

пов. У видов с одним пиком распределения этот оптимум приурочен к краевым частям шкалы. В частности, это группа видов, оптимум которых находится в левой, сухой части шкалы (области ксеротопов и ксеро-мезотопов): *Bartramia pomiformis*, *Encalypta rhaptocarpa*, *Polytrichum hyperboreum*, *P. piliferum*, *Syntrichia ruralis* (рис. 3a), *Timmia austriaca* (рис. 3b). Также выделяется группа видов, имеющих оптимум в правой, влажной части градиента (области мезо-гигротопов и гигротопов): *Sphagnum warnstorffii* (рис. 3d), *S. lenense*, *S. rubellum* (рис. 3e), *Drepanocladus sendtneri*, *Scorpidium revolvens* (рис. 3f). Только у одного вида – *Dicranum flexicaule* – пик распределения приходится на центр шкалы (область мезотопов) (рис. 3c). В краевых частях шкалы есть несколько видов, имеющих только усеченное распределение, где подъем линии проективного покрытия обрывается границей шкалы: в сухой части шкалы – это *Roaldia revoluta* (рис. 3a), во влажной – *Calliergon giganteum* (рис. 3f). Из ряда диаграмм следует, что пики распределения некоторых видов совпадают, причем, часто – с различными величинами проективного покрытия, хотя – и с разными величинами средневзвешенной напряженности фактора. Так, в области ксеротопов совпадающие пики (оба – около 9.0 баллов по шкале) – у *Syntrichia ruralis* и *Encalypta rhaptocarpa* ($X_i = 2.7$ и 8.1 соответственно) (рис. 3a), то же самое прослеживается для *Dicranum groenlandicum* и *Polytrichum juniperinum* (9.0–10.0 баллов по шкале, $X_i = 11.5$ и 12.6

Таблица 2. Статистические параметры видов шкалы почвенного увлажнения
Table 2. Statistical parameters of the species of soil moisture scale

Species	X_i	η_x^2	H_i
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) P.C. Chen	2.3	0.71	0.42
<i>Roaldia revoluta</i> (Mitt.) P.E.A.S. Câmara et Carv.-Silva	2.3	0.22	0.42
<i>Buckia vaucheri</i> (Lesq.) D. Ríos, M.T. Gallego et J. Guerra	2.7	0.56	0.48
<i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	2.7	0.33	0.52
<i>Eurhynchastrum pulchellum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen	3.6	0.26	0.44
<i>Orthotrichum speciosum</i> Nees	5.6	0.28	0.66
<i>Polytrichum hyperboreum</i> R. Br.	6.3	0.35	0.72
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	6.9	0.19	0.63
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P. Beauv.	7.2	0.35	0.71
<i>Bartramia pomiformis</i> Hedw.	7.3	0.15	0.70
<i>Encalypta rhaptocarpa</i> Schwägr.	8.1	0.32	0.60
<i>Abietinella abietina</i> Müll. Hal.	8.1	0.35	0.73
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.	8.3	0.27	0.72
<i>Niphotrichum canescens</i> (Hedw.) Bedn.-Ochyra et Ochyra	8.5	0.45	0.71
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	8.7	0.70	0.73
<i>Dicranum acutifolium</i> (Lindb. et Arnell) C.E.J. Jensen ex I.J. Weinm.	9.8	0.59	0.71
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L. Sm.	10.0	0.38	0.90
<i>Timmia austriaca</i> Hedw.	10.3	0.43	0.90
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	10.7	0.39	0.71
<i>Tortella fragilis</i> (Hook. et Wilson) Limpr.	11.1	0.16	0.69
<i>Dicranum groenlandicum</i> Brid.	11.5	0.34	0.71
<i>D. spadiceum</i> J.E. Zetterst.	11.7	0.85	0.85
<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.	11.9	0.48	0.89
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	13.0	0.61	0.83
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	13.3	0.30	0.72
<i>Bucklandiella microcarpa</i> (Hedw.) Bedn.-Ochyra et Ochyra	13.8	0.42	0.63
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	13.8	0.67	0.71
<i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Schwägr.	14.4	0.52	0.95
<i>Aquilonium plicatum</i> (Lindb.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt	14.6	0.21	0.68
<i>Conostomum tetragonum</i> (With.) Lindb.	14.8	0.47	0.53
<i>Flexitrichum gracile</i> (Mitt.) Ignatov et Fedosov	15.1	0.32	0.91
<i>Flexitrichum flexicaule</i> (Schwägr.) Ignatov et Fedosov	15.2	0.27	0.90
<i>Dicranum elongatum</i> Schleich. ex Schwägr.	15.5	0.31	0.91
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	16.1	0.29	0.93
<i>Stereodon subimponens</i> (Lesq.) Broth.	17.1	0.27	0.72
<i>Polytrichum strictum</i> Brid.	17.5	0.38	0.69
<i>Hymenoloma crispulum</i> (Hedw.) Ochyra	17.5	0.19	0.65
<i>Dicranum fuscescens</i> Turn.	17.6	0.29	0.72
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	18.1	0.32	0.89
<i>Tortella tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.	18.2	0.44	0.73
<i>Campylium bambergeri</i> (Schimp.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt	18.8	0.25	0.72
<i>Distichium capillaceum</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	19.0	0.32	0.80
<i>Stereodon holmenii</i> (Ando) Ignatov et Ignatova	19.1	0.32	0.66
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	19.5	0.35	0.80

Таблица 2. Окончание

Species	X_i	η_x^2	H_i
<i>Dicranum laevidens</i> R.S. Williams	19.8	0.36	0.67
<i>Tomenthypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	19.9	0.37	0.88
<i>Andrea rupestris</i> var. <i>sparsifolium</i> (J.E. Zetterst.) Sharp	20.1	0.16	0.67
<i>Polytrichum jensenii</i> I. Hagen	20.1	0.39	0.73
<i>Dicranum majus</i> Sm.	20.3	0.24	0.84
<i>Aulacomnium acuminatum</i> (Lindb. et Arnell) Kindb.	20.3	0.49	0.62
<i>A. palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	20.4	0.51	0.88
<i>Rhizomnium andrewsianum</i> (Steere) T.J. Kop.	21.7	0.43	0.72
<i>Symblepharis elongata</i> (I. Hagen) Fedosov, M. Stech et Ignatov	22.6	0.67	0.73
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	22.8	0.78	0.72
<i>Fissidens osmundoides</i> Hedw.	23.0	0.36	0.42
<i>Sphagnum lenense</i> H. Lindb. ex Pohle	23.1	0.29	0.61
<i>Dicranum laevidens</i> R.S. Williams	23.2	0.13	0.73
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	23.2	0.12	0.69
<i>S. rubellum</i> Wilson	23.4	0.21	0.58
<i>Campylium stellatum</i> C.E.O. Jensen	23.7	0.71	0.71
<i>Loeskympnum badium</i> (C. Hartm.) H.K.G. Paul	24.1	0.47	0.66
<i>Scorpidium scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.	24.4	0.62	0.49
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	24.5	0.32	0.57
<i>Brachythecium turgidum</i> (Hartm.) Kindb.	24.6	0.70	0.67
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	24.8	0.12	0.66
<i>Sphagnum platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst.	25.3	0.20	0.53
<i>Brachythecium cirrosum</i> (Schwägr.) Schimp.	25.4	0.16	0.58
<i>Orthothecium chryseon</i> (Schwägr.) Schimp.	25.6	0.52	0.52
<i>Meesia uliginosa</i> Hedw.	25.9	0.49	0.66
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	26.0	0.22	0.61
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Schmp.) Hedenäs	26.1	0.39	0.46
<i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.	26.2	0.32	0.35
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	26.3	0.12	0.61
<i>Cinclidium arcticum</i> (Bruch et Schimp.) Schimp.	26.4	0.72	0.72
<i>Philonotis tomentella</i> Molendo	26.5	0.43	0.62
<i>Bryum cryophilum</i> Mårtensson	26.9	0.21	0.61
<i>Scorpidium cossoni</i> (Schimp.) Hedenäs	27.3	0.40	0.38
<i>Sarmentypnum exannulatum</i> (Bruch, Schimp. et Gümmbel) Hedenäs	27.4	0.23	0.55
<i>Sphagnum fimbriatum</i> Wilson	27.6	0.42	0.54
<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	27.7	0.25	0.59
<i>Meesia triquetra</i> (L. ex Lolycl.) Ångstr.	27.9	0.41	0.55
<i>Scorpidium revolvens</i> (Sw. ex anon.) Rubers	28.1	0.70	0.49
<i>Drepanocladus sendtneri</i> (Schimp. ex H. Müll) Warnst	29.0	0.33	0.36
<i>Sarmentypnum sarmentosum</i> (Wahlenb.) Tuom. et T.J. Kop.	29.2	0.30	0.29

Примечание. В столбцах приведены статистические параметры: X_i — средневзвешенная напряженность фактора, η_x^2 — сила влияния фактора, H_i — эвриотопность вида.

Note. Statistical parameters given in the columns: X_j — weighted average intensity of the factor, η_x^2 — strength of the factor influence, H_i — eurytopicity of the species.

соответственно) (рис. 3b). Особенно характерны такие совпадения для области гигротопов: здесь сразу 3 вида — *Sphagnum fimbriatum*, *Scorpidium revolvens*, *Drepanocladus sendtneri* — имеют распределение с пиком, соответствующим 27–29 баллам ($X_i = 27.6, 28.2, 29.0$ соответственно) (рис. 3f).

Положение оптимума вида на шкале почвенного увлажнения позволило установить 7 групп видов по признаку их отношения к этому фактору:

1. Ксеротопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 2.3–5.6$, $\eta_x^2 = 0.22–0.71$, $H_i = 0.42–0.66$): *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*³, *Roaldia revoluta*, *Buckia vaucheri*, *Syntrichia ruralis*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Lewinskya speciosa* (рис. 3a).⁴

2. Мезо-ксеротопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 6.3–8.7$, $\eta_x^2 = 0.15–0.70$, $H_i = 0.60–0.73$): *Polytrichum hyperboreum*, *Hypnum cupressiforme*, *Pogonatum urnigerum*, *Bartramia pomiformis*, *Encalypta rhaptocarpa*, *Abietinella abietina*, *Pohlia cruda*, *Niphotrichum canescens*, *Polytrichum piliferum* (рис. 3a).

3. Ксеро-мезотопы со средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 9.8–11.1$, $\eta_x^2 = 0.16–0.59$, $H_i = 0.69–0.71$): *Dicranum acutifolium*, *Ceratodon purpureus*, *Tortella fragilis* (рис. 3b).

4. Мезотопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 11.5–18.8$, $\eta_x^2 = 0.19–0.75$, $H_i = 0.51–0.73$): *Dicranum groenlandicum*, *Polytrichum juniperinum*, *Bucklandiella microcarpa*, *Sphagnum girgensohnii*, *Aquilonium plicatulum*, *Conostomum tetragonum*, *Dicranum flexicaule*, *Stereodon subimponens*, *Polytrichum strictum*, *Hymenoloma crispulum*, *Dicranum fuscescens*, *Tortella tortuosa*, *Campylium bambergeri* (рис. 3c).

5. Гигро-мезотопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 19.1–23.0$, $\eta_x^2 = 0.16–0.78$, $H_i = 0.42–0.73$): *Stereodon holmenii*, *Dicranum laevidens*, *Andreaea rupestris* var. *sparsifolia*, *Polytrichum jensenii*, *Aulacomnium acuminatum*, *Rhizomnium andrewsianum*, *Brideliella wahlenbergii*, *Sphagnum warnstorffii*, *Fissidens osmundoides* (рис. 3d).

6. Мезо-гигротопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 23.1–25.9$, $\eta_x^2 = 0.12–0.71$, $H_i = 0.49–0.73$): *Sphagnum lenense*, *Dicranum laevidens*, *Sphagnum russowii*, *S. rubellum*, *Campylium stellatum*, *Loeskytnum badium*, *Scorpidium*

scorpioides, *Sphagnum squarrosum*, *Brachythecium turgidum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Sphagnum platyphylum*, *Brachythecium cirrosum*, *Orthothecium chryseon*, *Meesia uliginosa* (рис. 3e).

7. Гигротопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 26.0–29.2$, $\eta_x^2 = 0.12–0.72$, $H_i = 0.29–0.72$): *Sphagnum subsecundum*, *Drepanocladus polygamus*, *Paludella squarrosa*, *Sphagnum teres*, *Cinclidium arcticum*, *Philonotis tomentella*, *Bryum cryophilum*, *Scorpidium cossonii*, *Sarmen typnum exannulatum*, *Sphagnum fimbriatum*, *Calliergon giganteum*, *Meesia triquetra*, *Scorpidium revolvens*, *Drepanocladus sendtneri*, *Sarmen typnum sarmentosum* (рис. 3f).

Минимальное расстояние между оптимумами экологической амплитуды на градиенте почвенного увлажнения — в группе ксеро-мезотопов (0.76 ± 0.15), максимальное — мезотопов (2.63 ± 0.20), промежуточное положение занимают группы, приуроченные к полюсам экологического градиента: ксеротопы (1.39 ± 0.32) и гигротопы (1.27 ± 0.08) (рис. 4).

На градиенте увеличения среднего суммарного проективного покрытия мхов от местообитаний наиболее сухих к наиболее влажным крайнее левое положение занимают бриоценоциты 2 и 1. Проективное покрытие мхов в соответствующих местообитаниях (Co и Sf) составляет 18 и 19% (рис. 5). Наибольшие величины этого показателя — в бриоценоцитах 12 и 9 (местообитания Sl и Cs) — 62 и 64% соответственно. Намечаются 2 группы бриоценоцитов с промежуточными величинами проективного покрытия: группа, состоящая из бриоценоцитов 3, 4 и 5 (варьирование показателя — в диапазоне 31–36%), и вторая группа, включающая 4 бриоценоцита — 6, 8, 10, 11 (величина показателя изменяется от 43 до 47%). Первая из этих групп отвечает относительно сухим условиям, часто — при крутизне склона, превышающем 15° (Cr, Es, Dp), вторая характерна для условий интенсивного снегонакопления и пластового стока в период снеготаяния (местообитания Ct, Sp и частично — Ev), с высокой нормой снегонакопления, или зональных позиций (Ld). Максимальный размах варьирования проективного покрытия мхов отмечен для бриоценоцита 11 (для участков с долго лежащим снегом — Sp), минимальный — для бриоценоцита 7 (на местообитании, соответствующем одному из зональных типов — Cl).

б) высота над уровнем моря

Изменение проективного покрытия с высотой варьирует в зависимости от экспозиции склона. Преобладающая тенденция — монотонное уменьшение проективного покрытия, которое заметно на склонах северо-восточной, восточной, северо-западной, западной и южной экспозиций (на

³ Перечисление видов групп здесь и далее дано по возрастанию величины X_i .

The enumeration of the types of groups here and further is given in ascending order of magnitude X_i .

⁴ На диаграммах помещены только распределения видов, проективное покрытие которых хотя бы в одном из пиков превышает величину 1.0%.

The diagrams show only distributions of species whose percentage cover value exceeds 1.0% in at least one of the peaks.

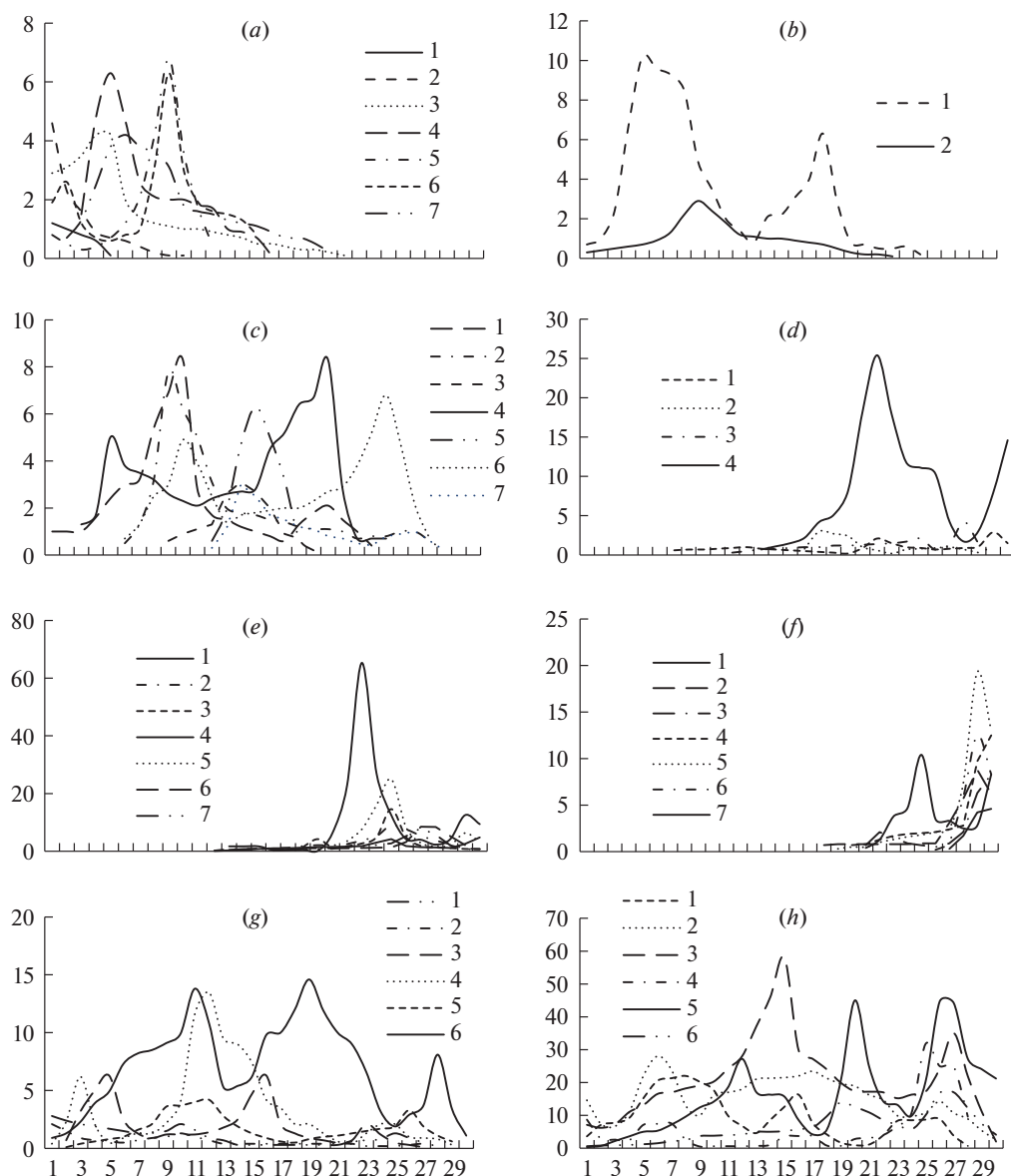


Рис. 3. Экоклины видов на градиенте фактора почвенного увлажнения: ксеротопов и мезо-ксеротопов (1 – *Roaldia revoluta*, 2 – *Syntrichia ruralis*, 3 – *Polytrichum hyperboreum*, 4 – *Bartramia pomiformis*, 5 – *Encalypta raptocarpa*, 6 – *Abietinella abietina*, 7 – *Polytrichum piliferum*) (a); ксеро-мезотопов (1 – *Polytrichastrum alpinum*, 2 – *Timmia austriaca*) (b); мезотопов (1 – *Dicranum groenlandicum*, 2 – *Polytrichum juniperinum*, 3 – *Bucklandiella microcarpa*, 4 – *Sphagnum girgensohnii*, 5 – *Dicranum flexicaule*, 6 – *Dicranum fuscescens*, 7 – *Tortella tortuosa*) (c); гиетро-мезотопов (1 – *Polytrichum jensenii*, 2 – *Aulacomnium acuminatum*, 3 – *Rhizomnium andrewsianum*, 4 – *Sphagnum warnstorffii*) (d); мезо-гигротопов (1 – *Sphagnum lenense*, 2 – *Dicranum laevigens*, 3 – *Sphagnum rubellum*, 4 – *Campylium stellatum*, 5 – *Sphagnum squarrosum*, 6 – *Brachythecium turgidum*, 7 – *Bryum pseudotriquetrum*) (e); гигротопов (1 – *Sphagnum teres*, 2 – *Cinclidium arcticum*, 3 – *Sphagnum fimbriatum*, 4 – *Calliergon giganteum*, 5 – *Scorpidium revolvens*, 6 – *Drepanocladus sendtneri*, 7 – *Sarmentypnum sarmentosum*) (f); видов с широкой экологической амплитудой: с проективным покрытием не более 15% (1 – *Polytrichastrum alpinum*, 2 – *Timmia austriaca*, 3 – *Dicranum spadicum*, 4 – *Racomitrium lanuginosum*, 5 – *Flexitrichum flexicaule*, 6 – *Dicranum elongatum*) (g), с проективным покрытием более 15% (1 – *Rhytidium rugosum*, 2 – *Aulacomnium turgidum*, 3 – *Hylocomium splendens*, 4 – *Sanionia uncinata*, 5 – *Tomentypnum nitens*, 6 – *Aulacomnium palustre*) (h). По оси ординат – проективное покрытие мхов, % (a–h), по оси абсцисс – баллы шкалы увлажнения (a–h).

Fig. 3. Ecoclines of species on the gradient of the soil moisture factor: a – xerotopes and meso-xerotopes (1 – *Roaldia revoluta*, 2 – *Syntrichia ruralis*, 3 – *Polytrichum hyperboreum*, 4 – *Bartramia pomiformis*, 5 – *Encalypta raptocarpa*, 6 – *Abietinella abietina*, 7 – *Polytrichum piliferum*); b – xero-mesotopes (1 – *Polytrichastrum alpinum*, 2 – *Timmia austriaca*); c – mesotopes (1 – *Dicranum groenlandicum*, 2 – *Polytrichum juniperinum*, 3 – *Bucklandiella microcarpa*, 4 – *Sphagnum girgensohnii*, 5 – *Dicranum flexicaule*, 6 – *Dicranum fuscescens*, 7 – *Tortella tortuosa*); d – hygro-mesotopes (1 – *Polytrichum jensenii*, 2 – *Aulacomnium acuminatum*, 3 – *Rhizomnium andrewsianum*, 4 – *Sphagnum warnstorffii*); e – meso-hygrotopes (1 – *Sphagnum lenense*, 2 – *Dicranum laevigens*, 3 – *Sphagnum rubellum*, 4 – *Campylium stellatum*, 5 – *Sphagnum squarrosum*, 6 – *Brachythecium turgidum*, 7 – *Bryum pseudotriquetrum*); f – hygrotopes (1 – *Sphagnum teres*, 2 – *Cinclidium arcticum*, 3 – *Sphagnum fimbriatum*, 4 – *Calliergon giganteum*, 5 – *Scorpidium revolvens*, 6 – *Drepanocladus sendtneri*, 7 – *Sarmentypnum sarmentosum*); g – species with a wide ecological amplitude: with a cover of under 15% (1 – *Polytrichastrum alpinum*, 2 – *Timmia austriaca*, 3 – *Dicranum spadicum*, 4 – *Racomitrium lanuginosum*, 5 – *Flexitrichum flexicaule*, 6 – *Dicranum elongatum*), h – with a cover over 15% (1 – *Rhytidium rugosum*, 2 – *Aulacomnium turgidum*, 3 – *Hylocomium splendens*, 4 – *Sanionia uncinata*, 5 – *Tomentypnum nitens*, 6 – *Aulacomnium palustre*). Y-axis – percent cover value of mosses, % (a–h), X-axis – grades of the moisture scale (a–h).

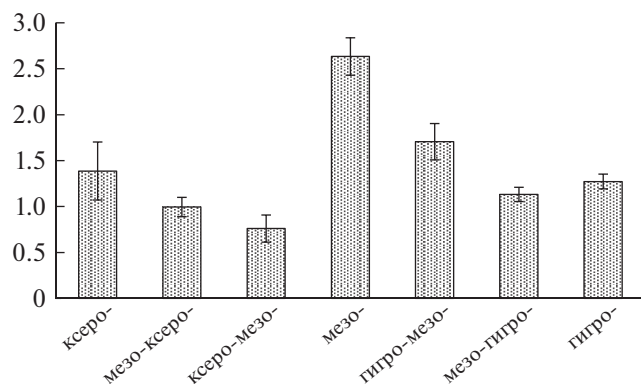


Рис. 4. Среднее расстояние между оптимумами экологической амплитуды (экологическими центрами) в разных группах видов на градиенте почвенного увлажнения. По оси ординат — расстояние между экологическими центрами, по оси абсцисс — группы видов по отношению к фактору почвенного увлажнения. Приведена стандартная ошибка.

Fig. 4. Average distance between the optima of ecological amplitude (ecological centers) in different groups of species on the gradient of soil moisture. Y-axis — distance between ecological centers, X-axis — groups of species in relation to the soil moisture factor. The standard error is given.

диаграммах эта тенденция отражена с помощью полиномиальной, степенной и логарифмической функций). Эта тенденция может быть выражена или более резко, или менее резко. Так, на склонах северо-западной экспозиции суммарное проективное покрытие мхов довольно резко уменьшается — от 40–60% на высоте 300 м до 20% — на высоте 400 м (рис. 6с), на склонах восточной — от 60–70% на высоте 250 м до 25% на высоте 350 м (рис. 6d), западной — от 40% на высоте 300 м до 10% — 450 м (рис. 6e). Более равномерная тенденция (полиномиальная функция) уменьшения проективного покрытия мхов с высотой — на склонах южной экспозиции (рис. 6g), где она прослеживается до высоты 430 м, а также — северо-восточной (до высоты 360 м) (экспоненциальная функция, рис. 6b). В одном случае намечается точка перелома кривой на диаграмме, до которой проективное покрытие возрастает, а затем резко падает. Такой перелом тенденции изменения числа видов на противоположную заметен на склонах северной (рис. 6a) экспозиции (полиномиальная функция). Здесь проективное покрытие увеличивается до 60% на высоте 400 м, после чего следует резкое падение показателя до 5–15% (на высоте 560–600 м). Тенденция (полиномиальная функция) увеличения проективного покрытия на всем высотном профиле выражена только на склонах юго-западной экспозиции (рис. 6h), причина чего — выпадение площадок с низкими величинами проективного покрытия (до 20%), хотя величины этого показателя, дости-

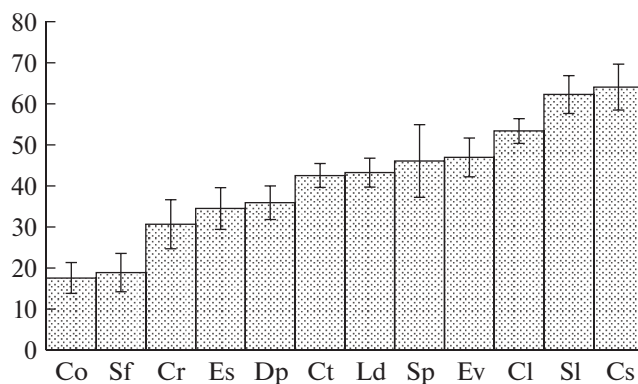


Рис. 5. Среднее суммарное проективное покрытие мхов в разных типах местообитаний. По оси ординат — суммарное проективное покрытие мхов, %; по оси абсцисс — типы местообитаний. Приведена стандартная ошибка.

Fig. 5. Average total percent cover value of mosses in different types of habitats. Y-axis — total percent cover value of mosses, %; X-axis — types of habitats. The standard error is given.

гающие 80%, есть не только на высотах 420–430 м, но и 250 м.

в) экспозиция склона

В высотном диапазоне 230–300 м наибольшая величина суммарного проективного покрытия мхов отмечена на склонах юго-восточной (77%), несколько меньше эти значения — на склонах северо-восточной (69%) и восточной (67%) экспозиций (рис. 7). Минимальное значение этого показателя — на юго-западных склонах (27%), причем, оно довольно далеко отстоит от ближайшего к нему по величине показателя — 43%, отмеченного на западных склонах. На высотах 305–350 м максимальная величина проективного покрытия мхов смещается на северо-восточные склоны (57%), а минимальная (19%) — на западные. Гипсометрически выше (355–400 м) наиболее высокое проективное покрытие мхов зафиксировано на склонах юго-восточной и северной экспозиций (55 и 52%), самое низкое — 19% — северо-восточной. В последнем высотном диапазоне — >400 м — наибольшая величина показателя — 52% — отмечена для склонов юго-западной экспозиции, а наименьшая — 5% — западной. Только для склонов трех экспозиций — северо-восточной, северо-западной и восточной — прослежена тенденция уменьшения проективного покрытия с высотой. Наиболее интенсивно такое изменение заметно на склонах восточной экспозиции, где перепад значений составляет 54% на высотный диапазон 230–400 м, близкий интервал значений — на склонах северо-восточной экспозиции — 50%. В случаях северной, западной, юго-восточной и южной экспозиций также проявляется тенденция уменьшения проективного покрытия мхов с высотой, но она нарушается в высотном диапазоне

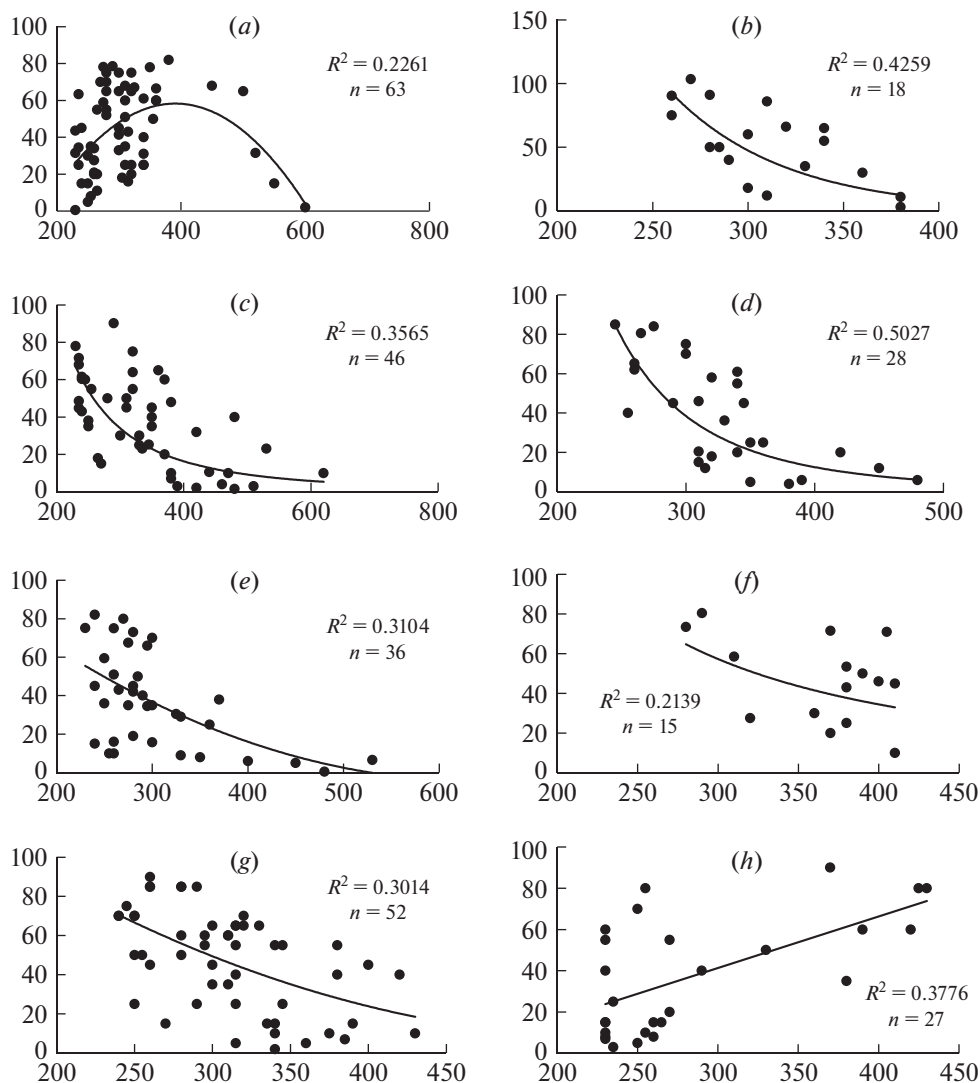


Рис. 6. Зависимость между суммарным проективным покрытием мхов и высотой над уровнем моря на склонах разной экспозиции, м: северной (a), северо-восточной (b), северо-западной (c), восточной (d), западной (e), юго-восточной (f), южной (g), юго-западной (h). По оси ординат – проективное покрытие, % (a–h), по оси абсцисс – высота над уровнем моря, м (a–h).

Fig. 6. The relationship between the total percent cover value of mosses and the height above sea level on the slopes of different exposures, m: northern (a), north-eastern (b), north-western (c), eastern (d), western (e), south-eastern (f), southern (g), south-western (h). Y-axis – percent cover value, % (a–h), X-axis – altitude above the sea level, m (a–h).

355–400 м. Здесь проективное покрытие увеличивается, что особенно заметно на склонах северной экспозиции, где величина показателя превышает таковую высотного диапазона 230–300 м. Обратная отмеченным выше тенденция – увеличение проективного покрытия – есть только на юго-западных склонах. Здесь такая тенденция нарушается в диапазоне 305–350 м, где величина показателя резко увеличивается до 49%.

Наибольшие величины разброса значений проективного покрытия мхов (стандартная ошибка на рис. 7) отмечены для высот более 350 м: такая тенденция проявляется на склонах северной,

юго-восточной и юго-западной экспозиций, для более низких уровней (305–350 м) величина стандартной ошибки максимальна на склонах северо-восточной и юго-восточной экспозиций.

г) уклон (крутизна) склона

Изменение проективного покрытия мхов при увеличении крутизны склона прослежено с помощью линейной функции (рис. 8a–h). Наибольшая интенсивность уменьшения суммарного проективного покрытия мхов отмечена на склонах восточной экспозиции ($b_1 = -2.76$, рис. 8d). Здесь величина этого показателя приближается к нулю при крутизне склона, равной 25° . Менее

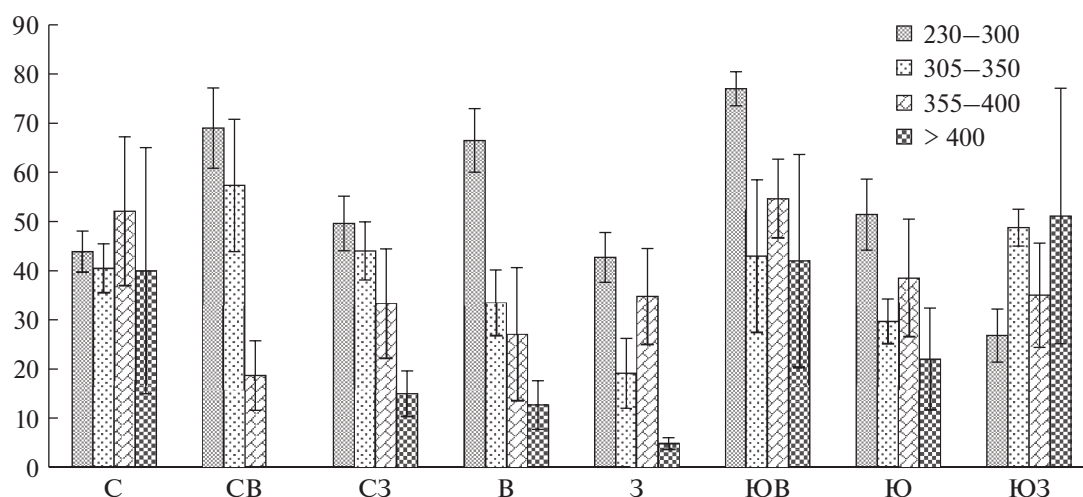


Рис. 7. Среднее суммарное проективное покрытие мхов на склонах разной экспозиции в нескольких высотных диапазонах. По оси ординат – суммарное проективное покрытие мхов, %, по оси абсцисс – экспозиция склона (C–СВ–СЗ–В–З–ЮВ–Ю–ЮЗ), высотные диапазоны, м. Приведена стандартная ошибка.

Fig. 7. Average total percent cover value of mosses on the slopes of different exposures in several altitude ranges. Y-axis – total cover value of mosses, %, X-axis – slope exposure (N–NE–NW–E–W–SE–S–SW), altitude ranges, m. The standard error is given.

всего выражена интенсивность уменьшения величины проективного покрытия мхов на склонах северной экспозиции ($b_1 = -0.72$, рис. 8a). На остальных склонах показатель b_1 имеет промежуточные значения: он несколько больше на склонах южной и западной экспозиций (-1.92 и -1.42 соответственно: рис. 8g и 8e) и меньше – северо-восточной и северо-западной (-0.83 в обоих случаях: рис. 8b и 8c).

Бриоценоотипы в экологическом пространстве факторов среды

В экологическом пространстве климатических факторов выделяется 3 группы бриоценоотипов (рис. 9a). Позицию, соответствующую относительно теплым и сухим условиям (A), занимают четыре бриоценоотипа: 2, 3, 4 и 5. В них присутствует со средним и высоким постоянством (III–V) и относительно высоким проективным покрытием (10–45%) *Rhytidium rugosum*. Здесь, на низких высотах (до 340 м), часто – в укрытых от ветров горных долинах, создаются наиболее благоприятные условия для формирования небольших ковров ряда других видов: *Abietinella abietina*, *Dicranum acutifolium*, *D. elongatum*, *Encalypta rhabdocarpa*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Syntrichia ruralis*. Вторая группа (B), приуроченная, как и первая, к низким высотам, характерна для влажных условий; это бриоценоотипы 7–9, 11, 12. При постоянном или периодическом подтоке влаги получают преобладание в моховом покрове (с постоянством II–IV и проективным покрытием 25–45%) *Dicranum laevidens*, *Meesia uliginosa*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. lenense*, *S. warnstorfii*, *Tomentypnum*

nitens. Обособленное положение на диаграмме (правый нижний угол диаграммы) занимает группа C, в которой всего один бриоценоотип – 1. Формирование этой группы происходит в сухих и относительно прохладных условиях (высотный диапазон – 460–480 м). По условиям почвенного увлажнения эта группа занимает примерно такое же положение, как типы 2 и 4. Наиболее характерный вид этого типа – *Racomitrium lanuginosum* (постоянство III, проективное покрытие – до 20%). Переход от бриоценоотипов сухих местообитаний к влажным сопровождается уменьшением амплитуды размаха (стандартной ошибки) по фактору почвенного увлажнения: на сухих местообитаниях варьирование величины проективного покрытия мхов больше, чем на влажных (линейная зависимость ($R^2 = 0.5581$): рис. 10a).

Вне указанных групп остаются еще 2 бриоценоотипа – 6 и 10. Первый из них занимает положение между группами A и B. Местообитания этого типа близки по своим параметрам к плакорным (суглинистые участки с пологой наклонной поверхностью), в бриоценоотипе нет видов, которые бы выделялись среди других групп по величине постоянства и проективного покрытия. Тип 10 занимает позицию между группами A и C, но значительно ближе к первой. В условиях хорошего снегового укрытия этот бриоценоотип довольно далеко отстоит от типа 11, занимающего местообитания с высокой нормой снегонакопления. Так же, как и в бриоценоотипе 6, здесь нет видов, которые выделялись бы на фоне других типов по величине постоянства и проективного покрытия.

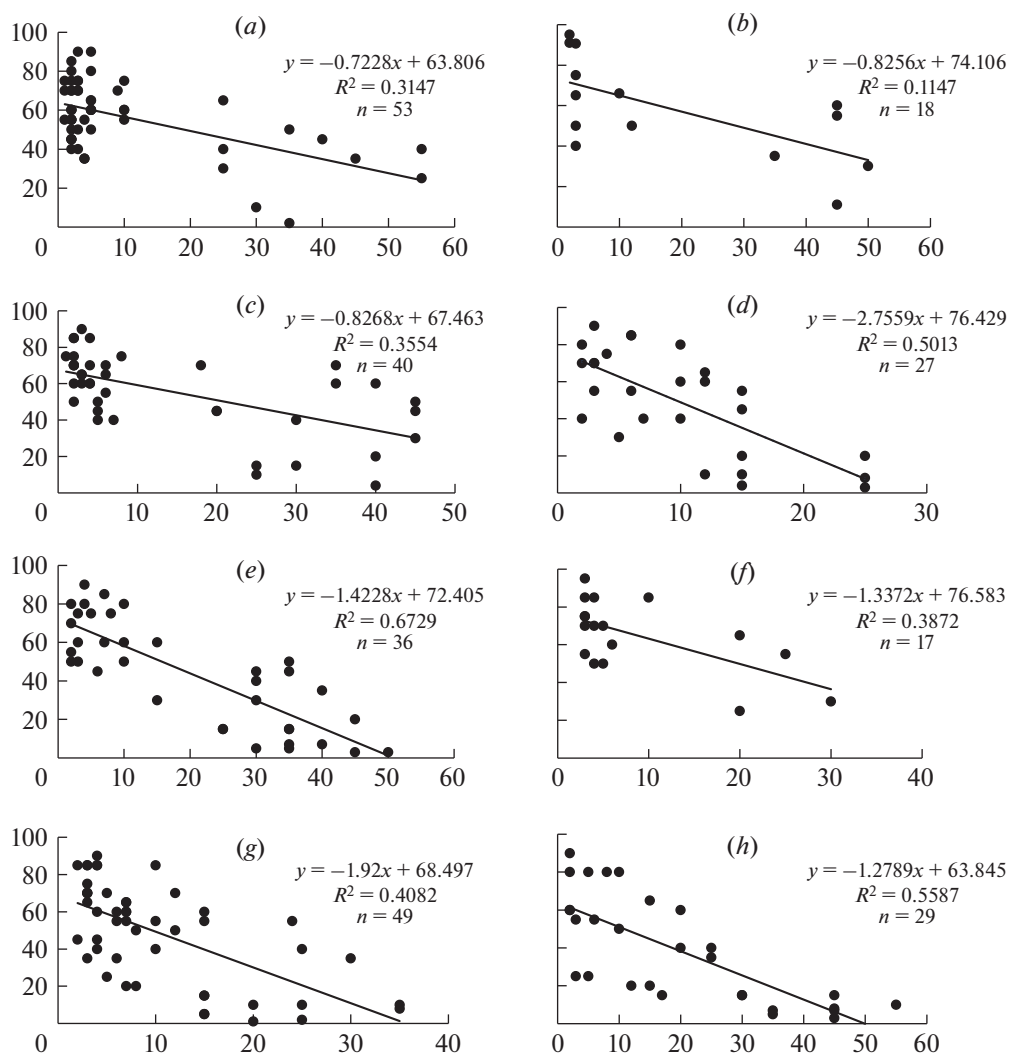


Рис. 8. Зависимость между суммарным проективным покрытием мхов и крутизной поверхности на склонах разной экспозиции: северной (а), северо-восточной (б), северо-западной (с), восточной (д), западной (е), юго-восточной (ф), южной (г), юго-западной (h). По оси ординат – проективное покрытие мхов, % (а–h), по оси абсцисс – крутизна склона, град (а–h).

Fig. 8. Relationship between the total percent cover value of mosses and the surface steepness on the slopes of different exposures: northern (a), north-eastern (b), north-western (c), eastern (d), western (e), south-eastern (f), southern (g), south-western (h). Y-axis – value of the percent cover of mosses, % (a–h), X-axis – slope steepness, degrees (a–h).

В пространстве климатического (экспозиция склона) и геоморфологического (крутизна склона) факторов также выделяется 3 группы (рис. 9b). Первая группа бриоценоотипов – А (1, 3, 4, 5) – занимает на диаграмме позицию, соответствующую промежуточным по теплообеспеченности (восточным, западным, юго-восточным) и существенно более крутым (от 12 до 24°) склонам. Для местообитаний этой группы характерна большая амплитуда уклона склона, достигающая 7° в местообитаниях бриоценоотипов 1 и 3. С увеличением крутизны склона увеличивается и амплитуда варьирования суммарного проективного покрытия мхов, что получило отражение в линейной за-

висимости ($R^2 = 0.9369$) (рис. 10b). Вторая группа бриоценоотипов (В) включает 5 бриоценоотипов (7–12) и приурочена к наиболее пологим (2–5°) склонам западных, северо-западных, северо-восточных и восточных экспозиций. Во всех местообитаниях данной группы близко к поверхности залегает мерзлота, поэтому надмерзлотный горизонт здесь – наиболее холодный. У всех бриоценоотипов этой группы – довольно большое варьирование по фактору экспозиции склона. Так, бриоценоотип 11 имеет подобную амплитуду, составляющую почти 2 единицы условной шкалы (от 2 до 4): он активно формируется на склонах от северо-западной до восточной (минуя строго се-

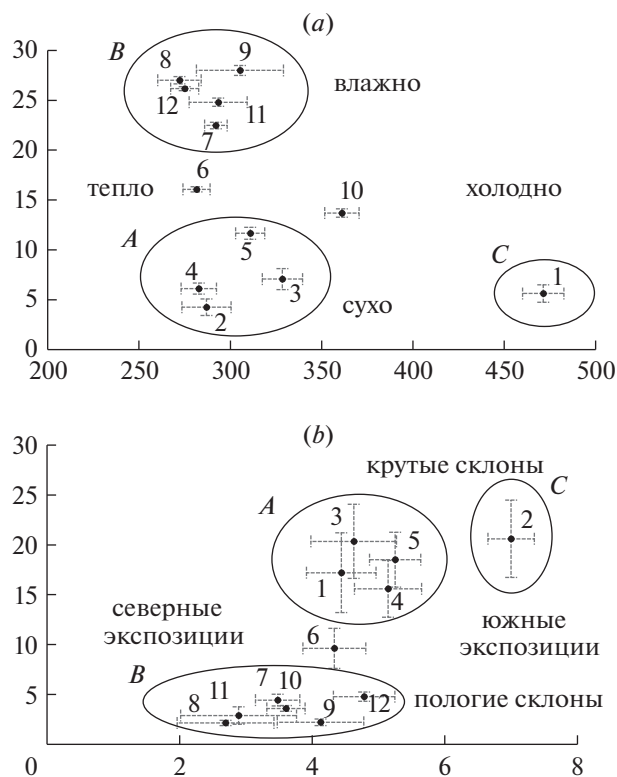


Рис. 9. Бриоценоотипы в пространстве параметров среды. По оси ординат — почвенное увлажнение (баллы шкалы) (a), угол уклона склона, град. (b), по оси абсцисс — высота над уровнем моря, м (a), экспозиция (баллы шкалы) (b). Цифры на обеих диаграммах — номера бриоценоотипов, А, В, С — обозначения групп (см. в тексте). Баллы оси абсцисс на рис 9b соответствуют следующим экспозициям: 1 — С, 2 — СВ, 3 — СЗ, 4 — В, 5 — З, 6 — ЮВ, 7 — Ю, 8 — ЮЗ. Приведена стандартная ошибка.

Fig. 9. Bryocenotypes in the space of environmental parameters. Y-axis — soil moisture (scale grades) (a), slope angle, degrees (b), X-axis — altitude above sea level, m (a), exposure (scale grades) (b). The numbers on both diagrams are the numbers of bryocenotypes, A, B, C — group designations (see the text). The grades on the X-axis in Fig. 9b correspond to the following exposures: 1 — C, 2 — SW, 3 — NW, 4 — E, 5 — W, 6 — SE, 7 — S, 8 — SW. The standard error is given.

верную) экспозиций. Несколько меньше (около 1 балла) амплитуда по экспозиционному фактору — у бриоценоотипов 8 и 9, где моховые ковры обычны для условий слабого пластового стока при небольшой крутизне склона. Обращает на себя внимание крайне малая величина стандартной ошибки по этому признаку, не превышающая 1°. Крайне правое положение на диаграмме занимает группа С, в состав которой входит только один бриоценоотип — 2. Местообитания его — наиболее теплые склоны южной и юго-западной экспозиций (7 и 8 по шкале экспозиций склона) и, в то же время, — достаточно крутые (среднее значение — 20°). Здесь крутизна склона значительно варьирует от

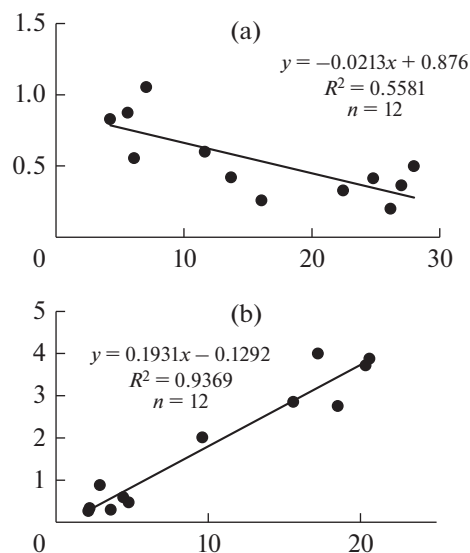


Рис. 10. Зависимость ошибки среднего значения проективного покрытия мхов от величины параметров местообитания. По оси ординат — ошибка среднего (a, b), по оси абсцисс — шкала почвенного увлажнения (слева направо — по увеличению степени увлажнения), баллы (a), крутизна склона, град. (b).

Fig. 10. Dependence of the error of the mean value of the moss percent cover value on the habitat parameters. Y-axis — mean error (a, b), X-axis — scale of soil moisture (from left to right — by the increasing degree of moisture), grades (a), slope steepness, degrees (b).

носителем среднего (16–25°), что соответствует тенденции увеличения амплитуды этого показателя при общем увеличении угла уклона склона. Промежуточное положение между группами А и В занимает бриоценоотип 6. Местообитания этого типа — средние по теплообеспеченности (балл 4.3 — восточно-западные экспозиции) и с относительно небольшими величинами уклона склона (9–10°), что соответствует их положению на позициях, близких к зональным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использованные в данной работе регрессии разного вида (линейная, степенная, полиномиальная, логарифмическая и экспоненциальная) позволили выявить основные зависимости между факторами абиотической среды, такими, как высота над уровнем моря, экспозиция и уклон склона, и параметрами мхов в тундровых сообществах (число видов, суммарное проективное покрытие). Наиболее общая тенденция, которая прослеживается на склонах разной экспозиции — уменьшение числа видов при увеличении абсолютной высоты. Та же тенденция проявляется и для показателя суммарного проективного покрытия мхов. Этот показатель уменьшается и при увеличении угла уклона склона. Уменьшение значе-

ний этих двух показателей при увеличении абсолютной высоты и крутизны склона связано, с одной стороны, с уменьшением летних температур по мере подъема в горы, а с другой — с увеличением степени нестабильности субстрата на больших высотах. Здесь, при крутизне склонов, часто достигающей 40–45°, преобладают движущиеся осыпи, часто плащеобразно облегающие склоны. Существенное значение для мхов имеет фактор экспозиции склона: помимо изменения теплообеспеченности склонов разных экспозиций значительный вклад в величины проективного покрытия вносит экспозиция склонов по отношению к господствующим ветрам. Зимой происходит ветровое перераспределение снега, в результате чего на участках интенсивного снегонакопления формируется моховый покров, существенно отличающийся по видовому составу от такового на соседних участках. Кроме того, значительно различается режим увлажнения участков с высоким и низким снежным покровом, что влияет как на видовой состав, так и на проективное покрытие мхов. Для экоклин видов по фактору почвенного увлажнения была выявлена двух-, а в некоторых случаях — и трехвершинность распределения, что является, по всей видимости, результатом сильного влияния других факторов, таких, как нивальность и гранулометрический состав грунтов. Многие виды имеют достаточно широкую амплитуду по фактору почвенного увлажнения: эти виды осваивают большинство местообитаний района и часто составляют основу мохового яруса тундровых сообществ. Установленные зависимости позволили построить ординационные схемы, где разные бриоценоотипы были распределены в пространстве климатических (абсолютная высота, увлажнение верхних горизонтов грунтов) и климато-орографических (экспозиция склонов по странам света, угол уклона склона) факторов. Бриоценоотипы в пространстве этих факторов образовали несколько отчетливых групп, отражающих различия в тепло- и влагообеспеченности, а также — стабильности грунтов на склонах. Более подробный анализ полученных зависимостей будет предложен в третьем, заключительном сообщении данной серии статей.

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

- 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 Rhabdoweisiaceae (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. 1. М. 548 с.
- 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., Zhelezanova 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., Беднарек-Охыра Х., Афонина О.М., Курбатова Л.Е., Чернядьева И.В., Черданцева В.Я. 2017. Флора мхов России. Том 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. Том 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. Том 5. Hypopterygiales — Hypnales (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. Том 6. Hypnales (Calliergonaceae — Amblystegiaceae). М. 472 с.
- [Ipatov, Kirikova] Ипатов В.С., Кирикова Л.А. 1997. Фитоценология. СПб. 316 с.
- [Ipatov, Kirikova, Samoilov] Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Самойлов Ю.И. 1974. Некоторые методические аспекты построения экологических амплитуд видов. — *Экология*. 1: 13–23.
- [Kholod, Afonina] Холод С.С., Афонина О.М. 2023. Мхи западной части Чукотского нагорья. 1. Распределение по типам местообитаний и их активность. — *Бот. журн.* 108(3): 3–29. EDN: VQBQJC
<https://doi.org/10.31857/S0006813623030055>
- 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>
- [Mirkin, Naumova] Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 488 с.

- [Ramenskii] Раменский Л.Г. 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 335 с.
- Sekretareva N.A. 2004. Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories. Moscow. 131 p.
- [Sobolev] Соболев Л.Н. 1978. Методика эколого-типологического исследования земель. Фрунзе. 112 с.
- 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.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1972. Количественные методы изучения структуры растительности. — Итоги науки и техники. Серия “Ботаника”. 1: 7–83.

Mosses of the Western Part of the Chukchi Highlands. 2. Number of Species and Cover on Gradients of Environmental Factors

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

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

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

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

Based on geobotanical studies conducted in the summer of 1989 in the western part of the Chukchi Highlands, it was found that the number of moss species varies depending on the altitude, slope exposure and angle. Taking into account samples of different volumes for different parameters, the following dependencies were revealed: the largest number of species (35) was noted in the altitude range of 250–300 m, the smallest (14) — for the altitudes above 400 m; the slopes of the northern exposure are characterized by the largest number of species (22), the south-eastern and north-western ones — by the smallest number (18); a decreasing tendency in the number of species manifests itself with an increase in the slope angle: on gentle slopes (up to 5°) there are 37 species, while on steep ones (more than 25°) their number decreases to 23. Based on the position of the species optimum on the scale of soil moisture, 7 groups of species were distinguished: xerotopes, mesoxerotopes, xeromesotopes, mesotopes, hygromesotopes, mesohygrotopes, hygrotopes. The total percent cover value of mosses varies differently on the slopes of different exposures (on gravelly-fine-stony substrates): on the northern slopes it increases to an altitude of 400 m, then decreases sharply; on the south-western slopes it only increases to an altitude of 450 m, on all the other slopes it monotonously decreases from an altitude of 230–250 m to 370–600 m. At different altitude levels, the maximum of the total percent cover value of

mosses is also related to the slope exposure: in the lower altitude range, it is confined to the south-eastern slopes, in the medium altitudes, it shifts to the north-eastern slopes, and in the uppermost range to the south-western ones. With an increase in the slope steepness, the total percent cover value of mosses decreases on the slopes of all exposures, with the greatest intensity being on the eastern slopes.

Keywords: mosses, number of species, percent cover value, scale of soil moisture, groups of species, altitude above sea level, slope exposure, slope steepness, Chukchi Highlands

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the state task according to the thematic plan of the BIN RAS on the topics “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

- 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 Rhabdoweisiaceae (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. Kn. 1. [Geology of the USSR. Vol. XXX. Geological description. Book 1]. Moscow. 548 p. (In Russ.).
- 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 khov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. V. 2. Oedipodiales — Grimmiales. Moscow. 560 p. (In Russ.).
- 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 mhov 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 mhov 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]. Saint-Petersburg. 316 p. (In Russ.).
- Ipatov V.S., Kirikova L.A., Samoilov Y.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., Afonina O.M. 2023. Mosses of the western part of the Chukchi Highlands. 1. Distribution by habitat types and their activity. – Bot. Zhurn. 108(3): 3–29. <https://doi.org/10.31857/S0006813623030055>, EDN: VQBQJC
- 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>
- 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.).
- Ramenskii L.G. 1971. Isbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitelnogo pokrova [Selected works. Problems and methods of studying vegetation cover]. Leningrad. 335 p. (In Russ.).
- Sekretareva N.A. 2004. Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories. Moscow. 131 p. (In Russ.).
- Sobolev L.N. 1978. Metodika ekologo-tipologicheskogo issledovaniya zemel. [Methodology of ecological and typological research of lands]. Frunze. 112 p. (In Russ.).
- 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.
- 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.).