

МХИ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧУКОТСКОГО НАГОРЬЯ.

3. ВЗАИМОЗАВИСИМОСТЬ ПРОЕКТИВНОГО ПОКРЫТИЯ МХОВ И СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

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

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

*e-mail: sergeikhodod@yandex.ru

**e-mail: stereodon@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.03.2023 г.

После доработки 17.04.2023 г.

Принята к публикации 18.04.2023 г.

В предыдущих публикациях (Kholod, Afonina, 2023 *a, b*) рассматривались зависимости числа видов и проективного покрытия мхов в западной части Чукотского нагорья от ряда абиотических факторов. В данной статье обсуждается взаимозависимость проективного покрытия мхов и сосудистых растений на этой территории. На склонах большинства экспозиций увеличение проективного покрытия сосудистых растений до величины 65–75% сопровождается увеличением проективного покрытия мхов (до 40–70%), которое при дальнейшем увеличении проективного покрытия сосудистых растений уменьшается. Две группы бриоценофитов, из которых одна формируется на сухих, относительно крутых склонах южных и западных экспозиций с быстро сходящим снегом, другая — на влажных, многоснежных пологих склонах северных и восточных экспозиций, характеризуют два типа природных обстановок плейстоцен-голоцена: похолодания с активным промерзанием рыхлых толщ склонов и потепления с интенсивным таянием мерзлоты и активизацией склоновых процессов. Линейная зависимость между величинами проективного покрытия сосудистых растений и мхов — с одной стороны, и площадью незадернованного грунта — с другой, рассмотрена как модель освоения мхами грунтов при переходе от холодных климатических эпох к теплым. В такие переходные эпохи преимущество в проективном покрытии на начальном этапе имеют сосудистые растения, затем, при нарастании мхов, возрастание проективного покрытия сосудистых растений замедляется, в чем проявляется регулирующее влияние мхов через наличие доступной воды и ряд других параметров.

Ключевые слова: мхи, сосудистые растения, проективное покрытие, незадернованный грунт, природные обстановки, плейстоцен-голоцен, Чукотское нагорье

DOI: 10.31857/S0006813623050058, **EDN:** YYTVIJ

В предыдущих публикациях (Kholod, Afonina, 2023 *a, b*) были предложены зависимости числа видов и проективного покрытия мхов от ряда абиотических факторов. Здесь мы рассматриваем взаимозависимость проективного покрытия мхов и сосудистых растений, в частности, на фоне изменения доли незадернованных грунтов. В заключительной части работы обсуждаются выявленные закономерности и предлагается модель (реконструкция) процесса освоения мхами элементов горного рельефа исследованной территории в условиях перехода от холодных климатических эпох к теплым.

В данном сообщении при построении зависимостей использованы функции разного вида: линейная, степенная, полиномиальная, экспоненциальная. При реконструкции природных обстановок

плейстоцен-голоцена использовано представление о бриоценофитах — наборах видов мхов, приписанных одному типу местообитания. Ниже указаны основные виды мхов, диагностирующие тот или иной бриоценофит, и основные характеристики местообитания: 1 — *Racomitrium lanuginosum*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* на горных склонах с движущейся осыпью, террасах на склонах, щебнисто-каменистых; 2 — *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*, *Encalypta raptocarpa*, *Syntrichia ruralis* на хорошо прогреваемых, сухих склонах, относительно закрепленных, в нижнем поясе гор, щебнисто-суглинистых; 3 — *Rhytidium rugosum*, *Dicranum acutifolium*, *D. elongatum* на сухих склонах и террасах в нижнем поясе гор, мелкоземисто-щебнистых; 4 — *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*,

Rhytidium rugosum на плоских вершинах невысоких гряд, краевых частях нагорных террас, мелко-щебнистых, с примесью песка; 5 — *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum acutifolium*, *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum* на склонах или нагорных террасах, слабоувлажненных, щебнисто-суглинистых; 6 — *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, *Dicranum elongatum* на низких горных и надпойменных террасах, нижних, выположенных частях склонов, покатых водоразделах, дренируемых, щебнисто-мелкоземистых; 7 — *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Sphagnum warnstorffii*, *Tomentypnum nitens* на покатых ложбинах склонов, террасах, иногда со слабым пластовым стоком, щебнисто-суглинистых; 8 — *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Hylocomium splendens*, *Sphagnum warnstorffii* на террасах склонов, шлейфах, водоразделах, щебнисто-суглинистых с застойным увлажнением; 9 — *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 — *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum* на верхних частях склонов в нижнем поясе гор, перегибах террас с относительно долго лежащим снегом; 11 — *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens* в тыловых частях террас, нижних частях склонов с долго лежащим снегом; 12 — *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, *Bryum pseudotriquetrum* на покатых склонах, шлейфах с проточным увлажнением, пойменных террасах, с долго лежащим снегом.

Соотношение “сосудистые растения-мхи”
в разных типах местообитаний

Соотношение проективного покрытия мхов и сосудистых растений по типам местообитаний представлено на рис. 1. В типах местообитаний и бриоценотипах 5, 7 и 10 прослеживается положительная монотонная связь между проективным покрытием сосудистых растений и мхов, где увеличение проективного покрытия первых сопровождается увеличением проективного покрытия вторых. В местообитаниях типа 5 (полиномиальная связь: рис. 1a) среди сосудистых растений доминирует *Dryas punctata* с проективным покрытием, достигающим 70%, из других растений покрытие 15% отмечено у ивы *Salix glauca*. Увеличение проективного покрытия указанных видов сопровождается одновременным возрастанием проективного покрытия мхов до 50–55%, которые активно нарастают между шпалерами дриады и побегами ивы. Подобная ситуация отмечена и для типа 10 (степенная связь: рис. 1b), где наряду с дриадой в составе сосудистых растений значительную долю составляют кустарнички *Diapensia obovata*, *Cassi-*

ope tetragona, *Salix tschuktschorum*, а также *Ledum decumbens*. Проективное покрытие кустарничков вместе с *Dryas punctata* здесь достигает 95%, а мхов — 60–70%. Мхи активно поселяются не только между плотно прижатыми к грунту шпалерами *Dryas punctata* и *Diapensia obovata*, но и под теневой защитой полуполегающих или прямостоячих кустарничков *Ledum decumbens*, *Cassiope tetragona*, *Salix tschuktschorum*, которые (особенно два последних) часто приурочены к небольшим западинкам с залеживающимся снегом. Несколько иная ситуация наблюдается в местообитании 7, где в составе сосудистых растений доминирует кочкообразующая осока *Carex lugens* (полиномиальная связь: рис. 1c). Разные части кочки — вершина, боковины разного гипсометрического уровня, а также межкочье — образуют микроместообитания, в каждом из которых происходит нарастание мхов: при увеличении проективного покрытия *Carex lugens* до 40–45% площадь таких микроместообитаний существенно увеличивается. Важное значение в формировании местообитаний имеет кустарничек *Betula exilis*, создающий затенение в разных частях межкочий. Также положительная связь между проективным покрытием сосудистых растений и мхов отмечена для трех типов местообитаний, не получивших отражение на приведенном рисунке. Первый из них — тип 8 (террасы склонов, шлейфы, водоразделы, щебнисто-суглинистые, с застойным увлажнением), где среди сосудистых растений доминирует кочкообразующая пушица *Eriophorum vaginatum*. Здесь увеличение проективного покрытия пушицы до 90% сопровождается увеличением суммарного проективного покрытия мхов до 70%, а в ряде случаев — до 85%. На кочке создается ситуация, близкая вышеописанной с осоковым кочкарником *Carex lugens*: пушица, достигая высоты 25–30 см, способствует созданию ряда микроместообитаний мхов. Другая ситуация — в типе местообитаний 1, где максимальное проективное покрытие сосудистых составляет 60–65%. Здесь увеличение проективного покрытия мхов происходит медленно: до отметки в 50% у сосудистых растений этот показатель для мхов не превышает 20%, и только тогда, когда проективное покрытие сосудистых растений в данном местообитании достигает 80%, покрытие мхов увеличивается до 45–55%. В группе 4 проективное покрытие мхов возрастает экспоненциально, но здесь при предельных значениях показателя сосудистых растений, равных 85–90%, и при абсолютном доминировании *Empetrum subholarcticum* проективное покрытие мхов довольно сильно варьирует — от 40% до 95%.

Полиномиальная связь между проективным покрытием рассматриваемых бриоценотипов, где у мхов оно сначала возрастает, а затем, при дальнейшем нарастании покрытия сосудистых — снижается, отмечена для типов 3 и 6. В первом из них

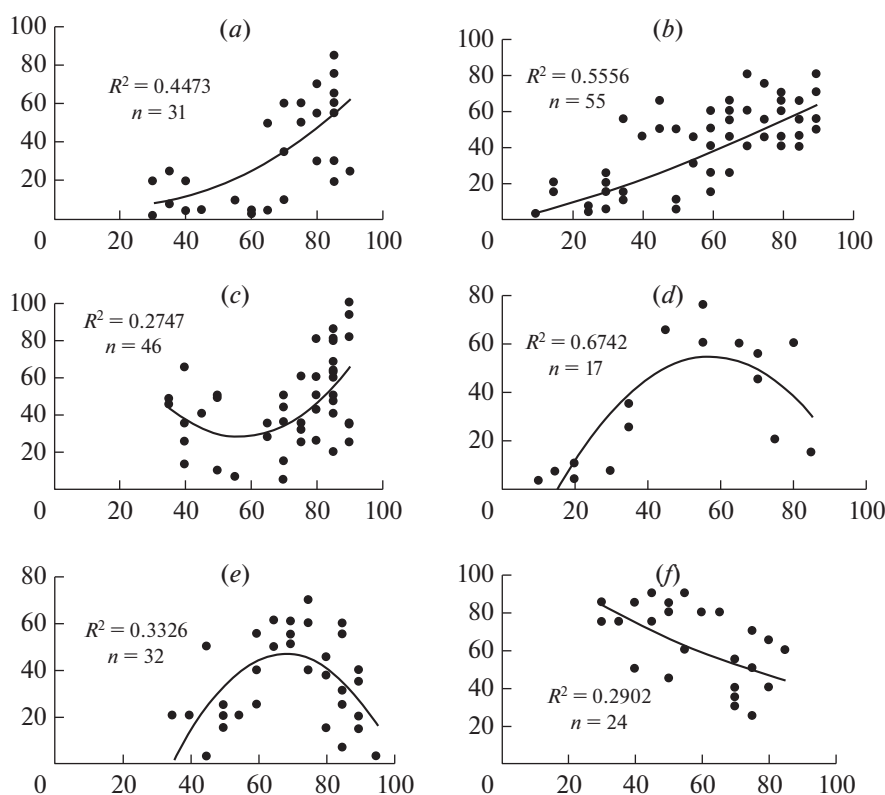


Рис. 1. Зависимость между проективными покрытиями мхов и сосудистых растений в разных типах местообитаний: *a* – склоны или нагорные террасы, слабоувлажненные, щебнисто-суглинистые (5); *b* – верхние части склонов в нижнем поясе гор, перегибы террас с относительно долго лежащим снегом (10); *c* – покатые ложбины склонов, террасы, иногда со слабым пластовым стоком, щебнисто-суглинистые (7); *d* – сухие склоны и террасы в нижнем поясе гор, мелкоземисто-щебнистые (3); *e* – низкие горные и надпойменные террасы, нижние, выположенные части склонов, покатые водоразделы, дренируемые, щебнисто-мелкоземистые (6); *f* – покатые склоны, шлейфы с проточным увлажнением, пойменные террасы, с долго лежащим снегом (12) (цифры – номера типов местообитаний). По оси ординат – проективное покрытие мхов, % (*a–f*), по оси абсцисс – проективное покрытие сосудистых растений, % (*a–f*).

Fig. 1. Relationship between the percent cover values of mosses and vascular plants in different types of habitats: *a* – slopes or upland terraces, slightly moistened, gravelly-loamy (5); *b* – upper parts of slopes in lower belt of mountains, bends of terraces with relatively long-lying snow (10); *c* – sloping hollows of slopes, terraces, sometimes with weak reservoir runoff, gravelly-fine-grained (7); *d* – dry slopes and terraces in lower mountain belt, gravelly-fine-grained (3); *e* – low mountain and above-floodplain terraces, lower, exposed parts of slopes, sloping watersheds, drained, gravelly-fine-grained (6); *f* – sloping slopes, plumes with flowing moisture, floodplain terraces with long-lying snow (12) (the numbers are those of habitat types). Y-axis – percent cover values of mosses, % (*a–f*), X-axis – percent cover values of vascular plants, % (*a–f*).

(рис. 1*d*) этот показатель для мхов увеличивается до значений 55–60% при увеличении покрытия сосудистых до 55%. Во втором (рис. 1*e*) пик проективного покрытия мхов – 40–50% – соответствует значению покрытия сосудистых растений, равному 70%. Близкая данной ситуации (полиномиальная связь) прослеживается для двух типов местообитаний, не нашедших отражения на рисунке – 2 и 11. В первом из этих случаев проективное покрытие мхов невелико – не более 20–22%, во втором, на пике проективного покрытия сосудистых растений, оно достигает величины 60%. Отрицательная (экспоненциальная) связь отмечена только в одном случае – в местообитании 12. Здесь увеличение показателя сосудистых до 80%, среди которых абсолютно доминирует *Salix lana-*

ta, приводит к монотонному уменьшению проективного покрытия мхов до 40–45% (рис. 1*f*).

Соотношение “сосудистые растения-мхи” на склонах разной экспозиции

На склонах всех восьми экспозиций, рассматриваемых в данной работе, установлен одинаковый характер связи – полиномиальный – между проективным покрытием сосудистых растений и мхов. В шести случаях из восьми при увеличении этого показателя у сосудистых растений вначале происходит увеличение проективного покрытия мхов, которое, достигнув определенного пика, идет на спад. Особенно ярко это проявляется на склонах юго-западной экспозиции: здесь пик

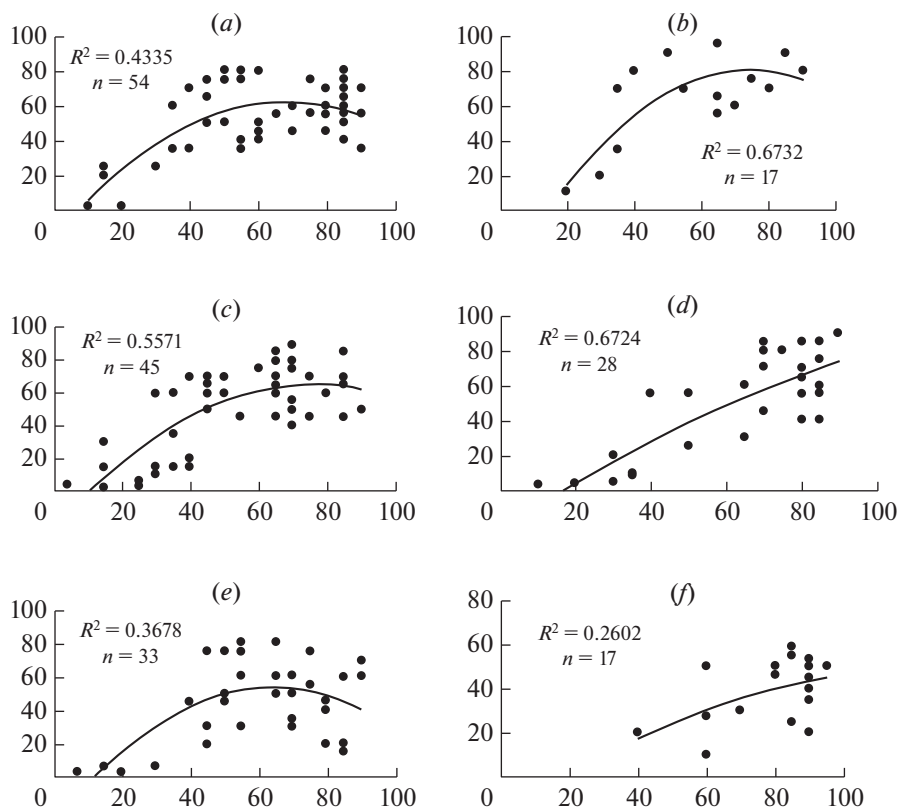


Рис. 2. Зависимость между проективными покрытиями мхов и сосудистых растений на склонах разной экспозиции: северной (а), северо-восточной (b), северо-западной (c), восточной (d), западной (e), юго-восточной (f). По оси ординат — проективное покрытие мхов, % (a–f), по оси абсцисс — проективное покрытие сосудистых растений, % (a–f).

Fig. 2. Relationship between the percent cover values of mosses and vascular plants on slopes of different aspects: northern (a), north-eastern (b), north-western (c), eastern (d), western (e), south-eastern (f), Y-axis — percent cover values of mosses, % (a–f), X-axis — percent cover values of vascular plants, % (a–f).

проективного покрытия мхов — 40% — приходится на величину этого показателя для сосудистых, равному 65–70%; при дальнейшем увеличении проективного покрытия сосудистых до 95% проективное покрытие мхов резко уменьшается до 1–3%. На склонах северной, северо-западной, северо-восточной, западной и южной экспозиций максимальной величины проективное покрытие мхов достигает при покрытии сосудистых растений в диапазоне 65–70%. В трех из этих экспозиций показатель для мхов составляет 60% (рис. 2a, 2c, 2e), в одном — 80% (рис. 2b). Уменьшение проективного покрытия мхов во всех этих случаях не так заметно, как на юго-западных склонах: при максимальной величине проективного покрытия сосудистых растений, составляющей 95%, суммарное проективное покрытие мхов уменьшается до 45–55%, а на склонах северо-восточной экспозиции — до 75%. Несколько отличаются по характеру этих закономерностей восточные и юго-восточные склоны: на диаграммах здесь есть только левая, возрастающая ветвь полиномиальной кривой, которая соответствует увеличению проек-

тивного покрытия сосудистых растений до 90–95%. При этом на склонах восточной экспозиции проективное покрытие мхов увеличивается до 70–75% (рис. 2d), а на склонах юго-восточной — до 40–45% (рис. 2f).

Соотношение “сосудистые растения-мхи” при разной степени задернованности грунта

Особенности изменения соотношений проективных покрытий мхов и сосудистых растений при увеличении площади незадернованного грунта исследованы с помощью линейной функции и сводятся к трем следующим вариантам: 1) параллельное изменение проективного покрытия мхов и сосудистых растений, 2) расхождение величин проективного покрытия этих двух групп, при котором уменьшение этого показателя у мхов происходит быстрее, чем у сосудистых растений, 3) сближение величин проективного покрытия, когда его уменьшение у мхов происходит медленнее, чем у сосудистых. Первый из этих случаев отмечен для двух типов местообитаний: 5 и 10 (в ти-

пе 5 параметр b_1 в линейных уравнениях равен -0.8070 и -0.8522 (рис. 3а), в типе 10 — -0.8618 и -0.9669 (рис. 3б) для сосудистых растений и мхов соответственно). Мхи практически полностью выпадают в типе 5, где площадь незадернованного грунта увеличивается до 60%, при этом проективное покрытие сосудистых растений составляет 35% (рис. 3а). В типе 10 мхи выпадают из покрова при площади незадернованного грунта, равной 50%, когда проективное покрытие сосудистых растений достигает 30% (рис. 3б). Вторая группа включает четыре типа местообитаний: 7, 6, 9, 12. На диаграммах двух типов местообитаний, близких к зональным — 7 и 6 — расхождение прямых, отражающих изменение проективного покрытия мхов и сосудистых растений, незначительно ($b_1 = -1.1567$ и -1.5703 для типа 7 (рис. 3с), -0.6171 и -1.3464 для типа 6 (рис. 3д)). В обоих случаях покрытие мхов приближается к минимальным значениям (5–7%) при площади незадернованного грунта, составляющей 35%: в типе 7 этот показатель для сосудистых растений уменьшается до 40% (рис. 3с), а в типе 6 — до 55% (рис. 3д). Несколько по-другому выглядит изменение соотношения проективных покрытий мхов и сосудистых растений у типов 9 и 12. Здесь, в отличие от предыдущих типов местообитаний, при минимальных величинах площади незадернованного грунта проективное покрытие мхов превышает таковое сосудистых растений. При резком уменьшении проективного покрытия мхов покрытие сосудистых снижается менее интенсивно ($b_1 = -0.4313$ и -0.9991 для сосудистых и мхов типа 9 соответственно: рис. 3е), а в типе 12 оно даже возрастает ($b_1 = 0.2971$ и -1.9503 : рис. 3ж). В третьей группе, в которую входят два типа местообитаний — 1 и 2 (на диаграмме не представлены), — максимальное сближение величин проективного покрытия мхов и сосудистых растений наблюдается при площади незадернованного грунта, равной 80–90% ($b_1 = -0.5861$ и -0.3581 для сосудистых растений и мхов в типе 1 и $b_1 = -0.6484$ и -0.3818 для этих же растений в типе 2 соответственно). В точке диаграмм, где проективное покрытие мхов не превышает 1–2%, проективное покрытие сосудистых растений также минимально: в типе 1 оно составляет 5–7%, а в типе 2 — 15%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Отмеченные в трех сообщениях зависимости позволяют сделать ряд обобщений, касающихся взаимоотношений мхов с факторами абиотической среды и сосудистыми растениями.

Обсуждение активности видов (Kholod, Afonina, 2023 а) нами проведено на основе данных по распределению видов по местообитаниям, представленных в табл. 1 (Kholod, Afonina, 2023 б).

Из этой таблицы следует, что особо активные виды, в частности, относящиеся к подгруппе “а” (*Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*), чаще всего встречаются в высотном диапазоне 251–300 м. Все эти 3 вида резко (особенно, первые два из перечисленных) уменьшают свое присутствие в верхнем поясе гор (выше 450 м). Возможные причины этого — снижение устойчивости субстрата, связанное с увеличением крутизны склонов и широким развитием на высотах выше 450 м подвижных осыпей. Число встреч этих видов резко уменьшается при крутизне склонов более 15°. Сходная тенденция — у некоторых высокоактивных видов, в частности, *Pleurozium schreberi* и *Sphagnum warnstorffii*, которых нет на склонах с углом уклона более 15°. Распределение *Dicranum elongatum* также, по всей видимости, связано с крутизной поверхности и неустойчивостью субстрата на больших высотах: число встреч этого вида уменьшается на высотах выше 400 м и на склонах крутизной более 15°.

Другое распределение по элементам рельефа — у *Rhytidium rugosum* и *Racomitrium lanuginosum*. Первый из них чаще всего встречается в высотном диапазоне 301–350 м и при крутизне склона 0–15°, где он образует крупные дерновины в составе дриадовых сообществ. Последние формируются, как правило, на пологих склонах южных и юго-западных экспозиций, хорошо представленных в исследованном районе на высотах до 350 м. Второй из этих видов преобладает на высотах 251–350 м при крутизне склона до 15°, чаще его можно встретить на склонах северной и южной экспозиций. Этот вид, предпочитающий щебнисто-каменистые субстраты, может произрастать как на склонах (в наиболее закрепленных его частях — в небольших депрессиях с плитняком или, наоборот, на крайне редко встречающихся выступах вулканических пород), так и, особенно, на нагорных террасах и плоских вершинах. Более частая его встречаемость на склонах северных экспозиций связана с развитием нагорных террас в результате перераспределения снега.

Постепенное уменьшение видового разнообразия мхов на высотном градиенте в целом означает пик видового богатства в нижнем конце такого градиента. В то же время для склонов трех экспозиций (северной, южной и юго-западной) зафиксирован максимум видового богатства в средней части всего высотного диапазона (“эффект средней области”: Kholod, Afonina, 2023 а). Если в первом случае максимум видового разнообразия мхов приходится на высоту 230–250 м (в некоторых случаях — 270–280 м), то во втором — 330–400 м. Среди причин уменьшения видового богатства (как мохообразных, так и сосудистых растений) обычно называются климат и разнообразие местообитаний (в первую очередь тех, которые “поддерживают” данную группу растений).

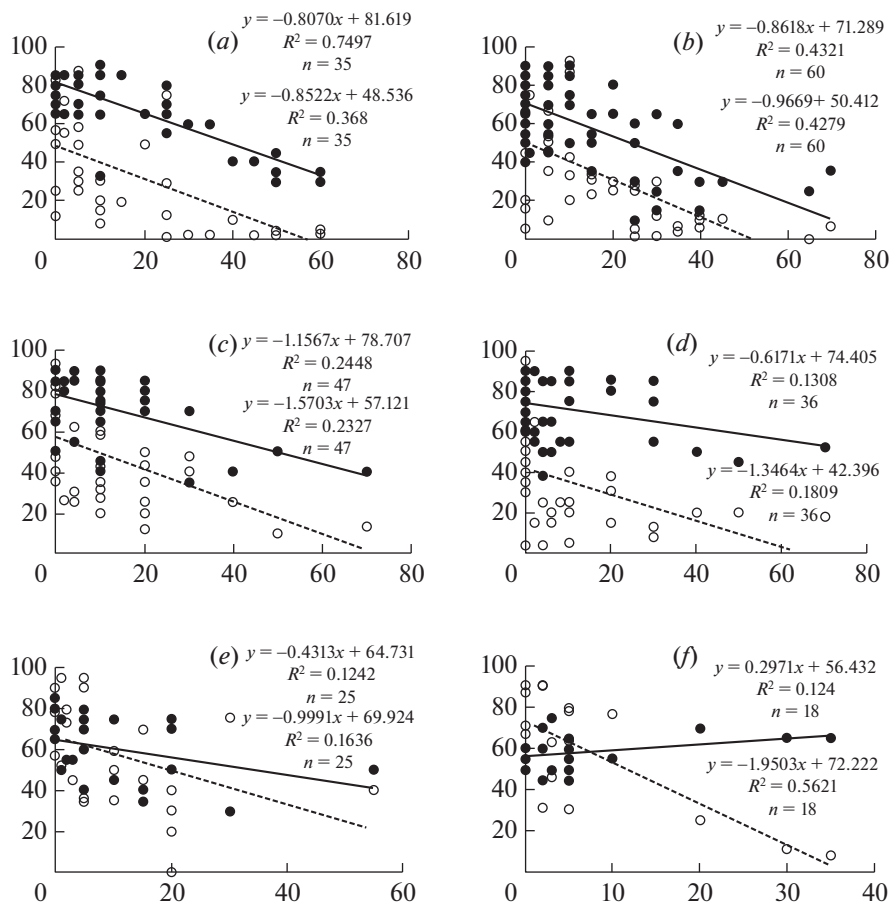


Рис. 3. Зависимость между проективным покрытием мхов, сосудистых растений и площадью незадернованного грунта в разных типах местообитаний: *a* – 5; *b* – 10; *c* – 7; *d* – 6 (см. подпись к рис. 1); *e* – террасы, в т. ч. пойменные, ложбины стока на шлейфах и предгорных равнинах, суглинистые (9); *f* – 12 (цифры – номера типов местообитаний). Заштрихованные кружки – сосудистые растения, незаштрихованные кружки – мхи; уравнения регрессии, помещенные на диаграммах, даны для: верхнее – сосудистых растений, нижнее – мхов. По оси ординат – проективное покрытие сосудистых растений и мхов, %, по оси абсцисс – площадь незадернованного грунта, %.

Fig. 3. Relationship between the percent cover values of mosses, vascular plants and the area of unpaved soil in different types of habitats: *a* – 5; *b* – 10; *c* – 7; *d* – 6 (see the caption to Fig. 1); *e* – terraces, including floodplain ones, runoff hollows on plumes and foothill plains, loamy (9); *f* – 12 (the numbers are those of habitat types). Shaded circles are for vascular plants, unshaded circles for mosses; the regression equations on the diagrams are given for: upper – vascular plants, lower – mosses. Y-axis – percent cover values of vascular plants and mosses, %, X-axis – area of unpaved soil, %.

(Bhattarai et al., 2004; Grau et al., 2007). На высотах более 400 м в западной части Чукотского нагорья происходит не только уменьшение общего числа местообитаний (выпадают пойменные террасы (6, 12), склоны нижнего пояса гор (10), частично – покатые ложбины с пластвым стоком (7) и водоразделы (8)), но и связанное с этим общее уменьшение площади их поверхности. Среди преобладающих в верхнем поясе гор местообитаний высока доля тех, в которых господствуют осыпные процессы, препятствующие закреплению мхов на склонах (1–4).

По данным Grau et al. (2007), максимальное разнообразие мхов наблюдается при среднегодовой температуре 13°C и 265 вегетационных днях. Разница температур в 3° самого теплого месяца на

высотах 250 и 697 м (Kholod, Afonina, 2023 *a*) может иметь некоторое значение для указанного выше тренда видового разнообразия. Однако, более существенное значение здесь имеет изменение с высотной температуры, а режима влажности. На высоте 700 м ветры в течение всего года – более сильные, чем на нижележащих уровнях: зимой это способствует сдуванию снега с вершин в нижние части горных долин. Кроме того, на больших высотах снег весной при интенсивной инсоляции не тает, а испаряется, летом же сильные ветры способствуют усилению транспирации. В результате всего этого уменьшается доступность воды, необходимой для роста мхов. Некоторое увеличение числа мхов в середине градиента на склонах южной и юго-западной экспозиций

происходит на фоне низкого числа видов (2–4) в диапазоне 230–250 м: этот высотный интервал образован обрывами и крутыми осыпными склонами, ниспадающими к долине р. Паляваам.

Кривая, отражающая изменение видового богатства мхов по разным высотным диапазонам (рис. 2а₂: Kholod, Afonina, 2023 b), в целом соответствует основной тенденции изменения этого показателя на склонах разной экспозиции с пиком максимума в диапазоне 251–300 м. Незначительное увеличение числа видов на высотах более 450 м (по сравнению с интервалом 401–450 м), вероятнее всего, связано с экспозицией склонов, в частности, восточной, где в верхнем поясе гор немного увеличивается число нагорных террас со снежниками, способствующими развитию моховых покровов.

Распределение мхов по склонам разной экспозиции не проявляет видимой тенденции, с учетом того, что отмеченная выше (Kholod, Afonina, 2023 a) последовательность экспозиций отражает увеличение теплообеспеченности склонов. Это также подтверждает вышеупомянутое предположение, что температура воздуха и прогрев верхних горизонтов грунтов не является основным фактором, контролирующим распределение мхов по элементам рельефа.

Уменьшение видового богатства по признаку крутизны склона (рис. 2с₂: Kholod, Afonina, 2023 b) происходит в диапазоне от 1° до 20°. Эта тенденция связана с тем, что на склонах крутизной до 20° активно развивается солифлюкция. Такие склоны — это шлейфы в их верхней части, где интенсивно сползают почвенно-грунтовые блоки и возникают разного рода рытвины и эрозионные канавы, препятствующие формированию устойчивого мохового покрова. Но уже в диапазоне крутизны 20–40° число видов остается постоянным, что связано с тем, что на относительно крутых склонах с развитыми на них коллювиальными процессами число местообитаний (и, особенно, микроместообитаний) примерно одинаково. В основном, это — мелкоземистые “карманы”, микротеррасы и крайне редкие выходы коренных пород на месте останцов (“разборные скалы”).

Таким образом, на высотном градиенте преобладают виды, оптимум которых приурочен к нижней части горных склонов. Многие из этих видов выпадают на высотах более 400 м. Виды, охватывающие весь высотный диапазон, входят в группы особо- и высокоактивных. Отсутствие нескольких видов, относительно редко встречающихся в средней части градиента — *Dicranum fuscescens*, *D. spadiceum*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. subsecundum* — в крайних частях градиента определяется, по-видимому, особенностями отбора проб (в т.ч. — и пропусками при сборах). Наконец, на высотном градиенте нет мхов, которые были бы присущи

только его верхней части. Есть один вид — *Racomitrium lanuginosum* — число встреч которого на больших высотах ненамного уменьшается по сравнению с низкими высотами. Связано это не с приспособлением этого вида к перенесению широкого спектра жестких климатических условий на больших высотах, а с его тяготением к щебнисто-каменистым грунтам, доля которых на высотах более 400 м значительно увеличивается. Некоторые виды мхов на этих высотах образуют ковры или маты (виды с высокой биомассой) (Roux et al., 2012).

Одна из основных закономерностей в распределении видов по фактору почвенного увлажнения — относительная равномерность в распределении пиков видов на соответствующей шкале. Экологических оптимумов видов достаточно много как в крайних частях шкалы (сухой — левой, и влажной — правой), так и в средней (Kholod, Afonina, 2023 b). В последней больше всего 2-х- и 3-х-вершинных пиков (хотя в последнем случае — при сближенности двух пиков и относительном отстоянии от них третьего). Одна из причин полимодальности видов — влияние другого фактора (Ramenskii, 1971). Двухвершинное распределение такого вида, как *Polytrichastrum alpinum*, связано с влиянием фактора нивальности. Этот фактор определяет и вторую вершину *Sphagnum girgensohnii*, предпочитающего, наряду с умеренным увлажнением, хорошее снеговое укрытие. Один из пиков *Racomitrium lanuginosum* определяется фактором гранулометрического состава. Особенно 2-х- и 3-х-вершинное распределение характерно для мхов зональных местообитаний — *Dicranum elongatum*, *D. fuscescens*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, — испытывающих воздействие сразу нескольких факторов, среди которых не представляется возможным выделить ведущий. У видов с одномодальным распределением вершина чаще всего приурочена к краевой части шкалы: это мхи, для которых на диаграмме уже можно проследить основной, ведущий фактор. Так, в левой части шкалы это: *Abietinella abietina*, *Bartramia pomiformis*, *Polytrichum hyperboreum*, *P. piliferum*, предпочитающие умеренно сухие условия. Кроме того, это еще два вида — *Roaldia revoluta* и *Syntrichia ruralis* — вершины которых находятся левее самого левого стандарта, т.е. соответствуют крайне сухим условиям. То же самое видно и в правой части диаграммы, к которой приурочены пики видов-гигрофитов: *Sphagnum teres*, *S. fimbriatum*, *Scorpidium revolvens*, *Drepanocladus sendtneri*. Здесь также (по аналогии с сухой частью шкалы) есть виды, оптимумы экологической амплитуды которых находятся правее самого правого стандарта, это: *Calliargon giganteum*, *Sarmentypnum sarmentosum*, покрытые в течение всего лета слоем воды.

Другая причина многовершинности распределения — гетерогенность среды на микроуровне (Ramenskii, 1971). В пределах контура одного растительного сообщества (или — пробной площади) может встретиться несколько микроместообитаний. Место стандарта на экологической шкале определяется большинством видов, которые отражают наиболее общие характеристики местообитания. В то же время в последнем могут встретиться и микроместообитания, которые по своим экологическим параметрам будут значительно отличаться от общего экологического фона. Виды, которые селятся в таких микроместообитаниях, будут иметь второй пик распределения в части шкалы, которая не соответствует оптимуму этого вида.¹ Особенно такая причина характерна для условий тундровой зоны: в исследованном районе гетерогенность среды определяется наличием ряда микроместообитаний, в частности, ячеями в рыхлом покрове из дресвы или щебня, деллями, а также — крупными кочками *Eriophorum vaginatum* или *Carex lugens*. О влиянии гетерогенности местообитания на распределение видов можно сделать вывод на основе довольно большого расстояния между двумя вершинами, отмеченного для некоторых видов. Так, один пик *Polytrichastrum alpinum* в средней части шкалы (рис. 3b: Kholod, Afonina, 2023 b) определяется фактором заснеженности местообитания, а пик в левой части — приуроченностью этого вида к сухим склонам. То же самое прослеживается и для *Sphagnum girgensohnii*, где левый пик распределения соответствует условиям относительного снегонакопления в ложбинах и ячеях сухих склонов (рис. 3c). Из двух вершин распределения *Hylocomium splendens* левая отвечает зональным местообитаниям, правая — микроместообитаниям верхушек кочек *Eriophorum vaginatum* или *Carex lugens* во влажной части шкалы. Участки с сообществами пушицы или осоки достаточно увлажнены (во втором случае иногда — с пластовым стоком между кочками), на верхушках же кочек создается мезоморфный режим, благоприятствующий поселению этого мха. Такое же двухвершинное распределение — у *Dicranum fuscescens* (рис. 3c), у которого один пик приходится на правую часть шкалы, соответствующую влажным условиям, в которых этот вид встречается крайне редко. Причина этого — приуроченность дерновинок этого вида к кочкам пушицы, формирующимся в условиях слабого стока.

Тенденция к уменьшению суммарного проективного покрытия мхов с высотой вполне ожидаема и связана, в основном, с увеличением подвижности субстрата на больших высотах. Так, на осыпных склонах выше 400 м мхи образуют небольшие дерновины только в ячеях (“карма-

нах”), диаметр которых обычно не превышает 60–70 см. Однако, и на нагорных террасах на гипсометрических уровнях 500 м и выше мхи не формируют крупных ковров: на среднеувлажненных участках таких террас на высотах 450–500 м встречаются небольшие ковры (1.0–1.5 м в поперечнике) *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens*. Выше уровня 500–600 м они полностью выпадают из покрова, небольшие дерновины мхов есть только на влажных участках (*Bryum cryophilum*) или в местах залеживания снега (*Sanionia uncinata*). В то же время ковры *Racomitrium lanuginosum* можно встретить на высотах 600–650 м. Уменьшение проективного покрытия мхов на террасах по мере увеличения абсолютной высоты также во многом определяется эдафическим фактором: если на высотах 350–400 м в составе грунтов довольно много мелкоземистой фракции, то выше 500 м она почти полностью выпадает и уже абсолютно преобладает щебнисто-каменистая.

В уменьшении проективного покрытия мхов на градиенте высоты, безусловно, “участвует” и климатический фактор. Однако, при небольшом диапазоне гипсометрических уровней, который есть в районе, изменение проективного покрытия под влиянием температурного фактора значимо, в основном, на склонах южных румбов. При этом влияние температуры проявляется косвенно, через интенсивность протаивания мерзлоты. Поскольку на склонах южных экспозиций этот процесс происходит наиболее интенсивно, то здесь, на низких гипсометрических уровнях, больше всего талой воды, доступной для произрастания мхов. С увеличением высоты интенсивность протаивания мерзлоты уменьшается, соответственно, и доступной воды становится меньше, и как следствие, уменьшается и суммарное проективное покрытие мхов. Последняя тенденция проявляется также и при увеличении крутизны склонов (геоморфологический фактор), практически, всех экспозиций. В данном случае формированию крупных моховых ковров с высоким проективным покрытием препятствует высокая подвижность субстрата на крутых склонах.

Из анализа положения бриоценофитов в осях климатических и климато-орографических факторов (рис. 9a, 9b: Kholod, Afonina, 2023 b) следует, что основная масса мхов приурочена к более стабильным склонам, более характерным, с одной стороны, для низких высот, а с другой — ориентированным на запад, север и восток (рис. 9b: группы А, В). На низких высотах (230–400 м) склоны выполаживаются и здесь они максимально закреплены растительностью (мхами и сосудистыми растениями). Осыпной материал склонов северных и восточных румбов в минимальной степени подвижен, причина чего — неглубокое летнее протаивание мерзлоты, сковывающей рыхлый, плащеобразно залегающий слой дресвы,

¹ Подробнее об этом см.: Kholod, 2013.

щебня и мелкозема. На склонах южных экспозиций, особенно с крутизной более 15°, глубина протаивания в конце теплого периода достигает 90–110 см, в результате чего активно сползает вниз по склону щебнистая масса (в средней части склонов), а также отдельные блоки мелкоземистого грунта (в нижней части). К этим участкам приурочены и выходы минерализованных вод, которые усиливают процесс скольжения грунтовых масс и, тем самым, способствуют неустойчивости грунта. Температура воздуха, как отмечено выше, также влияет на распределение мхов и соответствующих бриоценофитов: основная масса мхов сосредоточена на низких высотах, где температура выше на 2.0–2.5°, чем на вершинах гряд (рис. 9а: группы А, В).

Существенное значение для распределения и проективного покрытия мхов в исследованном районе имеет снежный покров. Практически, все бриоценофиты группы В (рис. 9а) формируются в условиях умеренного или интенсивного снегонакопления. Большая часть этих бриоценофитов приурочена к склонам северных экспозиций (рис. 9б: В). При таянии снега местообитания, занимаемые этими бриоценофитами, подвергаются длительному увлажнению. Этого не происходит на местообитаниях типа 10 (верхние, прибрежные части склонов), где высокий пласт снега сходит значительно быстрее и где в летнее время ветры более интенсивны (способствуют усиленному испарению), чем на местообитаниях бриоценофитов группы А.

Таким образом, в осях климатических и климато-орографических факторов достаточно хорошо выделяются 2 группы бриоценофитов: 1) группа бриоценофитов сухих местообитаний, умеренно теплых или умеренно холодных (занимающих склоны южных и нейтральных экспозиций), с быстро сходящим снегом, обычно — крутых склонов (бриоценофиты 3, 4, 5 с участием в том или ином случае типов 1 и 2: группа А на обеих диаграммах), 2) группа бриоценофитов влажных, умеренно холодных местообитаний с относительно долго лежащим снегом, чаще всего — пологих склонов, шлейфов и невысоких нагорных террас (бриоценофиты 7–9, 11, 12, с участием типа 10: группа В на обеих диаграммах). Два бриоценофита, которые на диаграммах обозначены буквой С, отражают в целом не свойственную экологическим требованиям основной массы мхов района климатическую и геоморфологическую обстановку. Бриоценофит 1 свойственен сухим и холодным условиям наиболее высоких горных гряд и вершин с постоянно осыпающимся материалом разрушения вулканических пород, бриоценофит 2 формируется на крутых склонах южных экспозиций, которые в настоящее время занимают крайне небольшие площади по правому борту долины р. Паляваам. Эти склоны заняты

разреженными крио-ксерофитными группировками сосудистых растений, нигде более в данном районе не встречающимися.

Намеченные выше две основные группы бриоценофитов характеризуют два типа природных обстановок плейстоцен-голоценового времени, в которые получала преимущественное развитие та или иная группа мхов (бриоценофитов). Один тип таких обстановок соответствовал более сухим и относительно холодным условиям, при меньшей высоте снега, другой — более влажным, также умеренно холодным условиям, но при достаточном снеговом укрытии.

Первый из этих типов получал наибольшее развитие в эпохи плейстоценовых похолоданий, когда в горах Северо-Востока Азии формировались горно-долинные и каровые ледники (Biske, 1978; Glushkova, 1984; Verkhovskaya, 1986; Shpolyanskaya, 2015), либо сетчатое оледенение, в горных узлах переходящее в горно-покровное (Glushkova, Smirnov, 2021). В эти эпохи уменьшалось снегонакопление, ледники и снежники летом таяли медленно, все нижние части склонов и шлейфов (которых было значительно меньше) были более сухими, чем в современную эпоху.² В соответствии с одной из точек зрения на оледенение Северо-Востока Азии (Galanin, 2012), формирование ледников в этом регионе тесно связано не столько с общим похолоданием, сколько с увеличением влажности на фоне морских трансгрессий и сопутствовавшим этому усилением циклонической активности. По мнению С.А. Лаухина с соавт. (Laukhin et al., 2006), последнее, сартанское, оледенение особенно ярко проявилось на востоке Чукотки, и здесь оно по времени совпало с трансгрессиями моря, когда общий уровень увлажнения был выше современного. Только при отступании моря до 300 км к северу на арктическом побережье оледенение развивалось по североякутскому типу, т.е. как каровое или горно-долинное. Последний тип оледенения особенно характерен для западной Чукотки (к которой относится бассейн р. Паляваам), где в каждую из этих двух климатических эпох было суше, чем на востоке Чукотки. Из схем, приводимых в работе S.A. Elias, J. Brigham-Grette (2007: рис. 3 и 6), следует, что в верхнем и среднем течении р. Паляваам в эпоху зырянского оледенения получали развитие ледники горно-долинного типа, а в эпоху сартанского — каровые. Необходимо принимать во внимание то обстоятельство, что многие палеогеографические реконструкции хода плей-

² В.П. и М.П. Гричук (Grichuk, Grichuk, 1960) предположили, что эпоха похолодания состояла из двух фаз: криогигротической и криоксеротической. На Северо-Востоке Азии первая стадия была кратковременной (Giterman, 1985) в силу того, что здесь в эпохи оледенения (особенно, во время последнего — сартанского) ледники не получили значительного развития.

стоценового оледенения основаны на данных по Восточной или Южной Чукотке, находящихся в зоне влияния тихоокеанских муссонов. Западная часть Чукотского нагорья в гораздо меньшей степени была подвержена влиянию муссонов. Именно это обусловило повсеместное развитие подземного оледенения, которое и нужно, в первую очередь, принимать во внимание при реконструкции палеогеографической и палеоботанической обстановок западной части Чукотского нагорья в плейстоцене и начале голоцена. Результатом такого развития подземного оледенения было близкое залегание мерзлоты на всех склонах, включая вершины и гребни гор, а также шлейфы, низины и водоемы. В горах в эту эпоху интенсифицировались процессы морозного выветривания, в результате которых в нижних частях склонов нарастали промерзавшие толщии лессовидных отложений (Shpolyanskaya, 2015). Летнее оттаивание мерзлоты было крайне незначительным: в таких условиях стабилизировались коллювиальные и делювиальные процессы, рыхлый материал склонов был более устойчив, в меньшей степени проявлялась солифлюкция.

Вопрос о выживании растительности в это время напрямую связан с проблемой существования в ряде областей Арктики крупных неоледенявших территорий. При этом, как отмечает А.И. Толмачев (Tolmachev, 1986), «важно не то, было ли оледенение в определенное время в определенной стране, а подвергалась ли она сплошному оледенению» (с. 130). Если, в соответствии с этим автором, оледенение было частичным, то оледеневавшая страна оставалась пристанищем жизни. Безусловно, ледники были барьером для распространения растений (Tregubov, 2009), однако, полностью исключить обмен между флорами (в т. ч. и флорами мхов) они не могли. Ранее (Brassard, 1971) была высказана точка зрения, в соответствии с которой мхи в эпохи оледенения выживали в ряде неоледенявших территорий высокой Арктики, в частности, на севере о-ва Элсмир в Канадском арктическом архипелаге. По мнению этого автора, мхи, сохранявшиеся во время оледенения в крупных рефугиумах как перигляциальные популяции, в межстадиалы расширяли ареалы и колонизировали освобождавшиеся территории. На выживании мохообразных в северо-восточной Гренландии в эпоху ледникового максимума акцентируется внимание в работе К. Hassel et al. (2014). Необходимо отметить и другую точку зрения (по данным из Восточной Гренландии: О. Bennike et al. (1999)), в соответствии с которой только самые холодостойкие виды могли пережить ледниковый период (или его отдельные эпизоды) на месте, а основная масса растений иммигрировала в Восточную Гренландию из Европы в начале голоцена (с помощью ветра, льда и птиц), когда краевая часть Грен-

ландского ледникового щита начала отступать вглубь острова. По мнению S.B. Young (Young, 1978), флористические связи между этой частью Гренландского субконтинента и Европой сформировались относительно недавно, в послеледниковое время, что подтверждается невысоким таксономическим рангом различий во флоре. Это — довод в пользу того, что вся эта часть острова была покрыта льдом в эпоху последнего оледенения и каких-либо крупных рефугиумов флоры (в т. ч. мхов) здесь не было. В то же время признается, что споровые, в частности, мохообразные, могли пережить максимум оледенения в мелких рефугиумах, в основном, на нунатаках — островных вершинных грядах и отдельных пиках, возвышавшихся над массой льда. Что же касается западного побережья Гренландии, то его связи с Европой значительно более слабые, и здесь есть много видов, общих с Канадским арктическим архипелагом, значительная часть которого в эпоху максимума оледенения была свободна ото льда.

Поскольку на территории Чукотского нагорья не было сплошного ледникового щита, то ареалы видов мхов в эти эпохи не уничтожались, а только сильно сокращались, фрагментировались вблизи узлов горно-долинного оледенения (скорее всего, в центральной части нагорья), а с началом межстадиалов — вновь расширялись и осваивали территории, до этого занятые ледниками. Все эти геологические и климатические события приводили к большему, чем в настоящее время, развитию на склонах бриоценофитов 3, 4 и 5. Главенствующие позиции в моховом покрове занимали такие виды, как *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Dicranum acutifolium*, площади распространения которых расширялись на плоских вершинах, нагорных террасах и шлейфах всех уровней. Увеличение таких площадей в верхнем поясе гор было результатом не повышенной доступности воды, а большей устойчивости склонов, многие из которых были скованы мерзлотой.

Второй тип природной обстановки формировался в условиях межледниковых потеплений, в первую очередь, в ближайшее к голоценовому — каргинское. В соответствии с одной из точек зрения (Sher, 1997), температуры этой эпохи были не выше современной.³ Авторы другой точки зрения (Kukla et al., 2002; Hedenäs, Bennike, 2003; Blinnikov et al., 2011) приводят данные, в соответствии с которыми в эемский межстадиал (132—115 тыс. лет назад), температуры были выше современных на 4—5°. Для Берингии этой эпохи указывается (Miller et al., 2010) превышение летних температур

³ По мнению А.В. Шера, наиболее губительными для биоты четвертичного времени были температурные условия последнего отрезка этого периода — голоцена, в течение которого в ландшафте резко уменьшились позиции тундростепной растительности.

относительно современных на 2–3°. Тем не менее, несмотря на различные оценки температурных условий межледникового времени, последнее характеризовалось интенсивным таянием ледников и снежников и протаиванием мерзлоты, в результате чего все склоны были обильно увлажнены талыми водами. При этом наибольшую долю в увлажнение поверхности склонов и водоразделов вносила последняя составляющая — протаивание мерзлоты (Washburn, 1988), что приводило к активизации коллювиальных и делювиальных процессов. В результате этих процессов получило дополнительное импульс формирование чехлов рыхлых отложений склонов, сложенных дериватами вулканических пород. В нижних частях склонов активно образовывались шлейфы с пластовыми водотоками. В это же время активизировались и процессы солифлюкции, которые приводили к перемещению массы суглинистого материала, образованию рытвин, канав, участков оголенного грунта. На пологих склонах и шлейфах получали преимущественное развитие бриоценоотипы 7–9, 12. Мхи *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum warnstorffii*, *Tomentypnum nitens* образовывали крупные ковры на участках пластовых водотоков, в ложбинах стока, неглубоких депрессиях. В условиях повышения нормы снегонакопления существенное значение приобретали и бриоценоотипы 10 и 11, формировавшиеся в нивальных местообитаниях. Здесь значительно увеличивались площади под коврами *Sanionia uncinata* и *Polytrichastrum alpinum*. Принимая во внимание первую точку зрения на температурные условия межледниковья, можно предположить, что площади развития этих бриоценоотипов не превышали современные. В случае более высоких температур в межледниковье по сравнению с современными при реконструкции ситуации в моховом покрове необходимо предположить гораздо более широкое развитие ковров, формируемых бриоценоотипами 7–12.

Бриоценоотип 2 с такими видами, как *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis* не получал значительно развития в более теплые эпохи, поскольку в это время в ландшафте района преобладали склоны (в т. ч. и южных экспозиций), перекрытые с поверхности сплошными чехлами рыхлых отложений, где не могла закрепиться вообще какая-либо растительность (ситуация, близкая к современной). В более холодные эпохи мхи этого бриоценоотипа не образовывали крупных ковров из-за относительно низких летних температур, а также — как следствие близкого расположения небольших горно-долинных ледников. В настоящее время на местообитаниях этого бриоценоотипа сохраняются сообщества сосудистых растений, получившие название тундростепей (Yurtsev, 1981). Однако, в холодные эпохи на водоразделах господствовали не тундростепи (последняя точка зрения отстаи-

вается в работе Р.Е. Гитерман (Giterman, 1985)), а травянистые тундры. Б.А. Юрцев в упомянутой выше работе полагает, что тундростепная растительность в криоаридные эпохи плейстоцена только незначительно увеличивала площадь распространения, осваивая, помимо небольших участков склонов, еще и прибрежные части террас. Бриоценоотип 1 также, по-видимому, не осваивал большие площади в более теплые эпохи, как и предыдущий тип — вследствие развития коллювиальных процессов на вершинах и склонах гор. В эпохи похолоданий мхи этого типа могли занимать несколько большие площади, образуя разреженные группировки на вершинах и гребнях гор на относительно устойчивых чехлах рыхлых вулканических пород.

В холодные эпохи менялся “статус” тех или иных видов на шкале активности, в частности, особо- и высокоактивных. Особо активные *Aulacomnium turgidum*, *Tomentypnum nitens*, скорее всего, “понижали” свой ранг и “переходили” в ряд высокоактивных. В свою очередь, высокоактивные в современном растительном покрове *Rhytidium rugosum* и *Racomitrium lanuginosum* могли пополнять группу особо активных, хотя значительного увеличения площади, занимаемой ими, могло и не быть. Для первого из этих видов это определяется температурными пределами (оптимум его — на низких склонах южной экспозиции, где он образует сообщества с *Dryas punctata*), а для второго — химизмом почв (предпочитает субстраты с нейтральной или слабощелочной реакцией, которых в рассматриваемом районе почти нет).

На рис. 4а, 4б представлены обобщенные схемы (реконструкция) распределения бриоценоотипов в разные климатические эпохи на склоне юго-восточной экспозиции, ниспадающем к одному из притоков р. Паляваам. Ситуация в теплую климатическую эпоху (межстадиал) отражена для случая более высоких температур в межледниковье по сравнению с современными.

Существующие представления об изменении положения мхов в ландшафте, а также их сосуществования с сосудистыми растениями в разные климатические эпохи основаны на представлениях об освоении растениями полностью оголенных грунтов, образовавшихся на месте растаявшего льда (Jones, Henry, 2003), а также — роли мхов в экосистемах тундр (Turetsky et al., 2012) и их взаимоотношениях с сосудистыми растениями (Gornall et al., 2011; Roux et al., 2012). В соответствующих моделях принимается, что на первой стадии сукцессии на вновь освобожденных грунтах поселяются мхи, которые способствуют последующему произрастанию сосудистых растений за счет увеличения влагоудерживающей способности почвы, снижению pH и увеличению содержания органических веществ. Однако, для

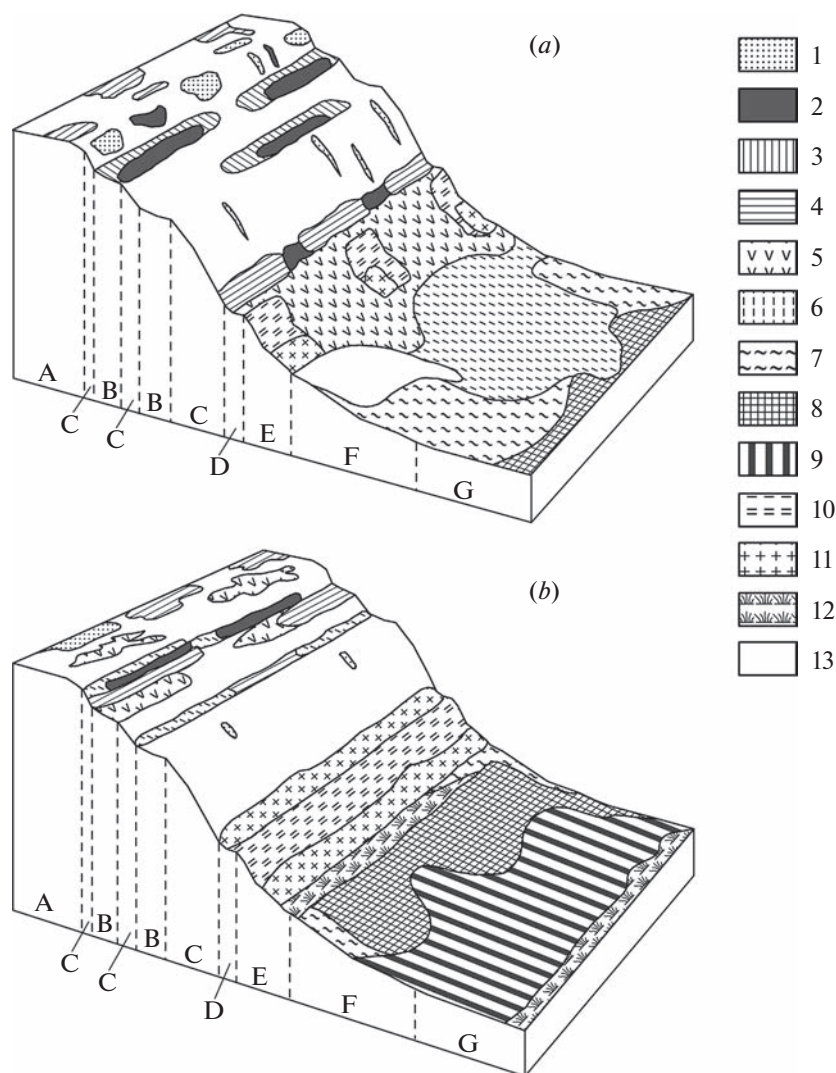


Рис. 4. Распределение бриоценофитов в разные климатические эпохи на склоне юго-восточной экспозиции (реконструкция). Цифры при условных обозначениях — бриоценофиты (1–12), 13 — грунты, не занятые растительностью; элементы склона: А — плоская вершина, В — терраса верхней части склона, С — средняя часть склона, наиболее крутая (или уступ нагорной террасы), с подвижной щебнистой осыпью, D — терраса нижней части денудационного склона, перекрытая рыхлым мелкощебнистым коллювием, E — контактная зона между денудационным и аккумулятивным склоном (шлейфом), F — верхняя и средняя части шлейфа с полосами и пятнами грунта, суглинистые, с небольшой примесью мелкого щебня и дресвы, G — нижняя часть шлейфа, суглинистая. Ситуация в климатические эпохи: а — похолоданий (стадиалов), б — потеплений (межстадиалов).

Fig. 4. Distribution of bryocenotypes in different climatic epochs on the slope of the south-eastern aspect (reconstruction). Numbers with symbols: bryocenotypes (1–12), soils not covered by vegetation (13). Slope elements: A — flat top, B — terrace of the upper part of the slope, C — middle part of the slope, the steepest one (or ledge of the upland terrace), with mobile gravelly scree, D — terrace of the lower part of a denudation slope, covered with a loose fine-grained colluvium, E — contact zone between the denudation and accumulative slope (plume), F — upper and middle parts of the plume with stripes and spots of soil, loamy, with a small admixture of fine gravel and grus, G — lower part of the plume, loamy. The situation in climatic epochs: a — cooling (stadials), b — warming (interstadials).

условий неоледеневавшей или частично оледеневавшей горной страны, каковой является западная часть Чукотского нагорья, необходимо за исходную принять другую точку зрения, а именно: 1) частично освоенных растительностью к началу процесса потепления грунтов, 2) равной со мхами или даже превышающей ее доли сосудистых растений в ландшафте.

О возможных тенденциях в изменении соотношения мхов и сосудистых растений в исследованном нами районе при переходе от холодных климатических эпох к более теплым можно делать вывод на основе диаграмм, приведенных на рис. 3, если при этом за тенденцию принимать изменение проективного покрытия этих двух групп растений в направлении справа налево, т.е. от

максимальной площади, занятой открытыми (незадернованными) грунтами, к минимальной. Нарастание мхов и сосудистых растений на этих диаграммах отражено отдельно для разных местообитаний и склонов различной экспозиции. На хорошо прогреваемых (тип 5, рис. 3a) и геминивальных участках (тип 10, рис. 3b) увеличение проективного покрытия обеих групп происходит параллельно, при постоянно большем проективном покрытии сосудистых растений. В четырех группах (6, 7, 9, 12; рис. 3c, 3d, 3e, 3f соответственно) проективное покрытие мхов увеличивается быстрее, чем сосудистых растений, хотя последние имеют более высокие “стартовые” величины проективного покрытия. Особенно ярко тенденция более интенсивного нарастания мхов прослеживается для типов 9 и 12, которые занимают пойменные террасы.

Приведенная выше модель позволяет сделать вывод, что во всех этих случаях с началом эпохи потепления как мхи, так и сосудистые растения увеличивали занимаемые площади (проективное покрытие). Но поскольку на большей части исследованного района в эпохи похолоданий не было более или менее крупных ледников, то здесь не было процесса освоения территорий “с нуля”, т.е., со стадии полностью свободных от растительности грунтов. На большинстве водоразделов, шлейфов, низких террас в холодные эпохи господствовали не кустарничково-моховые (как это следует из существующих моделей освоения первично оголенных грунтов в полярных районах), а травянистые тундры, выше по склонам переходящие в разреженные группировки сосудистых растений. В первой из этих групп преобладали виды, которые в настоящее время постоянно встречаются на оголенных суглинистых (с небольшой примесью щебня) грунтах, в рытвинах и эрозионных канавах, а также в мелкоземистых “карманах” склонов (*Festuca brachyphylla*, *Poa arctica*, *P. malacantha*, *Carex rupestris*, *Luzula confusa*, *Aconogonon tripterocarpum*, *Artemisia tilesii*). Во второй группе, которая была представлена как на склонах, так и на террасах и плоских вершинах, господствовали растения, успешно противостоявшие постоянному их засыпанию щебнисто-древяным материалом (*Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *A. ochotensis*, *Artemisia glomerata*, *Saxifraga firma*, *Silene stenophylla*). Мхи, как это следует из диаграмм-моделей на рис. 3, в ряде случаев появляются тогда, когда площадь задернованного грунта (сосудистыми растениями) достигает 50–70%. По всей видимости, этим организмам, имеющим низкий порог светового насыщения (Van der Wal et al., 2005), требуется защита от прямых солнечных лучей: таковой является крона кустарничков или кустарников. Так, в условиях пойм — это кустарники *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, *S. alaxensis*, которые образуют достаточно со-

мкнутый полог. Кроме того, в данном случае кустарники способствуют росту мхов в условиях интенсивного аллювиального режима, а также обеспечивают мхам снеговое укрытие. Однако, рост мхов сопровождается замедлением скорости роста сосудистых растений: особенно ярко это проявляется на террасах и ложбинах стока на шлейфах (местообитание 9, рис. 3e). Другая ситуация — в бриоценоטיפах 1 и 2: здесь нарастание проективного покрытия сосудистых растений происходит более интенсивно, чем у мхов, хотя “стартовая” позиция мхов соответствует крайне низкому проективному покрытию сосудистых растений. Особенно наглядно это прослеживается на местообитании 1: проективное покрытие обеих этих групп здесь увеличивается независимо друг от друга, решающее значение при освоении субстратов каждой из этих групп имеет давление среды (для сосудистых растений это упомянутый выше случай противостояния растений интенсивному коллювиальному режиму). При этом небольшие дерновинки мхов формируются в мелкоземистых “карманах” склонов и не контактируют с наземными частями сосудистых растений.

Предполагается (Jones, Henry, 2003), что конкуренция между мхами и сосудистыми растениями не является основным процессом, сопровождающим освоение растениями освободившихся из-под ледника территорий (а в нашем случае — увеличение проективного покрытия от некоторой исходной точки, когда на территории уже были как сосудистые растения, так и мхи). Характеристики жизненного цикла мхов, а также возможность использования ими ограниченных ресурсов выходят на первый план в условиях тундр. Эти положения могут найти подтверждение для растительности некоторых местообитаний исследованного района, в которых происходит одновременное увеличение проективного покрытия мхов и сосудистых растений. Из рис. 1 и 2 видно, что это характерно для условий, когда проективное покрытие сосудистых растений возрастает до величины 60–70%. Дальнейшее увеличение проективного покрытия сосудистых растений контролируется мхами: из диаграмм на рис. 3c–3f следует, что увеличение покрытия мхов сопровождается замедлением интенсивности увеличения проективного покрытия сосудистых растений. По-видимому, мхи в данном случае воздействуют на сосудистые растения посредством регуляции доступной воды, азота и через температуру почвы (Gornall et al., 2011). Мхи, в соответствии с упомянутой точкой зрения, структурируют тундровые сообщества, способствуя, в зависимости от толщины их слоя, поселению либо злаков и разнотравья, либо кустарничков. Нарастание мхов, являющееся результатом повышенной влажности грунтов, ведет к понижению температуры почвы и уменьшению горизон-

та сезонного протаивания. Слой мхов большой толщины препятствует произрастанию трав (в первую очередь, семейства *Poaceae*) и благоприятствует только кустарничкам (сем. *Salicaceae*, в меньшей степени — *Ericaceae*). В этом проявляется стабилизирующая роль мохового покрова (как в ледниковые, так и в межледниковые эпохи), при этом наибольший эффект имеет место на участках среднего по толщине слоя мхов — на местообитаниях, где получают развитие бриоценоотипы 6–8 (водоразделы, шлейфы, низкие нагорные террасы). На участках скопления снега (местообитания и бриоценоотипы 10–12) протаивание мерзлоты происходит интенсивно, здесь наблюдается довольно глубокий сезонно-талый слой,⁴ покрытие мхов невелико, поэтому эффекта стабилизации мхами мерзлых грунтов нет. По всей видимости, нарастание проективного покрытия обеих этих групп до некоторой переломной точки здесь происходит независимо, в процессе освоения грунтов в условиях довольно мощной снежной толщи. После “прохождения” этой точки мхами дальнейшее нарастание дерновины идет под влиянием увеличения доступной воды вследствие большой высоты снежного покрова. Проективное же покрытие сосудистых растений в этом случае уменьшается не столько в силу конкурентного исключения, сколько в результате резкого уменьшения продолжительности вегетационного периода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Взятые вместе закономерности, полученные в данной работе, в целом согласуются с существующим набором эмпирических моделей распределения видового разнообразия и проективного покрытия мхов по градиентам ряда экологических факторов. Однако, полученные закономерности проявляются дифференцированно — в зависимости от экспозиции склона. На склонах разных экспозиций изменение числа видов на градиенте высоты отвечает одной из двух моделей: 1) монотонного уменьшения числа видов к верхнему концу высотного ряда или 2) увеличения числа видов до его середины и последующего монотонного уменьшения этого числа к верхней точке градиента. Проявления высотных закономерностей, носящих климатический характер, корректируются геоморфологической обстановкой: числом местообитаний (микроместообитаний) и подвижностью грунтов на склонах. Проективное покрытие мхов также дифференцированно изменяется в зависимости от экспозиции склона. В целом преобладает тенденция уменьшения этого показателя в верхнем конце высотного градиента, хотя на отдельных участках здесь встреча-

ются моховые ковры с покрытием до 80–90%. Увеличение крутизны поверхности проявляется одинаково на склонах всех экспозиций — в общей тенденции уменьшения числа видов.

Анализ распределения видов по градиенту почвенного увлажнения показал сильное влияние нескольких других факторов — нивальности и гранулометрического состава, которые определяют многовершинность распределения ряда видов. Последнее зависит также и от гетерогенности местообитания, характерной для тундровой зоны, где на небольшой территории пробной площади может встретиться несколько элементов микрорельефа. При оценке распределения видов по градиенту какого-либо фактора на основе экологической шкалы Л.Г. Раменского необходимо принимать во внимание ряд субъективных моментов, связанных с созданием такой шкалы: неравномерность объема исходных групп описаний, на основе которых выводятся стандарты, выбор вариантов ранжированного вариационного ряда для установления такого стандарта и др. Намеченные в пространстве парных факторов две группы бриоценоотипов позволили создать модели (реконструкцию) распределения мхов в ландшафте изученной территории для двух климатических эпох плейстоцен-голоценового времени, опираясь на существующие представления о палеогеографической и палеоботанической обстановках в эпохи похолоданий (стадиалы) и потеплений (межстадиалы). Ключевым моментом такой реконструкции стало представление о разной скорости нарастания мхов и сосудистых растений при переходе от более холодных эпох к более теплым. Решающим фактором в этом процессе является не столько освобождение территории из-под ледников (площади которых были крайне незначительными в западной части Чукотского нагорья), сколько протаивание мерзлоты на склонах с последующей активизацией склоновых (коллювиальных и делювиальных) процессов. Определенные трудности при реконструкции таких палеогеографических условий состоят в необходимости одновременного учета как температурного фона, так и общего увлажнения территории. При постепенном переходе к более теплым межледниковьям освоение растениями территорий начиналось не с полностью оголенных грунтов, а с участков, где уже были как сосудистые растения, так и мхи, причем, доля сосудистых растений (проективное покрытие) на начальный, стартовый момент была иногда существенно выше, чем мхов. В этом проявляется потребность последних в защите от прямых солнечных лучей — функции, которую выполняет полог сосудистых растений. При дальнейшем нарастании мхов они начинают контролировать проективное покрытие и видовой состав сосудистых растений через

⁴ Подробнее об этом см.: Kholod, Konoreva, 2022.

доступность воды и ряд других экологических параметров.

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). Авторы выражают благодарность сотруднице Лаборатории географии и картографии растительности БИН РАН Е.С. Деркач за оформление карты и блок-диаграмм. Авторы признательны рецензентам Ботанического журнала, замечания которых способствовали улучшению качества статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bennike O., Björck S., Böcher J., Hansen L., Heinemeier J., Wohlfarth B. 1999. Early holocene plant and animal remains from North-East Greenland. — *J. Biogeography*. 26 (3): 667–677.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.t01-1-00315.x>
- Bhattarai K.R., Vetaas O.R., Grytness J.A. 2004. Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient. — *J. Biogeography*. 31 (3): 389–400.
<https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.01013.x>
- [Biske] Бискэ С.Ф. 1978. Четвертичные отложения крайнего северо-востока СССР. — Труды института геологии и геофизики. Вып. 383. 114 с.
- Blinnikov M.S., Gaglioti B., Walker D.A., Wooller M.J., Zazula G.D. 2011. Pleistocene graminoid-dominated ecosystems in the Arctic. — *Quaternary Science Reviews*. XXX: 1–24.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.07.002>
- Brassard G.R. 1971. The mosses of northern Ellesmere Island, arctic Canada. I. Ecology and phytogeography, with an analysis for the Queen Elizabeth Islands. — *The Bryologist*. 74 (3): 233–281.
<https://doi.org/10.2307/3241637>
- Elias S.A., Brigham-Grette J. 2007. Late Pleistocene events in Beringia. — In: *Encyclopedia of Quaternary science*. 2. Amsterdam. P. 1057–1066.
<https://doi.org/10.1016/B0-44-452747-8/00132-0>
- [Galanin] Галанин А.А. 2012. Возраст последнего ледникового максимума на северо-востоке Азии. — *Криосфера Земли*. 16 (3): 39–52.
- [Giterman] Гитерман Р.Е. 1985. История растительности Северо-Востока СССР в плиоцене и плейстоцене. — Тр. Геологического ин-та. Вып. 380. М. 96 с.
- [Glushkova] Глушкова О.Ю. 1984. Морфология и палеогеография позднелейстоценовых оледенений Северо-Востока СССР. — *Плейстоценовые оледенения Востока Азии*. Магадан. С. 28–42.
- [Glushkova, Smirnov] Глушкова О.Ю., Смирнов В.Н. 2021. Реконструкция масштабов и морфологических особенностей плейстоценовых оледенений на Северо-Востоке России. — *Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН*. 2: 50–67.
<https://doi.org/10.34078/1814-0998-2021-2-50-67>
- 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. Biogeography*. 34 (11): 1907–1915.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01745.x>
- [Grichuk, Grichuk] Гричук М.П., Гричук В.П. 1960. О приледниковой растительности на территории СССР. — *Перигляциальные явления на территории СССР*. М. С. 66–100.
- Hassel K., Zechmeister H., Prestø T. 2014. Mosses (Bryophyta) and liverworts (Marchantiophyta) of the Zackenberg valley, northeast Greenland. — *Lindbergia*. 37: 66–84.
<https://doi.org/10.25227/linbg.01051>
- Hedenäs L., Bennike O. 2003. Moss remains from the last interglacial at Thule, NW Greenland. — *Lindbergia*. 28 (2): 52–58.
- Jones G.A., Henry G.H.R. 2003. Primary plant succession on recently deglaciated terrain in the Canadian high Arctic. — *J. Biogeography*. 30 (2): 277–296.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00818.x>
- [Kholod] Холод С.С. 2013. Растительность острова Врангеля на градиенте увлажнения. — *Бот. журн.* 98 (7): 828–847.
- [Kholod, Afonina] Холод С.С., Афонина О.М. 2023a. Мхи западной части Чукотского нагорья. 1. Распределение по типам местообитаний и их активность. — *Бот. журн.* 108 (3): 3–29.
<https://doi.org/10.31857/S0006813623030055>. EDN: VQBQJC
- [Kholod, Afonina] Холод С.С., Афонина О.М. 2023b. Мхи западной части Чукотского нагорья. 2. Число видов и проективное покрытие на градиентах экологических факторов. — *Бот. журн.* 108 (4): 3–21.
<https://doi.org/10.31857/S000681362304004X>. EDN: OZZCTE
- 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>
- Kukla G.J., Bender M.L., de Beaulieu J.-L., Bon C., Broecker W.C., Cleveringa P., Gavin J.E., Herbert T.D., Imbrie J., Joulz J., Keigwin L.D., Knudsen K.-L., McManus J.F., Merkt J., Muhs D.R., Müller H., Poore R.Z., Porter S.C., Seret G., Shackleton N.J., Turner C., Tzedakis P.C., Vinograd I.J., 2002. Last interglacial climates. — *Quaternary research*. 58: 2–13.
<https://doi.org/10.1006/qres.2001.2316>
- [Laukhin et al.] Лаухин С.А., Чжимин Ц., Пушкарь В.С., Черепанова М.В. 2006. Последнее оледенение на севере восточной Чукотки и палеоокеанография северной Пацифики. — *Доклады Академии наук*. 411 (3): 405–409.

- Miller G.H., Brigham-Grette J., Alley R.B., Anderson L., Bauch H.A., Douglas M.S.V., Edwards M.E., Elias S.A., Finney B.P., Fitzpatrick J.J., Funder S.V., Herbert T.D., Hinsman L.D., Kaufman D.S., MacDonald D.M., Polyak L., Robock A., Serreze M.C., Smol J.P., Spielhagen R., White J.W.C., Wolfe A.P., Wolff E.W. 2010. Temperature and precipitation history of the Arctic. — *Quaternary science reviews*. 29: 1679–1715. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.03.001>
- [Ramenskii] Раменский Л.Г. 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 335 с.
- 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/10.1111/j.1600-0587.2012.07534.x>
- [Sher] Шер А.В. 1997. Природная перестройка в Восточно-Сибирской Арктике на рубеже плейстоцена и голоцена и ее роль в вымирании млекопитающих и становлении современных экосистем. — *Криосфера Земли*. Сообщение 1. 1 (1): 21–29. Сообщение 2. 1 (2): 3–11.
- [Shpolyanskaya] Шполянская Н.А. 2015. Плейстоцен-голоценовая история развития криолитозоны Российской Арктики “глазами” подземных льдов. М.—Ижевск. 344 с.
- [Tolmachev] Толмачев А.И. 1986. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск. 197 с.
- [Tregubov] Трегубов О.Д. 2009. Геоморфологические, морские и гляциологические барьеры в истории формирования тундровых ландшафтов Чукотки. Мат-лы Междунар. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рождения Д.Г. Панова. Ростов-на-Дону. С. 327–330.
- 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, Pearce I.S.K., Brooker R.W. 2005. Mosses and the struggle for in a nitrogen-polluted world. — *Oecologia*. 142 (2): 159–168. <https://doi.org/10.007/s00442-004-1706-0>
- [Verkhovskaya] Верховская Н.Б. 1986. Плейстоцен Чукотки. Владивосток. 116 с.
- [Washburn] Уошборн А.Л. 1988. Мир холода. Геокриологические исследования. М. 384 с.
- [Young] Янг С.Б. 1978. Фитогеография североамериканской Арктики. — *Арктическая флористическая область* (Доклады, заслушанные на симпозиуме “Флористическое ограничение и разделение Арктики” 8 VII 1975, Ленинград, XII Международный ботанический конгресс. Л. С. 105–126.
- [Yurtsev] Юрцев Б.А. 1981. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. (Проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии). Новосибирск. 168 с.

MOSES OF THE WESTERN PART OF THE CHUKCHI HIGHLANDS.

3. INTERDEPENDENCE OF PERCENT COVER VALUES OF MOSES AND VASCULAR PLANTS

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: sergeikholid@yandex.ru*

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

In previous publications (Kholod, Afonina, 2023a, b) the dependences of the number of moss species and the values of moss percent cover in the western part of the Chukchi Highlands on a number of abiotic factors were considered. This article discusses the interdependence of the percent cover values of mosses and vascular plants in this area. On the slopes of most aspects, an increase in the percent cover values of vascular plants to a value of 65–75% is accompanied by an increase in the percent cover values of mosses (up to 40–70%), which decreases with a further increase in the percent cover values of vascular plants. Two groups of bryocenotypes, one of them being formed on dry, relatively steep slopes of the southern and western aspects with rapidly descending snow, and the other on wet, snow-covered gentle slopes of the northern and eastern aspects, characterize 2 types of natural environments of the Pleistocene-Holocene: cooling with active freezing of loose strata of slopes, and warming with intense permafrost melting and activation of slope processes, respectively. The linear relationship between the values of the percent cover of vascular plants and mosses, on the one hand, and the area of unpaved soil, on the other, is considered as a model of the settlement of soils by mosses during the transition from cold climatic epochs to warm ones. In such transitional epochs, vascular plants have an advantage in the percent cover values at the initial stage, then, with the growth of mosses, the increase in the percent cover values of vascular plants slows down, which is a manifestation of the regulatory influence of mosses through the availability of accessible water and a number of other parameters.

Keywords: mosses, vascular plants, percent cover values, unpaved soil, natural environments, Pleistocene-Holocene, 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). The authors express their gratitude to E.S. Derkach, an employee of the Laboratory of Geography and Cartography of the BIN RAS, for the design of the figures and block diagrams. The authors are grateful to the reviewers of the Botanical Journal, whose comments contributed to improving the quality of the article.

REFERENCES

- Bennike O., Björck S., Böcher J., Hansen L., Heinemeier J., Wohlfarth B. 1999. Early holocene plant and animal remains from North-East Greenland. — *J. Biogeography*. 26 (3): 667–677.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.t01-1-00315.x>
- Bhattarai K.R., Vetaas O.R., Grytness J.A. 2004. Fern species richness along a central Himalayan elevational gradient. — *J. Biogeography*. 31 (3): 389–400.
<https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.01013.x>
- Biske S.F. 1978. Четвертичные отложения крайнего северо-востока СССР. [Quaternary deposits of the extreme north-East of the USSR]. — *Trudy instituta geologii i geofiziki*. 383. 114 p. (In Russ.).
- Blinnikov M.S., Gaglioti B., Walker D.A., Wooller M.J., Zazula G.D. 2011. Pleistocene graminoid-dominated ecosystems in the Arctic. — *Quaternary Science Reviews*. XXX: 1–24.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.07.002>
- Brassard G.R. 1971. The mosses of northern Ellesmere Island, arctic Canada. I. Ecology and phytogeography, with an analysis for the Queen Elizabeth Islands. — *The Bryologist*. 74 (3): 233–281.
<https://doi.org/10.2307/3241637>
- Elias S.A., Brigham-Grette J. 2007. Late Pleistocene events in Beringia. — In: *Encyclopedia of Quaternary science*. 2. Amsterdam. P. 1057–1066.
<https://doi.org/10.1016/B0-44-452747-8/00132-0>
- Galanin A.A. 2012. Vozrast poslednego lednikovogo maksimuma na severo-vostoke Azii. [Age of the last glacial maximum in Northeast Asia]. — *Kriosfera Zemli*. 16 (3): 39–52 (In Russ.).
- Giterman R.E. 1985. Istoriya rastitel'nosti Severo-Vostoka SSSR v pliocene i pleistocene. [Vegetation history of the North-East of the USSR in the Pliocene and Pleistocene]. — *Trudy' Geologicheskogo instituta*. 380. Moscow. 96 p. (In Russ.).
- Glushkova O.Y. 1984. Morfologiya i paleogeografiya pozdneplejstocenovy'kh oledeneni' Severo-Vostoka SSSR. [Morphology and paleogeography of the Late Pleistocene glaciations of the North-East of the USSR]. — *Pleistocenovy'e oledeneniya Vostoka Azii*. Magadan. P. 28–42 (In Russ.).
- Glushkova O.Y., Smirnov V.N. 2021. Rekonstrukciya masshtabov i morfologicheskikh osobennostej plejstocenovy'kh oledeneni' na Severo-Vostoke Rossii. [Reconstruction of the scale and morphological features of Pleistocene glaciations in the North-East of Russia]. — *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo centra DVO RAN*. 2: 50–67 (In Russ.).
<https://doi.org/10.34078/1814-0998-2021-2-50-67>
- 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. Biogeography*. 34 (11): 1907–1915.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01745.x>
- Grichuk M.P., Grichuk V.P. 1960. O prilednikovoy rastitel'nosti na territorii SSSR. [About the glacial vegetation on the territory of the USSR]. — *Periglacial'ny'e yavleniya na territorii SSSR*. Moscow. P. 66–100 (In Russ.).
- Hassel K., Zechmeister H., Prestø T. 2014. Mosses (Bryophyta) and liverworts (Marchantiophyta) of the Zackenberg valley, northeast Greenland. — *Lindbergia*. 37: 66–84. <https://doi.org/10.25227/linbg.01051>
- Hedenäs L., Bennike O. 2003. Moss Remains from the Last Interglacial at Thule, NW Greenland. — *Lindbergia*. 28 (2): 52–58.
- Jones G.A., Henry G.H.R. 2003. Primary plant succession on recently deglaciated terrain in the Canadian high Arctic. — *J. Biogeography*. 30 (2): 277–296.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00818.x>
- Kholod S.S. 2013. Vegetation of Wrangel Island on a moisture gradient. — *Bot. Zhurn*. 98 (7): 828–847 (In Russ.).
- Kholod S.S., Afonina O.M. 2023a. Mosses of the western part of the Chukchi Highlands. 1. Distribution by habitat types and their activity. — *Bot. Zhurn*. 108 (3): 3–29 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813623030055>. EDN: VQBQJC
- Kholod S.S., Afonina O.M. 2023b. Mosses of the western part of the Chukchi Highlands. 2. The number of species and the cover on gradients of environmental factors. — *Bot. Zhurn*. 108 (4): 3–21 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S000681362304004X>. EDN: OZZCTE
- 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>
- Kukla G.J., Bender M.L., de Beaulieu J.-L., Bon C., Broecker W.C., Cleveringa P., Gavin J.E., Herbert T.D., Imbrie J., Jouzel J., Keigwin L.D., Knudsen K.-L., McManus J.F., Merkt J., Muhs D.R., Müller H., Poore R.Z., Porter S.C., Seret G., Shackleton N.J., Turner C., Tzedakis P.C., Vinograd I.J., 2002. Last interglacial climates. — *Quaternary research*. 58: 2–13.
<https://doi.org/10.1006/qres.2001.2316>
- Laukhin S.A., Chzhimin Tz., Pushkar' V.S., Cherepanova M.V. 2006. The last glaciation in the north of Eastern Chu-

- kotka and paleoceanography of the Northern Pacific. — *Doklady Akademii nauk*. 411 (3): 405–409 (In Russ.).
- Miller G.H., Brigham-Grette J., Alley R.B., Anderson L., Bauch H.A., Douglas M.S.V., Edwards M.E., Elias S.A., Finney B.P., Fitzpatrick J.J., Funder S.V., Herbert T.D., Hinsman L.D., Kaufman D.S., MacDonald D.M., Polyak L., Robock A., Serreze M.C., Smol J.P., Spielhagen R., White J.W.C., Wolfe A.P., Wolff E.W. 2010. Temperature and precipitation history of the Arctic. — *Quaternary science reviews*. 29: 1679–1715. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.03.001>
- Ramenskii L.G. 1971. *Izbranny'e raboty. Problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova*. [Selected works. Problems and methods of studying vegetation cover.]. Leningrad. 335 p. (In Russ.).
- 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/10.1111/j.1600-0587.2012.07534.x>
- Sher A.V. 1997. Prirodnaya perestroika v Vostochno-Sibirskoi Arktike na rubezhe pleystotsena i golotsena i ee rol' v vy'mirani mlekopitayushchikh i stanovlenii sovremennykh ekosistem. [Natural restructuring in the East Siberian Arctic at the turn of the Pleistocene and Holocene and its role in the extinction of mammals and the formation of modern ecosystems]. — *Kriosfera Zemli*. Soobshchenie 1. 1 (1): 21–29. Soobshchenie 2. 1 (2): 3–11 (In Russ.).
- Shpolyanskaya N.A. 2015. Pleystotsen-golotsenovaya istoriya razvitiya kriolitozony Rossiiskoi Arktiki “glazami” podzemnykh l'dov. [Pleistocene-Holocene history of the development of the cryolithozone of the Russian Arctic through the “eyes” of underground ice.]. Moscow-Izhevsk. 344 p. (In Russ.).
- Tolmachev A.I. 1986. *Metody sravnitel'noy floristiki i problemy florigeneza*. Novosibirsk. [Methods of comparative floristics and problems of florogenesis]. Novosibirsk. 197 p. (In Russ.).
- Tregubov O.D. 2009. Geomorfologicheskie, morskoe i glaciologicheskie bar'ery v istorii formirovaniya tundrov'kh landshaftov Chukotki. [Geomorphological, marine and glaciological barriers in the history of the formation of tundra landscapes of Chukotka.]. In.: *Materialy mezhdunarodnoy nauchnoy konfrentsii, posvyashhennoi 100-letiyu so dnya rozhdeniya D.G. Panova*. Rostov-na-Donu. P. 327–330 (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, Pearce I.S.K., Brooker R.W. 2005. Mosses and the struggle for in a nitrogen-polluted world. — *Oecologia*. 142 (2): 159–168. <https://doi.org/10.007/s00442-004-1706-0>
- Verkhovskaya N.B. 1986. Pleystotsen Chukotki. [Pleistocene of Chukotka.]. Vladivostok. 116 p. (In Russ.).
- Washburn A.L. 1988. *Geocryology*. Moscow. 384 p. (In Russ.).
- Young S.B. 1978. Fitogeografiya severoamerikanskoy Arktiki. [Phytogeography of the North American Arctic]. In.: *Arkticheskaya floristicheskaya oblast' (Doklady, zaslushanny'e na simpoziume “Floristicheskoe ogranichenie i razdelenie Arktiki” 8 VII 1975, Leningrad, XII Mezhdunarodny'i botanicheskii kongress*. Leningrad. P. 105–126 (In Russ.).
- Yurtsev B.A. 1981. Reliktovye stepnye komplekсы Severo-Vostochnoi Azii. (Problemy rekonstruktsii kriokseroticheskikh landshaftov Beringii). [Relict steppe complexes of Northeast Asia. (Problems of reconstruction of cryoxerotic landscapes of Beringia)]. Novosibirsk. 168 p. (In Russ.).