

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В. Л. КОМАРОВА

**РАСТЕНИЯ И ГРИБЫ
ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЬ
СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ**



Санкт-Петербург
2015

УДК
ББК

Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха, О. М. Афонина, А. Д. Потемкин, Е. Н. Патова, Д. А. Давыдов, В. М. Андреева, М. П. Журбенко, Л. А. Конорева, И. В. Змитрович, О. Н. Ежов, А. Г. Ширяев, И. Ю. Кирцидели. **Растения и грибы полярных пустынь северного полушария.** Санкт-Петербург: изд-во, «МАРАФОН» 2015. 320 с.

Зона полярных пустынь — самая северная, маргинальная на широтном профиле, и самая маленькая из всех природных зон. В настоящее время для нее известны следующие величины видового богатства: сосудистые растения — 122 вида, мхи — 270, печеночники — 98, почвенные цианопрокариоты и эукариотные водоросли — 349, напочвенные лишайники — 321, лихенофильные грибы — 108, агарикоидные грибы — 31, афиллофороидные грибы — 24, почвенные микромицеты — 129 видов. Несмотря на циркумполярное распространение большинства видов, величины видового богатства всех групп варьируют, как в пределах 3 геоботанических провинций, так и по отдельным архипелагам и островам в их составе. Флору сосудистых растений всей зоны можно считать установленной, величины видового богатства для листостебельных мхов, печеночников и напочвенных лишайников, вероятно, близки к максимальным, а для получения представления о числе видов остальных споровых необходимы дальнейшие исследования. Однако для многих островов инвентаризация состава организмов далека от завершения либо отсутствует.

Монография рассчитана на специалистов в области биологических наук (ботаников, микологов, лишенологов, флористов, геоботаников), географии и экологии, занимающихся изучением биоразнообразия, интересующихся вопросами полярной биологии и экологии, а также проблемами охраны окружающей среды, в том числе природы экстремальных арктических биомов. Книга будет полезна для преподавателей университетов, аспирантов и студентов биологических факультетов, специалистов, работающих в биологических лабораториях научно-исследовательских и образовательных учреждений, работников заповедников, а также широкого круга читателей, интересующихся полярными и арктическими исследованиями.

Библиогр.- 572 назв. (в том числе 330 на иностр. яз.). Табл. 35, ил. 64.

Ответственный редактор
докт. биол. наук Н. В. Матвеева
Секретарь
канд. биол. наук Л. Л. Заноха

Рецензенты:
докт. биол. наук А. Е. Коваленко
докт. биол. наук О. И. Сумина

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) и Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» в Российской Федерации и National Science Foundation в США.

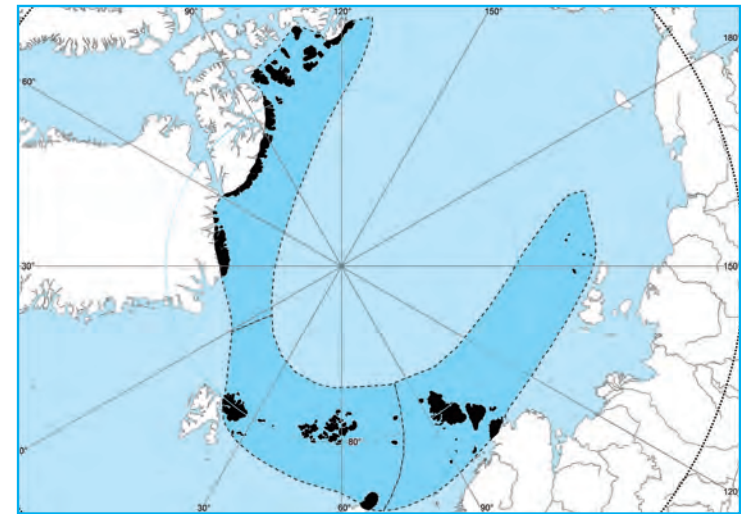
Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 15-04-07031, не подлежит продаже.

М----- без объявления

© Коллектив авторов
© БИН РАН

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE

PLANTS AND FUNGI OF THE POLAR DESERTS IN THE NORTHERN HEMISPHERE



Saint Petersburg

2015

ISBN

N. V. Matveyeva, L. L. Zanolka, O. M. Afonina, A. D. Potemkin, E. N. Patova, D. A. Davydov, V. M. Andreeva, M. P. Zhurbenko, L. A. Konoreva, I. V. Zmitrovich, O. N. Ezhov, A. G. Shiryaev, I. Yu. Kirtsideli. **Plants and fungi of the polar deserts in the northern hemisphere. Saint-Petersburg:** Publishing, "МАРАФОН" 2015. 320 p.

The polar deserts is the northernmost marginal zone at the latitudinal gradient and the smallest one of the all natural zones. Presently the following values of species richness are known for that territory: vascular plants – 122 species, mosses – 270, liverworts – 98, soil cyanoprokaryotes and eukaryotic algae – 349, terrestrial lichens – 321, lichenophilous fungi – 108, basidiomycetes: agaricoid – 31 and aphylophoroid – 24, soil micromycetes – 129. The species numbers of all groups vary both in three geobotany provinces and various archipelagos as well as on the islands within the latters in spite of the circumpolar distribution of the great majority of the species. It is possible to state that the numbers of vascular plant species for the whole zone is ascertained completely, that of mosses, liverworts and terrestrial lichens is close to that, while the study of the other cryptogams is urgently necessary. However the inventory of all groups is far from completion or even absent for many islands.

The monograph is intended for specialists in the field of biological sciences (botanists, mycologists, lichenologists, florists, geobotanists), geography and ecology, involved in the study of biodiversity with an interest in the polar biology and ecology, as well as in the problems of environmental protection, including the nature of extreme arctic biomes. The book will be useful for the university professors and students of biological departments, professionals working in biological laboratories, research and educational institutions, staff of reserves as well as a wide range of readers interested in the polar and Arctic researches.

Ref. – 572 (incl. 330 foreign lang.). Tables 35, ill. 64.

Editor in chief
doct. sci. of biology N. V. Matveyeva

Secretary
cand. biol. sci. L. L. Zanolka

Reviewers
doct. sci. of biology A. E. Kovalenko
doct. sci. of biology O. I. Sumina

The researches have been performed with the financial support by Russian foundation of fundamental researches (RFFR), the program of the Presidium of the Russian academy of sciences «Biodiversity» and USA National Science Foundation.

The publishing have been put into practice due to the support of the RFFR project N 15–04–07031.

©
© BIN RAS

ISBN

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие (Н. В. Матвеева)	7
Полярные пустыни – маргинальная природная зона на глобальном широтном градиенте (Н. В. Матвеева)	10
География и природные условия полярных пустынь северного полушария (Н. В. Матвеева)	13
Растения и грибы полярных пустынь северного полушария	
Сосудистые растения (Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха)	35
Мхи (О. М. Афонина)	75
Печеночники (А. Д. Потемкин, Н. В. Матвеева)	117
Цианопрокариоты и водоросли (Е. Н. Патова, Д. А. Давыдов, В. М. Андреева)	133
Напочвенные лишайники (М. П. Журбенко, Л. А. Конорева)	167
Лихенофильные грибы (М. П. Журбенко)	195
Агарикоидные грибы (Basidiomycota, Agaricomycetes) (И. В. Змитрович, О. Н. Ежов)	213
Афиллофороидные грибы (Basidiomycota, Aphylophorales) (А. Г. Ширяев)	229
Микроскопические грибы в почвах и грунтах (И. Ю. Кирицидели)	242
Критерии для диагностики зонального статуса полярных пустынь (Н. В. Матвеева)	255
Благодарности	273
Список литературы	275
Индекс латинских названий	299
Сведения об авторах	319

CONTENT

Preface (<i>N. V. Matveyeva</i>)	7
Polar deserts – marginal nature zone at the global latitudinal gradient (<i>N. V. Matveyeva</i>)	10
Geography and environments of the polar deserts of the northern hemisphere (<i>N. V. Matveyeva</i>)	13
Plants and fungi of the polar deserts in the northern hemisphere	
Vascular plants (<i>N. V. Matveyeva, L. L. Zanolka</i>)	35
Mosses (<i>O. M. Afonina</i>)	75
Liverworts (<i>A. D. Potemkin, N. V. Matveyeva</i>)	117
Cyanoprokaryotes and algae (<i>E. N. Patova, D. A. Davydov,</i> <i>V. M. Andreeva</i>)	133
Terrestrial lichens (<i>M. P. Zhurbenko, L. A. Konoreva</i>)	167
Lichenicolous fungi (<i>M. P. Zhurbenko</i>)	195
Agaricoid fungi (Basidiomycota, Agaricomycetes) (<i>I. V. Zmitrovich,</i> <i>O. N. Ezhov</i>)	213
Aphyllorphoroid fungi (Basidiomycota, Aphyllorphorales) (<i>A. G. Shiryaev</i>)	229
Microfungi in soils and grounds (<i>I. Yu. Kirtsideli</i>)	242
Criteria for the diagnostic of the polar desert zonal status (<i>N. V. Matveyeva</i>)	255
<i>Acknowledgements</i>	273
<i>References</i>	275
<i>Index of Latin names</i>	299
<i>Information about the authors</i>	319

ПРЕДИСЛОВИЕ

PREFACE

Полярные пустыни занимают краевое положение в климатическом спектре Земли, где условия существования организмов можно считать экстремальными для жизни вообще. Именно поэтому полярнопустынные экосистемы представляют интерес не только с географической, но и с общебиологической точки зрения — из-за специфики жизни в маргинальных, периферийных состояниях в условиях природного, естественного «острого эксперимента», аналогично возможностям жизни в горячих источниках, в глубоких пещерах, на ледниках в высокогорьях и больших глубинах в океанах. Изучение биологических явлений и процессов в таких экстремальных условиях позволяет более четко осветить многие экологические проблемы, выявить специфику и потенциал жизни на нашей планете, а также ее устойчивость к всевозможным стрессам, как природным, так и техногенным. Несмотря на сильную обедненность состава организмов, полярные пустыни издавна привлекали внимание биологов благодаря своеобразию форм роста растений и характерной структуре слагаемых ими сообществ. Однако конкретных сведений даже о составе всех компонентов, не говоря уже о специфике физиологических процессов, характере ценологических взаимоотношений между организмами различных групп, по-прежнему крайне мало.

Удаленность и труднодоступность районов полярных пустынь северного полушария, представленных преимущественно на островах Арктического бассейна, были и остаются основным препятствием изучения их биоты. Не слишком интенсивное на протяжении всего периода, начиная с 1920-х гг., их исследование несколько оживилось в самом конце XX — начале XXI века благодаря поддержке ряда научных проектов, как в Российской, так и в зарубежной Арктике, в рамках национальных фондов (Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) и Программ Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» в Российской Федерации) и National Science Foundation в США, в которых участвовали авторы монографии. По сравнению с предыдущими исследованиями не только расширилась география полевых работ, но и увеличилось число изученных групп организмов. Были получены новые данные о составе почвенных цианобактерий и зеленых водорослей, микромицетов, афиллофороидных и агарикиоидных грибов, лишайников и лишайнофильных грибов, мохообразных (мхов и печеночников) и даже сосудистых растений. Анализ этих материалов, а также информации, доступной из литературных источников, и стал предметом данной монографии.

Полнота выявления разных групп и охват районов были различны, поэтому, несмотря на циркумполярное распространение большинства видов, величины таксономического богатства каждой группы варьируют как в пределах 3 геоботанических провинций, выделяемых в этой зоне, так и по отдельным архипелагам и островам. Причинами этого можно назвать разную степень выявления (ос-

новая); различия в долготном распространении некоторых таксонов, особенно сосудистых растений; размеры обследованных территорий и их широтное расположение (флоры более южных районов и больших территорий всегда богаче); химический и механический состав грунтов. Все это необходимо иметь в виду при оценке уровня флористического богатства и при проведении любых сравнений. В частности, исходя из первого пункта, делать окончательные выводы об уровне секторных различий в составе флоры все еще преждевременно.

В предлагаемой коллективной монографии (с авторскими разделами) в едином ключе сделан анализ 10 групп (растений, грибов, цианопрокариот), что дает возможность выявить как общие черты таксономического разнообразия, так и варьирование состава и богатства организмов каждой группы и их участия в формировании растительного покрова зоны полярных пустынь.

Хотя недостаток данных о растительности полярных пустынь не позволяет объективно оценить встречаемость и обилие видов в сообществах на всем циркулярном пространстве, определенные закономерности в распространении таксонов разных групп и в их распределении в ландшафте все же просматриваются, что и проанализировано для всех групп в соответствующих главах.

Первые итоги изучения таксономического разнообразия полярных пустынь были подведены в 1970–1980-х гг. в 2 классических монографиях — Е. С. Короткевича (1972) и В. Д. Александровой (1983). В первой работе была информация о флористическом составе (терминология того времени) разных групп организмов (бактерий, грибов, водорослей, лишайников, мхов и сосудистых растений) в полярнопустынных ландшафтах обоих полушарий. Но данные, в том числе и для полярных пустынь северного полушария, были довольно скудные: общие цифры богатства и немногие названия самых распространенных видов (Короткевич, 1972). В монографии В. Д. Александровой (1983) основное внимание было уделено описанию растительности полярных пустынь в пределах СССР. Наиболее детально, по собственным материалам, с таблицами геоботанических описаний, зарисовками горизонтальной и вертикальной структуры, охарактеризована растительность о-ва Александры (Земля Франца-Иосифа). Небольшая информация имела для островов Гукера, Мейбел (Сафронова, 1981а, 1983) и Хейса (Толмачев, Шухтина, 1974). Намного скромнее (уместились на одной странице) были литературные данные о растительности о-ва Виктория (по данным Л. С. Говорухи, 1970) и северной оконечности Новой Земли — статья А. И. Толмачева (1936). Несколько больше информации к тому времени было о флоре и растительности Сибирского сектора: по архипелагу Северная Земля (Короткевич, 1958; Сафронова, 1976, 1981б), мысу Челюскин (Матвеева, Чернов, 1976; Матвеева, 1979; Сафронова, 1979) и о-ву Беннета в архипелаге Де-Лонга (Картушин, 1963; Семенов, 1968; Сиско, 1970). Но только для мыса Челюскин были приведены подробные описания стационарных участков и некоторых наиболее распространенных сообществ с полным (и довольно богатым) перечнем видов, включая сосудистые растения, мохообразные и лишайники (Матвеева, 1979). Все эти материалы по растительности были достаточно подробно представлены в монографии В. Д. Александровой (1983), но список из 93 видов (в виде таблицы) включал только сосудистые растения. После этого были опубликованы десятки статей с аннотированными списками по разным группам таксонов для конкретных пунктов и районов этой зоны, а также геоботанические описания в отдельных регионах (островах, архипелагах).

В представляемой монографии приведены и проанализированы как все опубликованные данные, так и оригинальные материалы авторов, которым посчаст-

ливилось посетить такие районы зоны полярных пустынь в Российской и зарубежной Арктике, как Земля Франца-Иосифа (О. Н. Ежов, И. Ю. Кирицели), Северная Земля (Л. Л. Заноха, М. П. Журбенко, Н. В. Матвеева, А. Г. Ширяев), мыс Челюскин (Н. В. Матвеева, А. Г. Ширяев), Северо-Восточная Земля (Д. А. Давыдов, Л. А. Конорева, Н. В. Матвеева), острова Амунд-Рингнес и Элlef-Рингнес (Н. В. Матвеева). Подобного издания как по полноте охвата групп организмов и детальности анализа их состава, так и по районам исследований в пределах зоны полярных пустынь, в мире нет.

Если оценка биологического разнообразия Арктики в целом далека от завершения, то полярные пустыни в этом смысле — все еще большое белое пятно. Лучшее всего в этой зоне выявлены сосудистые растения (около 40 пунктов), беднее информация о составе бриофитов, грибов и лишайников (18–25), меньше всего сведений по почвенным водорослям и микромицетам (3–5).

Итоги анализа состава и распределения растений и грибов на самых северных пределах суши свидетельствуют о том, что изучение такого интереснейшего природного феномена, как полярные пустыни, ни в коем случае нельзя считать законченным. Напротив, по-прежнему остается актуальным получение данных для большого числа островов Арктического бассейна.

SUMMARY

Polar deserts occupy the marginal position in climatic gradient of the Earth, where the conditions for existence of all organisms can be considered extreme for the life in general. It is from this positions polar desert ecosystems are of a great interest not only geographically, but also with the general biological point of view — a unique feature of life in peripheral conditions in terms of natural «acute experiment», similar to the chance of life in such extreme environments as in hot springs, deep caves, glaciers in the high mountains, or oceanic depths. The study of biological phenomena and processes in such extreme conditions enable us to highlight a lot of environmental problems and to reveal the specificity and potential of life on our planet, as well as its resistance to all kinds of stresses, both natural and man-made.

Despite the strong poverty of organism numbers, polar deserts were attractive for biologists due to the specificity of plant life, growth forms and the structure of plant communities. The remoteness of the polar desert territories in the northern hemisphere, represented mainly on the islands of the Arctic basin, has been and still remains as the major barrier to study their biota. In spite of this fact the data of the composition of various groups of organisms (vascular plants, mosses, liverworts, eukaryotic algae and cyanoprokaryotes, lichens, various fungi groups) have been got in particular in the course of last decades. In this monograph 10 groups (plants, cyanoprokaryotes and fungi) have been analyzed in the unified manner, which makes it possible to reveal both similarities and differences in their taxonomical richness and contribution into plant community forming and functioning.

© Н. В. Матвеева
N. V. Matveyeva

ПОЛЯРНЫЕ ПУСТЫНИ — МАРГИНАЛЬНАЯ ПРИРОДНАЯ ЗОНА НА ГЛОБАЛЬНОМ ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ

POLAR DESERTS — MARGINAL NATURE ZONE AT THE GLOBAL LATITUDINAL GRADIENT

Один из объектов интереса натуралистов, изучающих феномен существования организмов на пределе жизни, — высокоширотные ландшафты в приполюсных частях глобального теплового градиента в обоих полушариях. Их отличительная особенность — большие пространства оголенных грунтов с крайне разреженной растительностью. Неудивительно, что в начале прошлого века для них был предложен термин «пустыня», а точнее «холодная пустыня», который ввел С. Пассарге (Passarge, 1920). Позднее многие исследователи высказывали различные точки зрения относительно смысла, номенклатуры и наименования «маргинальных» территорий нашей планеты. В данной работе мы обсуждаем только одну из них, простирающуюся вокруг северного полюса, и только применительно к ней используем термин «полярные пустыни».

До сих пор нет зонального деления Арктики, принятого всеми арктическими исследователями. По ряду вопросов дискуссии идут постоянно, в том числе и в последнее десятилетие. Среди них — зональный статус самых северных участков суши, обсуждаемый в отечественной литературе с 1930-х гг., начиная с работ классика российского тундроведения Б. Н. Городкова (1935, 1958а, б), который называл их арктическими пустынями. А. А. Григорьев (1939, 1970) в пределах арктического пояса выделял высокоарктическую (температура самого теплого месяца ниже 0 °С) и внешнеарктическую (0–5 °С) зоны. Первая, где средние температуры всех месяцев ниже 0 °С, а вода господствует в твердой фазе, наиболее точно отвечает понятию «ледяная зона», или «зона вечного мороза». В этой зоне, полностью расположенной в Центральном Арктическом бассейне, суши нет, поэтому она останется за пределами данной книги. То, что к северу от зоны тундр можно выделять ледяную зону, отмечал и Л. С. Берг (1947), однако в своей монографии в число природных зон он ее не включил.

Правомочность выделения самой северной, экстремальной по всем признакам, территории суши в самостоятельную единицу зонального деления наиболее последовательно отстаивали В. Д. Александрова (1950, 1971, 1977б, 1979, 1983) и Е. С. Короткевич (1958, 1972), которые с разницей в десятилетие подвели итоги изучения флоры, растительности и отчасти животного мира этой зоны в двух монографиях (Короткевич, 1972; Александрова, 1983).

Однако были и другие точки зрения. А. Г. Исаченко (1985), используя термин «зона», выделял ледниковые и полярнопустынные ландшафты как подтипы арктических, наряду с аркто-, типично- и южнотундровыми, соответствующими подзонам тундровой зоны. Крупнейший специалист по флоре Арктики Б. А. Юрцев считал, что по флористическим критериям оснований выделять полярные пустыни в ранге зоны нет, и в статусе подзоны высокоарктических тундр включал их в тундровую зону (Юрцев и др., 1978; Yurtsev, 1994). Но иногда географы

и геоботаники трактовали зону полярных пустынь слишком широко. Например, Б. Н. Городков (1958а, б) относил к ней весь о-в Врангеля, который позднее все исследователи включали в зону тундр.

За исключением О. Норденшельда (Nordenskjöld, Mecking, 1928), зарубежные ботаники зональный статус полярных пустынь восприняли не сразу. В американском тундроведении длительное время существовало деление лишь на высокую (high) и низкую (low) Арктику (Polunin, 1951). В первую попадали как полярные пустыни, так и северные окраины тундр. Но вот известный почвовед Д. Тедров (Tedrow, 1977) на примере почв обосновывал правомочность рассмотрения полярных пустынь в качестве самостоятельной зоны. Со временем эту позицию приняли и ботаники, работавшие как в Канадской Арктике (Young, 1971; Bliss, 1981, 1988; Edlund, 1983, 1986, 1987; Edlund, Alt, 1989), так и в Гренландии (Holmen, 1957; Bay, 1997) и на Шпицбергене (Elvebakk, 1985, 1990). Однако нередко в зону полярных пустынь включали территории, где крайняя разреженность покрова имела не макроклиматические, а локальные эдафические или орографические причины. Например, в Канадском арктическом архипелаге к ней относили о-в Девон, где полярнопустынные сообщества развиты только на повышенном (до 400 м¹) плато, занимающем его большую часть, а также о-в Корнуолис (Bliss, 1981), где разреженность растительного покрова обусловлена преобладанием щебнистых россыпей доломитов, на которых обычны многие тундровые виды (личное наблюдение Н. В. Матвеевой в 1989 г.).

В основе периодически возникающей дискуссии о названиях и объеме единиц зонального деления высокоширотной территории лежат как недостаточность критериев, предлагаемых для широтной дифференциации, так и малое количество фактических данных о ее живом покрове. В последние полтора десятилетия разногласия по этому поводу активизировались в сообществе северных ботаников в связи с созданием циркумполярной карты растительности Арктики. Невозможность достичь консенсуса привела к тому, что в легенде к карте (CAVM Team, 2003), подготовленной международным коллективом из 7 стран, все широтные полосы к северу от границы леса названы зонами, которым в разных версиях присвоены цифры (1–5) или латинские буквы (от А до Е). Полярные пустыни на ней обозначены как зона 1 (А).

Понятие «зона» отражает сложное природное явление, обусловленное неравномерной теплообеспеченностью различных участков земной поверхности. Сила и характер воздействия макроклиматической среды на разные части ландшафта неодинаковы, поэтому те или иные биологические составляющие имеют разное значение при зональной диагностике. Не отрицая важности других параметров живого покрова и биоты, мы полагаем, что именно ботанические критерии наиболее важны при разграничении зон. И ведущая роль, несомненно, принадлежит растительному покрову, который в наибольшей степени концентрирует совместное воздействие климатических и эдафических факторов и обладает наибольшими эдификаторными свойствами и физиономичностью в сравнении со всеми остальными компонентами. Исторически именно его характеристики и лежали в основе разграничения природных зон.

Зона полярных пустынь была выделена по физиономическим признакам растительного покрова в то время, когда данных о составе и структуре сообществ почти не было. Основанием для отделения самой северной территории Арктики от зоны тундр послужило общее впечатление о разреженности покрова и бед-

¹Здесь и далее в аналогичных случаях приводятся высоты над уровнем моря.

ности состава высших сосудистых растений. Так, последовательный сторонник самостоятельного зонального статуса полярных пустынь В. Д. Александрова (1983) использовала для проведения их южной границы как флористические показатели, в частности северные пределы распространения некоторых таксонов надвидового (например сем. *Cyperaceae*) и видового (*Carex stans*) уровней, а также жизненных форм (кустарничков), так и структуру растительных сообществ (высокая разреженность покрова и несомкнутость корневых систем сосудистых растений в зональных сообществах).

До публикации В. Д. Александровой (1983) растительность полярных пустынь в Российской Арктике была достаточно подробно описана на о-ве Александры в архипелаге Земля Франца-Иосифа (Александрова, 1977а, 1981) и на мысе Челюскин (Матвеева, 1979). После выхода в свет монографии, в которой были учтены все известные к тому времени материалы по растительности полярных пустынь в пределах Российской Арктики, было опубликовано совсем мало статей, в которых имелась хотя бы краткая характеристика сообществ (Ходачек, 1986; Сафронова, Ходачек, 1989; Матвеева, 2010). Исключением можно считать детальное описание растительности о-ва Большевик в архипелаге Северная Земля с большим числом таблиц с геоботаническими описаниями и иллюстраций (Матвеева, 2006). Несколько больше работ появилось по зарубежной Арктике (Bay, 1997; Bell, Bliss, 1980; Bliss, Svoboda, 1984; Bliss et al., 1984; Edlund, 1980; Edlund, Alt, 1989), но только в недавней работе по о-ву Элlef-Рингнес (Канадский арктический архипелаг) приведены описания с полными списками видов немногих стационарных площадок (Vohnlanthen et al., 2008). Краткие сведения о растительном покрове имелись в более многочисленных флористических публикациях (их обзор сделан в соответствующих разделах данной монографии).

Для выработки критериев правомочности выделения самой северной полосы суши в самостоятельную зону, оценки положения ее южной границы и дальнейшего районирования, а также для выявления ценотического разнообразия очевидна необходимость не только углубления фитоценологических исследований, но и расширения их географии. При явной недостаточности данных по растительности, для этих целей очень важна информация о таксономическом разнообразии разных групп организмов и их распределении в циркумполярном пространстве.

SUMMARY

The high-latitude polar landscapes in both hemispheres are of the great interest for the naturalists who study the phenomenon of the existence of organisms at the limit of life. Their distinguishing feature is a large space of bare grounds with very sparse plant cover. The term “cold desert” was proposed by S. Passarge (1920) for such landscapes at the beginning of the XX century. Later, there were different point of views concerning the nomenclature and name of these “marginal” areas of our planet. In this paper we discuss only the territories extending around the North Pole. There is still no zonal subdivision of the Arctic accepted by all Arctic explorers. We follow the ideas by V. D. Aleksandrova who considered the northernmost region as a natural zone and use for it the name polar desert zone which she divided into three geobotanical provinces: Barentz, Siberian and Canadian. The information on the vegetation of the polar desert zone is insufficient to substantiate the competency to consider the northernmost strip of land as an independent zone, to define its southern border and to have sufficient grounds for further subdivision. The data on the taxonomic diversity of different groups of organisms and their distribution within the circumpolar space are of great importance for these purposes.

ГЕОГРАФИЯ И ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЬ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ

GEOGRAPHY AND ENVIRONMENTS OF THE POLAR DESERTS OF THE NORTHERN HEMISPHERE

Территория. Полярные пустыни — это северная, маргинальная на широтном профиле и самая маленькая природная зона на Земном шаре, площадь ее суши всего 160 775 км² (для сравнения: площадь всех островов Арктики — 3 842 600 км²). Основная причина столь малых ее размеров, несомненно, — отсутствие в соответствующих северных широтах Арктики достаточно обширных участков суши. Но даже и в том гипотетическом случае, если бы такие участки были, их площадь все равно была бы невелика из-за уменьшения протяженности параллелей в высоких широтах.

Зональные полярные пустыни развиты (рис. 1) на островах Арктического бассейна и в единственном месте на Евразийском материке — в северной части п-ова Челюскин на севере Таймыра, где зональная растительность имеет основные признаки этой зоны (Матвеева, Чернов, 1976; Матвеева, 1979; Чернов и др., 1979, 2011).

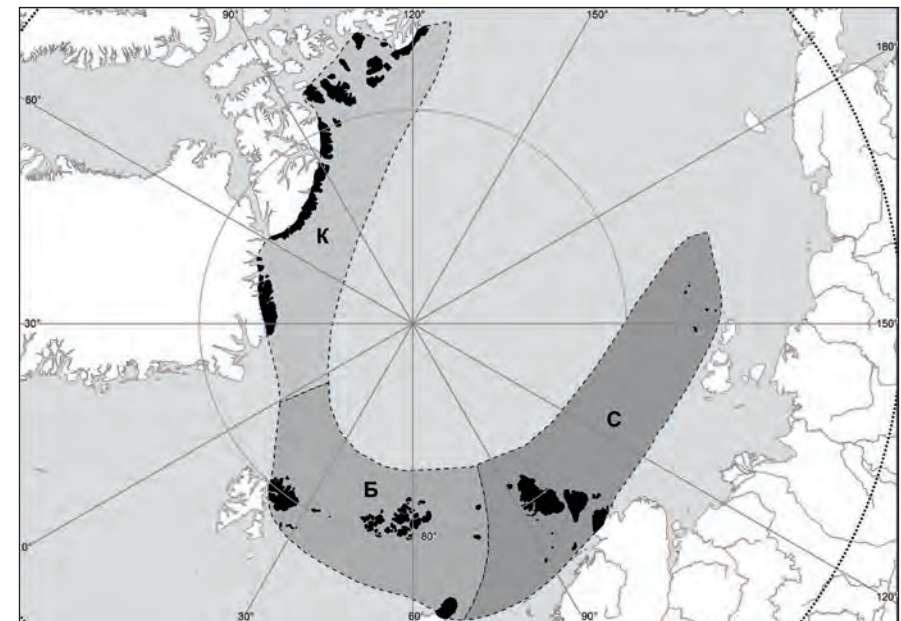


Рис. 1. Зона полярных пустынь (по: Александрова, 1983, с уточнениями). Геоботанические провинции: К — Канадская, Б — Баренцевская, С — Сибирская.

Polar desert zone (after: Aleksandrova, 1983, with some specifications).
Geobotanical provinces: K — Canadian, Б — Barentz, С — Siberian.

Если с ограничением зоны с севера проблем не было, то ее южную границу проводили по разному. Е. С. Короткевич (1972) включал в нее не только половину Канадского арктического архипелага (в том числе острова Девон и Элсмир) на юг до 74° с. ш., но и весь ледяной щит Гренландии до 61° с. ш. В. Д. Александрова (1983) провела южную границу зоны значительно севернее (см. ниже), а в ее пределах при общей незначительной (в сравнении с другими природными зонами) протяженности по широте, она различала северную и южную полосы, которые логичнее называть подзонами, опять-таки по аналогии с внутризональным делением остальных зон.

По комплексу свойств геоморфологии, климата, почвенного покрова, органического мира и тем более по геоботаническим признакам полярные пустыни северного полушария разделяют на несколько провинций, или секторов (Александрова, 1983; САУМ Team, 2003). В данной работе принято районирование В. Д. Александровой, которая предложила выделять 3 провинции: Баренцевскую, Сибирскую и Канадскую. В основе приведенной карты (рис. 1) лежит именно ее схема, лишь южная граница зоны незначительно изменена в соответствии с новой информацией, отраженной на циркумполярной карте растительности м. 1: 7 500 000 (САУМ Team, 2003).

В разных секторах Арктики южная граница зоны полярных пустынь проходит по разным широтам: от приблизительно 75° 30' с. ш. на севере Новой Земли и до 80° с. ш. в Гренландии. Самая северная точка находится на мысе Моррис-Джесуп (83° 37' 39" с. ш.) на Земле Пири (Гренландия). Чуть южнее, у северной оконечности о-ва Элсмир в Канадском арктическом архипелаге, расположен крошечный (22 км²) остров Уорд Хант (83° 04' 16" с. ш.). Самые северные пункты в Баренцевском секторе (81° 47' с. ш.) — на о-ве Рудольфа (Земля Франца-Иосифа), а в Сибирском (81° 16' с. ш.) — на о-ве Комсомолец (Северная Земля). В целом зона полярных пустынь северного полушария протягивается менее чем на 8° широты, а в каждом конкретном месте и того меньше (от 3° до 6°).

В Баренцевскую провинцию за пределами Российской Федерации входят (рис. 2) крупный остров Северо-Восточная Земля в архипелаге Шпицберген и примыкающие к нему Земля Короля Карла (группа из 3 островов) и о-в Белый, а в пределах России — о-в Виктория, архипелаг Земля Франца-Иосифа, северная часть северного острова Новой Земли и 3 острова в Карском море (Визе, Ушакова, Уединения).

Почти вся поверхность Северо-Восточной Земли (рис. 2, 1), самого северного и второго по величине острова (14 443 км²) в архипелаге Шпицберген, это — плоскогорье высотой до 700 м. Две трети (76 %) его территории покрыты ледниками толщиной до 564 м. Свободны ото льдов узкая перемычка в середине острова и полоса шириной до 20 км вдоль берегов его западной части. На острове нет морских четвертичных отложений и даже небольших участков приморской аккумулятивной равнины. Скучная растительность развита на щебнистых горных склонах в местах скопления суглинка (рис. 3).

Небольшие острова Белый, Земля Короля Карла и Виктория (самый западный из островов Российской Арктики) почти полностью покрыты шапками ледника.

Земля Франца-Иосифа, 191 остров общей площадью 16 134 км² (рис. 2, 2), покрыта льдами на 85 %. Относительно большие участки неоледеневшей суши имеются только на 5 островах: Грэм-Белл, Земля Вильчека, Земля Александры, Земля Георга, Хейса (рис. 4).

На остальных льда нет только на узких мысах, нешироких прибрежных участках и на нунатаках. На самом северном из островов архипелага — о-ве Рудольфа

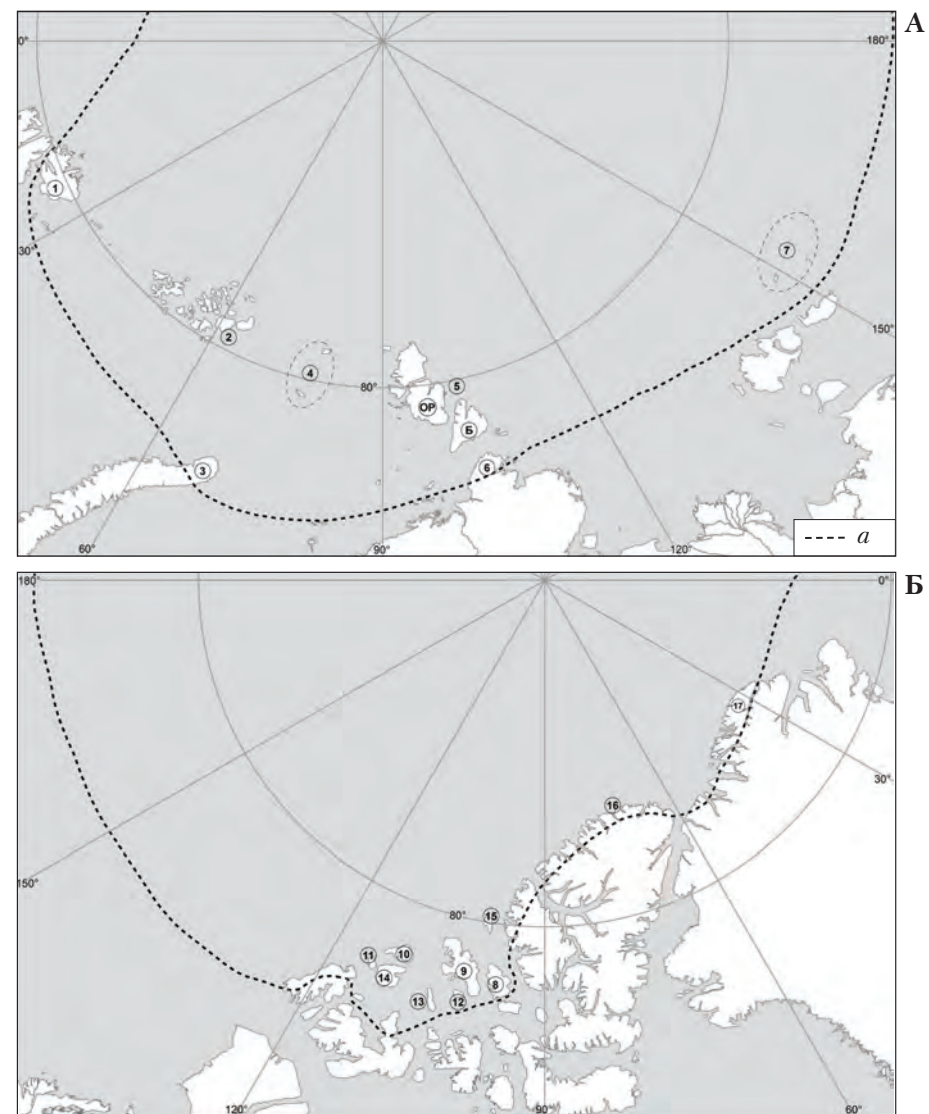


Рис. 2. Районы исследования флоры и растительности в зоне полярных пустынь.
 А: 1–4 — Баренцевская провинция: 1 — Северо-Восточная Земля, 2 — Земля Франца-Иосифа, 3 — северная часть Новой Земли, 4 — острова Визе, Ушакова, Уединения; 5–7 — Сибирская провинция: 5 — архипелаг Северная Земля (острова: ОР — Октябрьской Революции, Б — Большевик), 6 — п-ов Челюскин, 7 — острова Де-Лонга; Б: 8–17 — Канадская провинция: острова Королевы Елизаветы: 8 — Амунд-Рингнес, 9 — Эллеф-Рингнес, 10 — Борден, 11 — Брок, 12 — Кинг Кристиан, 13 — Лохид, 14 — Макензи Кинг, 15 — Миен; 16 — северная часть о-ва Элсмир, 17 — северная часть Земли Пири (Гренландия).
 а — южная граница зоны полярных пустынь.

Regions of study of flora and vegetation within the polar desert zone.
 А: 1–4 — Barents province: 1 — North-East Land, 2 — Franz Joseph Land, 3 — northern part of Novaya Zemlya, 4 — Vise, Ushakova and Uedineniya islands; 5–7 — Siberian province: 5 — Severnaya Zemlya archipelago (islands: ОР — Oktyaborskoi revolutsii, Б — Bolshevik), 6 — Chelyuskin Peninsula, 7 — De Longa Islands; Б: 8–17 — Canadian province: Queen Elizabeth Islands: 8 — Amund Ringnes, 9 — Ellef Ringnes, 10 — Borden, 11 — Brock, 12 — King Christian, 13 — Loughheed, 14 — Mackenzie King, 15 — Meighen; 16 — northern part of Ellesmere, 17 — northern part of Peary Land (Greenland).
 а — the southern boundary of the polar desert zone.

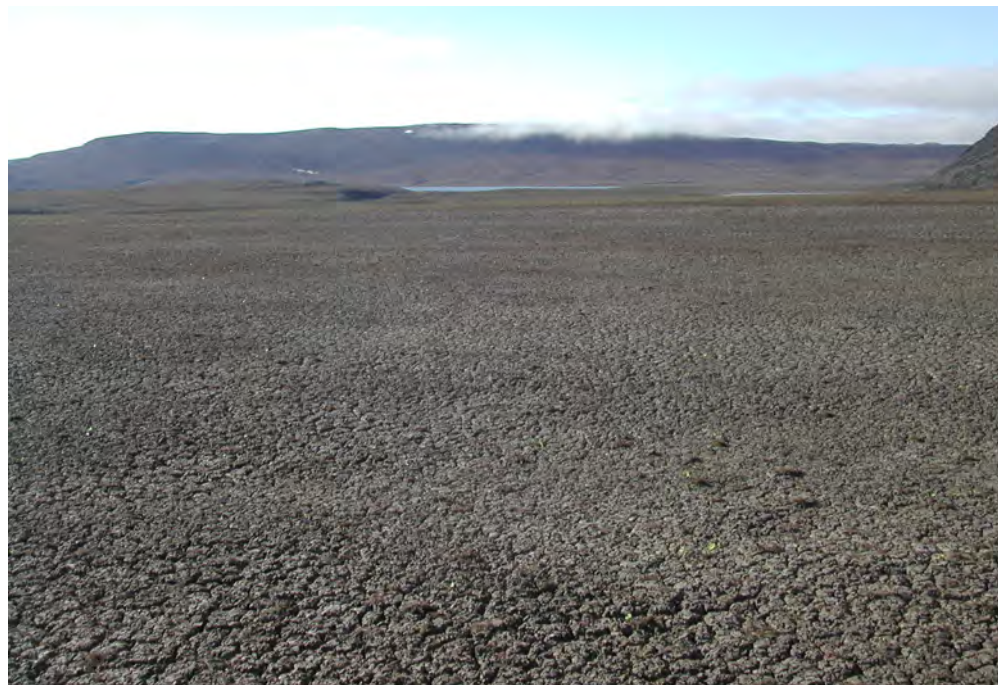


Рис. 3. Северо-Восточная Земля (архипелаг Шпицберген).
Окрестности бухты Нордвикка в заливе Мурчисон.²
North-East Land (Spitsbergen archipelago).
Nordvikka Bay vicinity (Murchinson Gulf).

² Автор фотографий, если не оговорено — Н. В. Матвеева.



Рис. 4. Остров Хейса (окрестности полярной станции), Земля Франца-Иосифа.
(Фото И. Кирцидели).
Haiss Isl. (polar station vicinity), Franz Joseph Land.
(Photo I. Kirtsideli).

находится мыс Флигели — официально³ самая северная (81° 47' с. ш.) точка суши Российской Федерации и Европы.

На крайнем севере Новой Земли (рис. 2, 3) полярнопустынные ландшафты развиты лишь в 4 пунктах (мыс Желания, бухта Ледяная Гавань, заливы Иванова и Иностранцева), где неширокие равнины с моренными отложениями свободны от ледников, покрывающих горные поднятия на большей территории Северного острова. Это — самый южный район зоны полярных пустынь.

Наиболее северные острова в Карском море (рис. 2, 4) различны по размерам, высотам и оледенению. Самый северный и крупный о-в Ушакова (площадь 328 км²) почти полностью покрыт ледником; на островах Визе (288 км²) и Уединения (20 км²) оледенения нет.

В целом и так небольшая (около 36 500 км²) территория Баренцевской провинции на 77 % покрыта льдом, т. е. доступная для развития сообществ площадь занимает немногим более 8 000 км². Кроме малых размеров пространств, свободных от ледников, и рассеянности по небольшим островам, особенностями этой провинции являются самое северное положение и наибольшая удаленность от материка, что усиливает негативность «островного» эффекта в таксономическом разнообразии биоты. Остальные острова расположены в северной полосе зоны полярных пустынь.

В С и б и р с к у ю п р о в и н ц и ю входят (рис. 2, 5) архипелаг Северная Земля (между морями Карским и Лаптевых) и единственный на Земном шаре

³ Мыс Флигели — северо-восточная, а не северная оконечность острова; самая северная точка находится на северном побережье острова и особого названия не имеет.

материковый участок полярной пустыни на севере п-ова Челюскин (рис. 2, 6), а также острова Де- Лонга (рис. 2, 7) в Восточно-Сибирском море.

Северная Земля, большой архипелаг с примерно 200 островами общей площадью около 37 000 км², отделен от п-ова Таймыр узким проливом Вилькицкого. Почти половина (47 %) его площади покрыта ледниками. На 5 крупных островах (Октябрьской Революции, Большевик, Комсомолец, Пионер, Шмидта) площадь оледенения варьирует от 30 % (Большевик) до 100 % (Шмидта). На свободной ото льда территории (около 20 000 км²) много почти безжизненных каменистых россыпей. На обширных равнинных участках двух самых крупных островов архипелага хорошо развиты зональные сообщества (рис. 5), на малых островах растительный покров крайне фрагментарен.



Рис. 5. Растительные сообщества на приморской равнине на юге о-ва Большевик (окрестности бухты Солнечная).

Разные типы горизонтальной структуры в сообществах асс. *Deschampsio-Aulocomietum turgidi* Matveyeva 2006: 1 — спорадично-пятнистая, 2 — регулярно-циклическая (полигональная).

Plant communities at the coastal plain in the south of the Bolshevik Isl. (Solnechnaya Bay vicinity).

Various types of horizontal structure in the communities of the ass. *Deschampsio-Aulocomietum turgidi* Matveyeva 2006: 1 — sporadic cushions, 2 — regular cyclic (polygonal).

На Таймыре только северная часть п-ова Челюскин (рис. 2, 6) относится к зоне полярных пустынь (Матвеева, Чернов, 1976; Матвеева, 1979; Чернов и др., 1979). Его оконечность — мыс Челюскин — самая северная (77° 43' с. ш.) точка материковой суши мира и Евразийского материка (рис. 6).

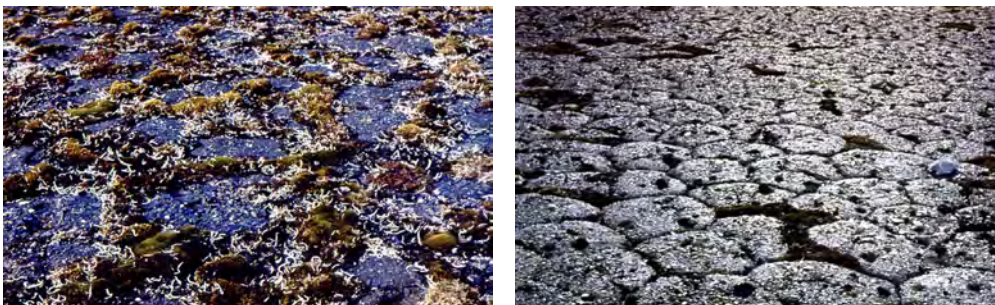


Рис. 6. Полигональные сообщества на мысе Челюскин (северный Таймыр).

Polygonal communities at Cape Chelyuskin (northern Taymyr).

Южная граница полярных пустынь на материке была проведена В. Д. Александровой (1983) экспертно в отсутствии в те времена документированной информации о растительности, которой, по сути, не появилось и до сих пор. Однако косвенным доказательством правомочности ее проведения именно по перешейку п-ова Челюскин можно считать наблюдение Н. В. Матвеевой и О. Л. Макаровой, которым 21 августа 1997 г. посчастливилось увидеть эту границу во время полета на вертолете на небольшой высоте строго на юг от мыса Челюскин. Она была четко видна из-за резкой смены аспекта растительного покрова — бурого в полярных пустынях на зеленый в тундровой зоне. Первый был обусловлен большими площадями незадернованного грунта и преобладанием в разреженном покрове мхов при слабом участии сосудистых растений, преимущественно разнотравья, чьи вегетативные органы к этому времени приобрели антоциановую окраску или побурели. Такую окраску уже 18 августа — обзор при облете на вертолете — имела вся свободная от ледников территория о-ва Большевик. Зеленый аспект, резко появившийся на расстоянии примерно 70 км от мыса Челюскин, создавали осоки — доминанты водораздельных тундр (*Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*) и болот (*C. stans*). Дополнительным аргументом в смене зонального статуса территории именно по этой линии было сообщение геологов, проводивших в данном районе наземные работы. Они рассказывали, каким легким становилось передвижение на вездеходах севернее этой границы, которое южнее было затруднено из-за постоянного наматывания на гусеницы вездеходов длинных плетей стелющегося кустарничка *Salix arctica*, чье высокое обилие на Таймыре характерно для самой северной полосы тундровой зоны. Этим подтвердилось высказанное ранее мнение (Чернов, Матвеева, 1979), что проводить южную границу полярных пустынь на континенте следует примерно по широте 77° с. ш. Здесь уместно вспомнить, что п-ов Таймыр — единственная территория на Земном шаре, где выражен непрерывный широтно-зональный ряд от границы леса до полярных пустынь.

Самые восточные полярнопустынные территории в Российской Арктике — небольшая группа маленьких островов Де-Лонга (рис. 2, 7) общей площадью 228 км², расположенных к северу от архипелага Новосибирские острова. На трех из них есть ледники. На плато самого большого о-ва Беннетта (150 км²) 3 ледника покрывают почти половину острова. На о-ве Генриетты (12 км²) ледниковый купол занимает 60 % его площади. На очень небольшом о-ве Жаннетты (3,3 км²) льдом покрыта пятая часть поверхности. Но на островах Жохова (58 км²) и Вилькицкого (1 км²) из-за малых высот рельефа ледников нет. Таким образом, в этом небольшом архипелаге свободны ото льда только 144 км².

При незначительном (в 1.16 раза) превышении площади (около 42 200 км²) Сибирской провинции по сравнению с Баренцевской (36 500 км²), поверхность свободной от ледников суши в ней почти втрое (24 760 км²) выше. Самые крупные острова архипелага Северная Земля (Октябрьской Революции и Большевик) относят к южной полосе зоны полярных пустынь, а северные (Комсомолец, Пионер, Шмидта) и острова Де-Лонга — к северной.

Нельзя признать удачным недавнее предложение С. С. Холода (2013) выделить зону полярных пустынь на о-ве Врангеля, особенно в том виде, как это показано на приведенной им картосхеме (цит. соч.: рис. 3 на с. 96), где фрагменты разных зон и подзон расположены буквально вперемешку, а 2 фрагмента «зон» полярных пустынь разделены разными подзонами тундр. Несомненно, что речь идет о нахождении каких-то типов сообществ в несвойственных им зональных категориях (чему всегда находят объяснения). Это особенно очевидно для юж-

ного фрагмента на мысе Блоссом, где существование сообществ полярнопустынного типа есть явное следствие тяжелой ледовой обстановки, обусловленной конфигурацией береговой линии (наличие длинной косы, задерживающей освобождение прибрежной акватории от льдов), да еще и горным поднятием. Далеко не бесспорно даже отнесение к полярным пустыням узкой полосы на северо-востоке острова (в отсутствии классических зональных типов местообитания и при сильном зоогенном воздействии в виде жизнедеятельности громадной колонии гусей). Как сказано выше, самые южные территории зоны на циркумполярном пространстве находятся севернее 75° с. ш., а о-в Врангеля расположен в низких широтах (между $70^\circ 46'$ и $71^\circ 34'$ с. ш.), на которых в середине Евразийского континента проходит южная граница тундровой зоны. Низкие температуры летних месяцев самой холодной части острова обусловлены не величинами солнечной радиации/радиационного баланса (которые и определяют зональное положение территории), а охлаждающим влиянием ледового покрова у его северного побережья, который сохраняется в течение всего вегетационного периода. Отсюда присутствие на о-ве Врангеля сообществ полярнопустынного типа — классический случай проявления экстразональности (подробнее см.: Матвеева, 2014).

В Канадскую провинцию входят (рис. 2, 8–17) острова Королевы Елизаветы (9 островов, расположенных на северо-западе Канадского арктического архипелага: Амунд-Рингнес, Элlef-Рингнес, Борден, Брок, Кинг-Кристиан, Лохид, Макензи Кинг, Миен (есть небольшой ледник), Эмеральд), а также северо-западные или северные берега островов Принс Патрик, Мелвил, Аксель Хайберг, Элсмир. Для всех районов характерен предельно разреженный растительный покров (рис. 7).

К этой же провинции отнесена лишённая покровного оледенения северная часть Земли Пири на севере Гренландии к северу от Фредерик-Хайд-фьорда (рис. 8).

Площадь суши Канадской провинции — 73 300 км², лишь немногим меньше, чем суммарная площадь двух других.

Завершая описание территории, заметим, что поскольку около трети (более 60 000 км²) и так небольшой территории зоны полярных пустынь занято покровными ледниками, значительная часть которых расположена на небольших (первые сотни метров) высотах над уровнем моря, общая площадь полярнопустынных ландшафтов с разреженным растительным покровом составляет менее 100 000 км².

Вместе с тем, южнее, как вблизи, так и вдали от границы зоны, на платообразных поднятиях развиты высотные аналоги полярных пустынь со сходной структурой почво-грунтов, растительных и животных группировок. Примерами могут служить ландшафты на высотах от 400 до 900 м на плато островов Девон (Muc, Bliss, 1977; Чернов, 2004) и Элсмир (рис. 9) Канадского арктического архипелага в подзоне арктических тундр или от 700 до 1000 м — в гольцовом поясе плато Путорана (Матвеева, 2002) в северной тайге (север Средней Сибири).

Климатические условия. Основной прямодействующий фактор, определяющий все черты состава и структуры живого покрова полярных пустынь, — недостаток тепла. Именно он сдерживает жизнедеятельность автотрофов, в том числе увеличивает прохождение жизненного цикла, замедляет накопление первичной биомассы, подавляет интенсивность деятельности гетеротрофов, способных разлагать эту биомассу, что снижает скорость процессов почвообразования. Вегетационный период здесь самый краткий для наземных сообществ всех природных зон, сравнимый разве что с приледниковой жизнью в высокогорьях.

Суровость климатических условий обусловлена положением территории в высоких широтах, следствием чего являются как продолжительная полярная ночь, так и низкое стояние солнца в течение долгого полярного дня. Усугубляет эту ситуацию и большое количество льда, как в океане, так и на суше, что определяет высокие величины альбедо. При том, что земная поверхность в полярных пустынях получает за год около 60 ккал/см², что ненамного меньше, чем в тайге, годовой радиационный баланс очень низок (6–10 ккал/см²) в год (Атлас Арктики, 1985), а почти 8 месяцев в году (с сентября по апрель) он отрицательный. В мае–июне (время наивысшего солнцестояния и полярного дня) значительная часть тепла расходуется на таяние снега. В июле–августе его величины варьируют от 10 до 14 ккал/см² (Гаврилова, 1981).

Из всех климатических параметров для уровня биологического разнообразия и продуктивности экосистем в высоких широтах важнее всего тепловые условия в период вегетации. В полярных пустынях положительная среднемесячная температура воздуха бывает только в июле и августе. В евразийском секторе наиболее суровые полярнопустынные ландшафты (на островах Земли Фран-



Рис. 7. Остров Элlef-Рингнес (окрестности бухты Исаксен), Канадский арктический архипелаг. Ellef Ringnes Isl. (Isaksen Bay vicinity), Canadian Arctic archipelago.



Рис. 8. Земля Пири: сообщество с доминированием *Saxifraga oppositifolia* на влажной почве под воздействием талых вод от снежника. Фото Ch. Bay

Peary Land: The rich *Saxifraga oppositifolia* community on wet soil associated with permanent snow banks. Photo Ch. Bay.



Рис. 9. Приподнятые (300–400 м) плато в окрестностях пос. Эурика на юге о-ва Элсмир, Канадский арктический архипелаг.

1 — *Saxifraga tricuspidata*, 2 — арктический заяц *Lepus arcticus*.

Uplands (300–400 m) in the Eureka vicinity at the south of the Ellesmere Isl., Canadian Arctic archipelago.

1 — *Saxifraga tricuspidata*, 2 — arctic hare *Lepus arcticus*.

ца-Иосифа) существуют при среднеиюльской температуре воздуха 0.5–1.5 °С, а более умеренные (на мысе Челюскин и о-ве Большевик) — при ≤2.0 °С. В Канадском арктическом архипелаге температуры несколько выше: 3.6 °С на о-ве Эллеф-Рингнес и 4.1 °С на севере о-ва Элсмир.

Однако здесь приведены данные полярных станций, которые в этой зоне везде располагаются вблизи морского побережья. Во внутренних районах крупных островов соответствующие показатели бывают и выше, что, например, очевидно в некоторых местах на о-ве Большевик (Матвеева, 2006). Но возможна и обратная ситуация, как на о-ве Эллеф-Рингнес, где полярная станция Исаксен расположена в самом теплом месте острова в глубине одноименной бухты, а остальная территория, судя по растительности, намного холоднее.

К тому же температурные показатели, которыми оперируют при всевозможных оценках, сравнениях, прогнозах, представляют собой температуру воздуха на высоте метеобудки — 1.30 м. А для жизнедеятельности всех организмов актуальнее температуры приземного воздуха на высоте 5–10 см и почвы на такой же глубине, где и сосредоточена их основная масса. Эти температуры бывают

выше на 1–4 °С. Не менее важно, как приток тепла распределен в течение вегетационного периода. В первую неделю после схода снега ходить по суглинистым грунтам, почти лишенной растительности, невозможно, поскольку ноги тонут в жидкой грязи примерно на 20 см — до уровня мерзлоты (опыт ранне-летних работ на о-ве Большевик в 2000 г.). При температуре воздуха немногим выше 0 °С верхние горизонты почвы остаются не только холодными, но и сырыми почти до середины июля. По мере высыхания грунта и опускания уровня мерзлоты в ясные солнечные дни поверхность и первые 5–10 см почвы бывают теплее (до 4 °С) воздуха, но в преобладающие летом облачные дни эта разница всего 1–2° или ее нет вовсе. И при средней температуре воздуха в июле около 2 °С, а в августе еще ниже, в приповерхностных слоях почвы она не намного выше. В течение обоих летних месяцев в дополнение к и так низким температурам случаются (а в начале июля и во второй половине августа обычные) заморозки, и периодически выпадает снег. Формально безморозный период в полярных пустынях отсутствует. Очень редко и на очень короткое время (несколько часов) воздух прогревается до 10–13 °С.

Из-за того, что зимой сильнее выражен не широтный, а меридиональный тренд, наибольшие зимние холода в северном полушарии известны не для островов Северного Ледовитого океана, а для континентальных районов Сибири. В Арктике же зимние температуры сходны на всей циркумполярной территории от полярных пустынь и разных подзон тундр (от –20 до –29 °С) до лесотундры (от –18 до –36 °С), лишь в баренцевоморском секторе из-за близости теплой Атлантики они бывают около –15 °С. Хотя во время долгой, холодной и темной полярной зимы все организмы находятся в покое, уровень температур в это время все же важен, поскольку от этого зависит промерзание верхних горизонтов почвы. Но назвать зимние температуры в полярных пустынях экстремальными в сравнении с зоной тундр нельзя.

Основные осадки выпадают во второй половине зимы, и максимальный снежный покров приходится на март–апрель. Значительную часть морозного периода глубина снега на водоразделах менее 20 см, а из-за сильных ветров во многих зональных сообществах на водоразделах его почти нет до февраля. Маломощность снежного покрова на горизонтальных поверхностях и/или его отсутствие в это время — очевидный негативный фактор для всех организмов, даже для переживания покоя. В отрицательных же формах рельефа, где снег накапливается, его глубина бывает до 2–3 м. Неглубокие снежники к августу растаивают полностью, и на их месте формируются особые нивальные сообщества с вегетационным периодом в 30 и менее дней. Но есть и постоянные снежники или такие, которые растаивают только в самые теплые лета (рис. 10).

Устойчивый снежный покров устанавливается в первой декаде сентября, а его полное разрушение происходит в конце июня–начале июля. Но снегопады, и даже обильные, возможны и во второй половине августа (рис. 11). Правда, снег держится не более 1–3 дней.

В дополнение к малому притоку тепла сверху, почвы и грунты полярных пустынь испытывают сильное охлаждение снизу в течение всего вегетационного периода. Мощность вечномерзлых грунтов, развитых повсеместно, измеряется сотнями метров. Глубина оттаивания активного слоя почвы в зональных сообществах не превышает 40 см. Но до такой глубины уровень мерзлоты опускается в первой декаде августа, когда основные процессы вегетации и генеративного развития организмов почти завершаются. В течение же большей части июля он находится на 20–30 см.



Рис. 10. Места долгого лежания снега на о-ве Большевик (окрестности бухты Солнечная), Северная Земля.

1 — постоянный снежник на северном склоне в долине ручья; 2 — места снежников, растаивающих только в очень жаркие лета (светлый фон без арктического «загара», фото 2000 г.).

Snow-beds on Bolshevik Isl. (Solnechnaya Bay vicinity), Severnaya Zemlya.

1 — permanent snow-bed at the northern slope in stream valley; 2 — snow-bed melting only in the very warm summers (light background — sites with no arctic «sunburn», 2000).



Еще одна характерная черта климата полярных пустынь — малое количество осадков, которое в разных секторах различается и довольно значительно. На Земле Франца-Иосифа в год выпадает около 300 мм (Говоруха, 1970), на Северной Земле их — не более 100–250 мм, в Канадском арктическом архипелаге — 50–150 мм (Edlund, 1983), что по абсолютным показателям сравнимо с настоящими (жаркими) пустынями. На всей территории полярных пустынь до 70 % осадков выпадает зимой в виде снега. На дожди в вегетационный период остается совсем мало. Но при общем небольшом количестве осадков для лета характерна высокая влажность воздуха и очень часты туманы. Так, число дней с туманами на о-ве Большевик — 65, половина из них приходится на теплый период; пасмурных дней в году около 180, в июле–августе — по 20–25 в месяц. По этим причинам испаряемость снижена, и реальная влажность почвы несравнимо выше, чем при таких же величинах осадков в жарких пустынях. В сочетании с низкими температурами это — причина проявления эффекта физиологической сухости, что затрудняет использование воды растениями. В результате не только тепло, но и влага может оказаться в минимуме. В летнее время грунты полярных пустынь, особенно щебнистые, бывают не только

Рис. 11. Бухта Нордвикка (Северо-Восточная Земля) после суточного снегопада 22 августа 2007 г.

Nordvikka Bay (North-East Land) after the daily snowfall on August 22, 2007.

холодными, но и относительно сухими, что вкупе с низкой теплообеспеченностью может быть причиной разреженности покрова. На Северо-Восточной Земле, на островах Канадского арктического архипелага и на повышенных плато во внутренних районах о-ва Большевик в ландшафтах с крайне скудной и предельно разреженной растительностью в местах подтока талых вод (на подгорных шлейфах, в ложбинах стока, в неглубоких приозерных депрессиях и мелководных лужах) формируются протяженные сомкнутые (рис. 12) покровы бриофитов (мхов и печеночников).

Но говорить об аридности условий, даже с приставкой крио-, вряд ли корректно, поскольку все организмы обитают на поверхности или в верхних слоях грунтов, в которых влага всегда имеется.

Собственно лето (со среднесуточной температурой выше 0 °С) продолжается в около 50 дней (примерно с 5 июля по 25 августа). Общую погоду в столь краткий период вегетации можно охарактеризовать как холодную и пасмурную с частыми туманами, возможными заморозками и выпадением снега.

Ландшафт и структура покрова. Само слово «пустыня» в названии зоны (как и в случае «жарких» пустынь) отражает основную, а скорее, наиболее бросающуюся в глаза, черту ее ландшафта — преобладание «пустого» пространства. Именно это больше всего поражает всех, кому удастся увидеть такие суровые ландшафты. Хотя голые грунты есть и южнее в тундрах, их суммарная площадь там значительно меньше. В южной и средней частях тундровой зоны в

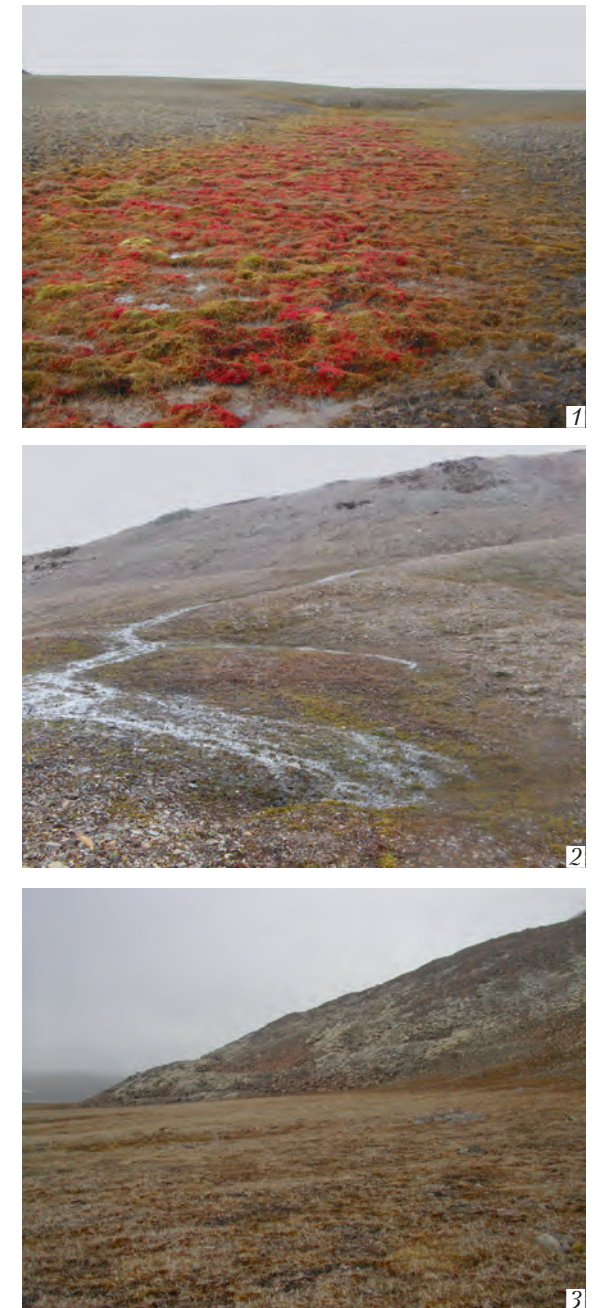


Рис. 12. Сомкнутые покровы бриофитов в местах с постоянным подтоком талых вод.

1 — мхи в ложбине (о-в Эллеф-Рингнес), 2 — мхи на склоне (Северо-Восточная Земля), 3 — печеночники на горном шлейфе (о-в Эллеф-Рингнес).

Continuous bryophyte mats in sites with permanent flow of thawing water. 1 — mosses in trough (Ellef Ringnes Isl.), 2 — mosses at slope (North-East Land), 3 — liverworts at mountain trail (Ellef Ringnes Isl.).



Рис. 13. Различные формы структурных грунтов.

1 – круги; 2 – полигоны; 3 – сети; 4, 5 – разрушающиеся камни; 6 – полигоны под водой; 7 – трещины, возникающие в результате усыхания грунта; 8 – сортировка мелких камней на полигонах; 9 – вертикально стоящие камни, выдавленные из грунта.
(1, 2, 4–7 – Северо-Восточная Земля; 5 – о-в Амунд-Рингнес; 8 – о-в Эллеф-Рингнес; 9 – мыс Челюскин).

«пятнистых» сообществах, развитых по краям водораздельных увалов и на выпуклых элементах рельефа, пятна голого грунта, занимающие до 30 % площади, периодически зарастают и вновь возникают. В арктических тундрах лишённые растительности участки занимают примерно половину площади. В полярных пустынях доля голого грунта на обширных плоскостях, как образно говорят геологи, на водораздельных увалах и на пологих склонах может быть 95–99 % и крайне редко бывает ниже 80 %. Голые грунты преобладают даже в оптимальных условиях суглинистых плакоров (от греч. *плáка* – плоскость, равнина) – ровных поверхностей, достаточно (в высокой Арктике – относительно) хорошо дренированных летом и укрытых снегом зимой. Что уж говорить о всех повышенных и щебнистых элементах рельефа. Но даже самые «голые» грунты в той или иной мере всегда заселены прокариотами, водорослями, накипными лишайниками, микроскопическими грибами.

Причина появления оголенных ландшафтов – высокая активность криогенных процессов, идущих в активном слое грунта. В результате его растрескивания и морозной сортировки частиц (мелкие остаются в центре, крупные оттесняются на периферию, накапливаясь в трещинах) формируются так называемые структурные грунты (Washburn, 1956). Самые распространенные их формы – круги, полигоны и переходные между ними сети (рис. 13, 1–3).

В Арктике структурные грунты развиты повсеместно, но в полярных пустынях они наиболее эффектны и разнообразны по форме, что зависит как от положения в рельефе, так и от механического состава грунта. Преобладают правильные 5-угольные полигоны, хотя встречаются и 6-угольные. Реже, но бывают и округлые формы. Структурные грунты разной конфигурации формируются на самых различных субстратах, включая каменистые. Полигональная структура может образоваться при разрушении крупных камней (рис. 13, 4, 5) и на суглинистых поверхностях под водой (рис. 13, 6). На суглинках трещины, не заполненные дерниной, смыкаются весной во время таяния снега или осенью после затяжных дождей



и появляются в середине короткого лета, когда грунт высыхает (рис. 13, 7). Под воздействием криогенного пучения мелкие камни выдавливаются из глубины грунта и постепенно накапливаются в трещинах между полигонами (рис. 13, 8). В результате жизнедеятельности разнообразных организмов (мелких мхов, печеночников, накипных лишайников, почвенных микромицетов, зеленых водорослей и цианобактерий, а также некоторых сосудистых растений) поверхность грунта постепенно стабилизируется, растительность понемногу заполняет трещины, и они перестают смыкаться. Маломощная растительная дернина в трещинах повторяет все нюансы ме-

To the fig. 13. The varieties of the patterned grounds.

1 – circles; 2 – polygons; 3 – nets; 4, 5 – crumbling stones; 6 – polygons under water; 7 – cracks as a result of soil drying; 8 – sorting of small stones on polygons; 9 – upright standing stones, extruded of the soil.
(1, 2, 4–7 – Nord east Land; 5 – Amund Ringnes Isl.; 8 – Ellef Ringnes Isl.; 9 – Cape Chelyuskin).

ханического растрескивания, мало сглаживая острые углы и изгибы трещин, т. е. структура растительного покрова зависит от рисунка трещиноватости грунтов. Варьирование последнего, хотя и не бесконечно, но достаточно велико, поэтому структура покрова, одна и та же по сути, внешне достаточно разнообразна.

Таким образом, структура растительности в деталях отражает характер физических процессов в почве. Об их силе красноречиво свидетельствуют вертикально стоящие камни, выдавленные из глубин грунта (рис. 13, 9).

Из-за различной окраски бриофитов и лишайников, заполняющих трещины, сходные по пространственной организации сообщества выглядят по-разному. Размеры полигонов варьируют от нескольких сантиметров до 10 м в поперечнике. На суглинистых водоразделах наиболее обычны полигоны размером 0.3–0.5 м, и тогда их число на площади 100 м² около 400, на щебнистых выходах — от 1 до 3 м (рис. 14, 1). На склонах — это уже не полигоны, а полосы разной ширины, разделенные трещинами (рис. 14, 2 и рис. 7, 1 на с. 21).

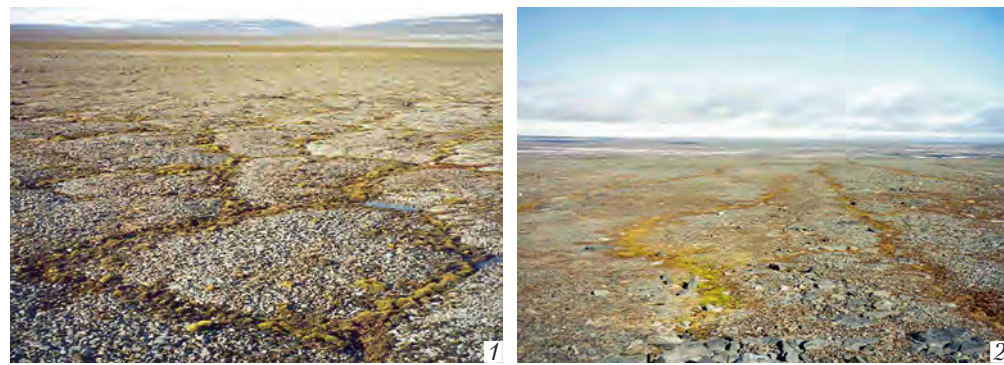


Рис. 14. Разнообразие размеров и рисунка структурных грунтов.

1 — крупные (2–3 м) полигоны (о-в Большевик), 2 — полосы на склонах (о-в Большевик).

The diversity of size and configuration of pattern grounds.

1 — large (2–3 m) polygons (Bolshevik Isl.), 2 — stripes on slopes (Bolshevik Isl.).

В полярных пустынях выражен и куртинный тип структуры растительности (рис. 15, 1), обусловленный способностью многих макрофитов растительного мира, как сосудистых растений, так и споровых, формировать кочки, подушки, куртины и шпалеры, которые спорадично распределены по поверхности, независимо от рисунка трещин в грунте. Такие жизненные формы образуют виды, у которых в тундре развиваются лишь одиночные генеративные побеги (сосудистые), единичные «стебельки» (мхи) и «веточки» (лишайники). Полусферическая форма оптимальна не только для индивидуального, но и для совместного выживания в условиях жесточайшего пресса абиотической среды. В подушке диаметром 15 см мы находили до 37 видов растений (см. рис. 33, 9).

Между этими основными типами структуры покрова имеются всевозможные переходы. Постепенно разрастаясь, подушки сливаются в фрагментированные скопления, полосы, дуги (рис. 15, 2) и, наконец, в замкнутые сети (рис. 15, 3). Но идет и противоположный процесс, когда вновь образующиеся трещины разрывают с таким трудом сформированный фрагментарный покров. А нередко, в результате солифлюкции (медленного течения крупных массивов перенасыщенного водой грунта по поверхности мерзлоты), сообщество разрушается (рис. 15, 4).

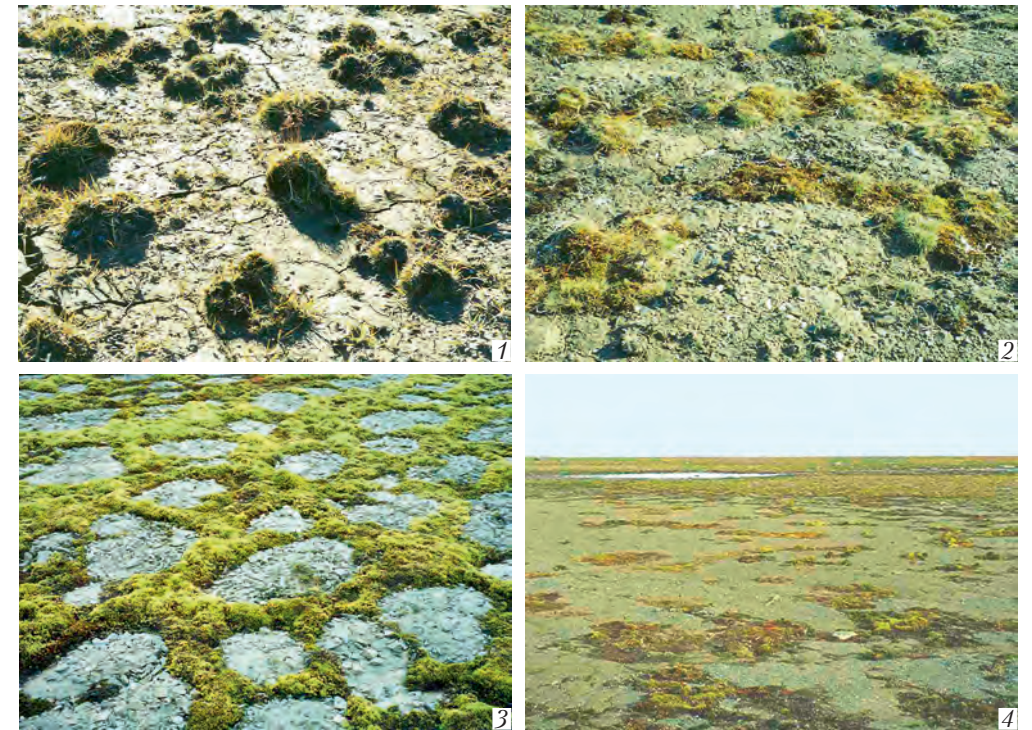


Рис. 15. Различный рисунок покрова (о-в Большевик).

1 — изолированные подушки, 2 — несомкнутые фрагменты из слившихся подушек, 3 — замкнутые сети, 4 — разрушающийся покров в результате солифлюкции грунта.

Various pattern of plant cover (Bolshevik Isl.).

1 — isolated cushions, 2 — fragments of connected cushions, 3 — closed networks, 4 — collapsing plant cover as a result of solifluction.

Немало в полярных пустынях и участков, где нет сосудистых растений, а иногда и любых макрофитов, в том числе споровых. Более всего это характерно для самых экстремальных условий, например, на высоких плато вблизи ледников, на щебнистых субстратах, в местах долгого лежания снега (рис. 16).

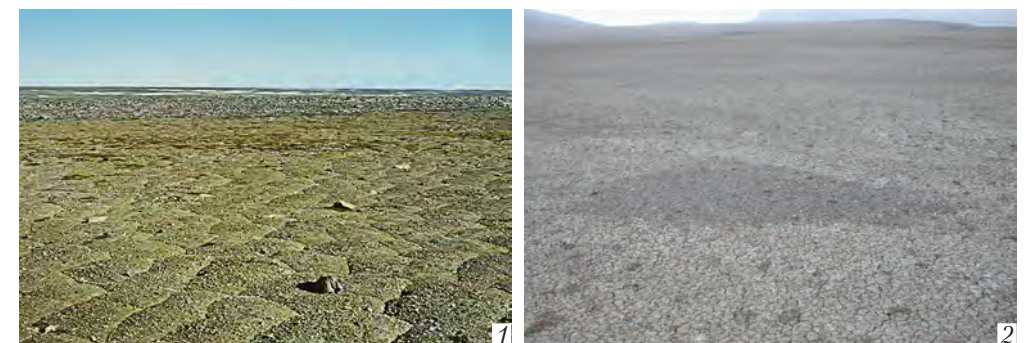


Рис. 16. Структурные грунты, почти лишенные растений.

1 — приподнятое плато в районе ледника Ленинградского на о-ве Большевик; 2 — подгорный шлейф с длительным лежанием снега на о-ве Элlef-Рингнес.

Patterned barrens with almost no plants.

1 — upland close to Leningradskiy glacier on Bolshevik Isl.; 2 — foothill trail with long duration of snow cover on Ellef Ringnes Isl.

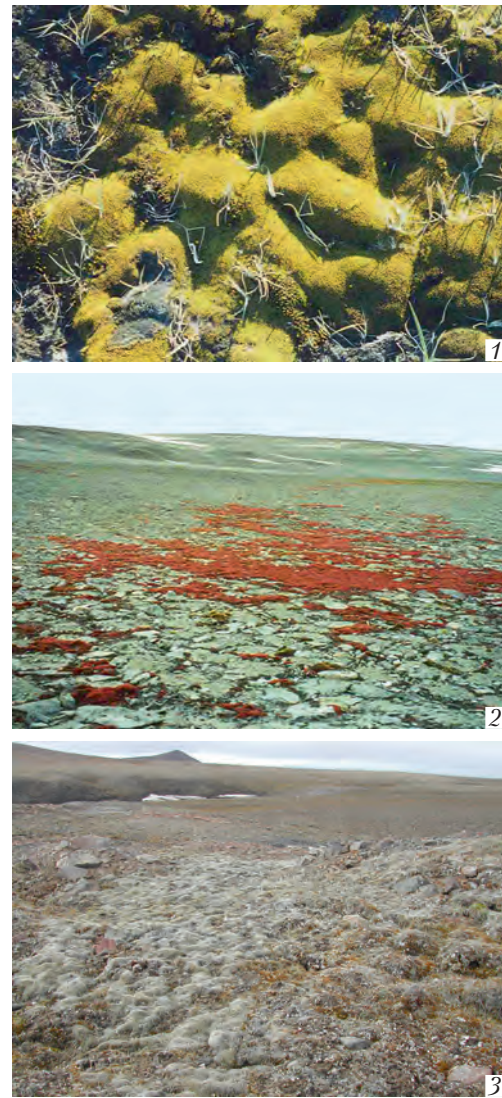


Рис. 17. Покровы мхов различной окраски.

1 — *Grimmia torquata* и 2 — *Bryum cryophilum* на о-ве Большевик; 3 — *Racomitrium lanuginosum* на о-ве Элlef-Рингнес.

Differently colored moss covers.

1 — *Grimmia torquata* and 2 — *Bryum cryophilum* on Bolshevik Isl.; 3 — *Racomitrium lanuginosum* on Ellef Ringnes Isl.

Poa arctica, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga cernua*, *S. rivularis*. Сплошные 2-ярусные покровы из злаков *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, камнеломки *Saxifraga cernua* и красного мха *Bryum cryophilum* образуются вблизи поселений человека (вокруг метеостанций, поселков буровиков и военных) в местах сброса пищевых отходов, что обеспечивает поступления азота в бедные органикой почвы. Оазиса-

В интразональных условиях в долинах ручьев и на шлейфах гор с подтоком воды от тающих снежников мохообразные образуют разной степени сомкнутости, а иногда и сплошные покровы разных цветов (рис. 17): зеленые (*Grimmia torquata*), серые (*Racomitrium lanuginosum*), красные (*Bryum cryophilum*).

На о-ве Большевик обширные поверхности (сотни квадратных метров) на склонах распадков и седловинах горных поднятий затянуты тонким (до 5 мм) темным ковром из печеночника *Gymnomitrium corallioides* (рис. 18, 1, 2), в который вкраплены мхи, лишайники, мелкие сосудистые растения. Сплошной покров образуется и в полигональных сообществах на краях увалов у перегиба в долины ручьев при сочетании этого печеночника на полигонах и мха *Racomitrium lanuginosum* в трещинах (рис. 18, 3).

Однако в центральной части крупных подушек мхов растения нередко начинают отмирать, что свидетельствует о несоответствии подобных биотических структур климатическим условиям.

Сплошные протяженные покровы бриофитов обычны в гидроморфных условиях у подножья горных поднятий, как, например, сообщества с доминированием печеночников (в основном род *Scapania*) на островах Большевик (Матвеева, 2006) и Элlef-Рингнес (см. рис. 12, 1). Формирование сомкнутых покровов может быть и следствием зоогенного влияния, в частности птиц, например, в окрестностях птичьих базаров на островах Земли Франца-Иосифа (Одаз, 1994; Odasz, 1994), где при доминировании мхов и печеночников густые заросли формируют *Alopecurus alpinus*, *Cerastium arcticum*, *C. regelii*, *Cochlearia groenlandica*, *Phippsia algida*,

ми в пустыне выглядят лемминговины (летние норы леммингов) и кормовые столики хищных птиц, на которых сомкнутые травостои образованы злаками *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, ожикой *Luzula confusa*, камнеломкой *Saxifraga cernua*. В таких местообитаниях, кроме подкормки органикой, благоприятным фактором можно считать разрыхление субстрата и, как следствие, его лучшее прогревание и аэрация.

Своеобразна и вертикальная структура живого покрова полярных пустынь, где из-за нехватки тепла снижена интенсивность всех функциональных процессов, следствием чего являются медленный рост и низкая продуктивность. Малые размеры всех растений — причина утраты «трехмерности» покрова. Вся жизнь в полярных пустынях сосредоточена в узком слое у поверхности грунта. Можно говорить об отсутствии вертикальной дифференциации, поскольку высота основной массы растений разных групп организмов и жизненных форм — не более 5 см. Корни сосудистых растений сконцентрированы в самых верхних сантиметрах грунта, их вегетативные органы прижаты к поверхности почвы, и только генеративные побеги поднимаются на высоту до 10–15 см. Мохообразные и лишайники образуют тонкие (от 2–3 мм до 1–2 см), очень слабо связанные с грунтом покровы, либо дерновины, конусообразно сужающиеся книзу в трещинах. Связность таких дерновин с грунтом очень слаба (рис. 19), что определяет их легкое разрушение под воздействием снежной и ветровой корразии.

Подобной «сжатости» жизни по вертикали почти до «двухмерности» нет ни в одной другой природной зоне.

В целом, характеризуя растительный покров полярных пустынь, можно говорить о его однообразии, что проявляется в сжимании по вертикали и преобладающей разреженности по горизонтали. Мало и разнообразие горизонтальной структуры: выражены только 2 ее типа — спорадично-пятнистый и 2-членный регулярно-циклический (Matveyeva, 1988; Матвеева, 1998). Первый, биогенный, — результат способности многих видов формировать подушки и плотные куртины; второй — отчетливо абиотический, напрямую определяется рисунком структурных грунтов, в результате чего, если первичный рисунок трещиноватости грунта одинаков, то сообщества внешне могут быть очень похожими при разном составе видов, а если разный, то при одинаковом составе сообщества воспринимаются различными.

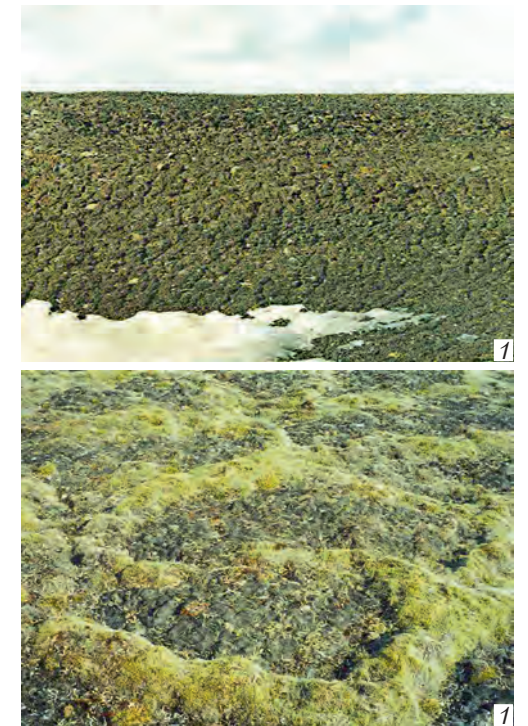


Рис. 18. Сплошные покровы печеночника *Gymnomitrium corallioides* на о-ве Большевик.

1 — на склонах с длительным лежанием снега, 2 — на пятнах грунта в обрамлении валиков с мхом *Racomitrium lanuginosum* на краях увалов на перегибе в долины ручьев.

Closed cover of liverwort *Gymnomitrium corallioides* on Bolshevik Isl.

1 — on the slopes with snow beds, 2 — on the ground patches framed by rims with moss *Racomitrium lanuginosum* on the interfluvial edges at the bend into the stream valleys.



Рис. 19. Подушки *Cetrariella delisei* на мысе Челюскин.

1 — кайма лишайников в трещинах между полигонами, слагаемая подушками, 2 — слабая связность подушек с поверхностью грунта.

Cetrariella delisei cushions on Cape Chelyuskin.

1 — lichen fringe formed by cushions in cracks between polygons, 2 — weak connection of cushions with ground surface.

Ландшафты и растительность. Ландшафты зоны полярных пустынь достаточно разнообразны. В разных ее частях есть территории с хорошо выраженным плакорным типом местности, где имеются достаточно мощные морские четвертичные отложения и относительно хорошо дренированные увалы с суглинистыми грунтами, где развита зональная растительность. Это бывает как в отсутствие оледенения (например, в Канадском арктическом архипелаге или на малых островах в Сибирской провинции), так и при значительном оледенении, например, в центре больших островов архипелага Северная Земля.

Но на многих островах свободное от ледников пространство — это либо сырые подгорные шлейфы с постоянным подтоком талой воды (большинство островов архипелага Земля Франца-Иосифа), либо приподнятые каменистые горизонтальные или склоновые участки горных массивов (как на Северо-Восточной Земле, где нет морских четвертичных отложений и даже небольших участков приморской аккумулятивной равнины). В обоих районах мало участков, на которых могут сформироваться зональные типы полярнопустынных сообществ, поэтому в первом развиты варианты интразональной гигроморфной растительности (Александрова, 1983), во втором — орографические и эдафические варианты зональной (Матвеева, 2010). В ряде районов зоны есть выходы гранодиоритов, доломитов, базальтов и даже известняков, но имеются территории с преобладанием алевролитов или с выходами гранитов. Все это определяет варьирование Ph грунтов, которая меняется от слабокислой (5–6) до нейтральной или слабощелочной (7–8).

В пределах зоны полярных пустынь можно проследить широтные тренды, как структуры живого покрова, так и его состава. В ее южной части ценоотические группировки организмов более разнообразны, и сомкнутость покрова выше, чем в северной. В самых суровых условиях разреженность максимальна, а ценоотические взаимодействия минимальны, что дает повод говорить об утрате ценоотической организации (Александрова, 1983). Однако даже самые южные части этой маргинальной зоны, где формируются небольшие фрагменты, по структуре похожие на сообщества подзоны арктических тундр, не выходят за рамки критериев, предложенных для выделения этой территории в качестве самостоятельной зоны.

Растительность зоны полярных пустынь достаточно подробно (с таблицами геоботанических описаний широкого спектра сообществ) охарактеризована только в двух районах. На Земле Александры в архипелаге Земля Франца-Иосифа (Александрова, 1983) на основании 70 описаний выделено 5 типов наноккомплексов и 12 типов открытых микрогруппировок. В южной части о-ва Большевик (Северная Земля), где исследование проведено в традициях эколого-флористической классификации (Матвеева, 2006), на основе 252 описаний, выполненных на 3 геоморфологических поверхностях, выделено 27 синтаксонов разного ранга (15 ассоциаций, 2 субассоциации, 2 варианта, 8 типов сообществ). Несмотря на разные принципы классификации, все сообщества на этих островах сходны по составу и структуре и существенно отличаются от тундровых. Детальные описания нескольких пробных площадок размером 100 м² с полными списками видового состава и характеристикой структуры известны для мыса Челюскин (Матвеева, 1979) и окрестностей бухты Исаксен на о-ве Элlef-Рингнес (Vohnlanthen et al., 2008).

Если в тундровой зоне можно хотя бы условно говорить о климаксе растительности (стабильном существовании зрелых сообществ), то в полярных пустынях состояние покрова на зональных позициях подходит под определение перманентно(хронически)-пионерного, остающегося на начальных стадиях сукцессионного процесса неопределенно долго.

* * *

Завершая раздел о местоположении и природных условиях полярных пустынь северного полушария, можно констатировать, что каких бы аспектов не касаться при рассмотрении этого природного феномена, важны 2 позиции, которые накладывают отпечаток на все характеристики живого покрова. I. Полярные пустыни находятся на краю глобального термического градиента, и все биологические процессы в экосистемах идут в экстремальных условиях. II. Благодаря приполюсному расположению эта природная зона занимает небольшую компактную территорию, что отражается и в составе, и в распределении всех групп организмов.

Анализ следствий этих постулатов в таксономическом составе, богатстве организмов разных групп, их размещении в циркумполярном пространстве высоких широт и представлен в последующих разделах монографии.

SUMMARY

Territory. Polar deserts is the northernmost, marginal at the latitudinal gradient and the smallest natural zone on the globe. Its land area is just 160 775 km² (for comparison, the area of all islands within the Arctic is 3 842 600 km²). Besides the islands of the Arctic Basin, zonal polar desert landscapes are developed on the only on the globe mainland locality of the polar deserts in the northern half of the Chelyuskin Peninsula (northern Taymyr) on the Eurasian continent. There are three geobotanical provinces according to V. D. Aleksandrova (1983). The Barentz province includes the following islands: North-East Land (Nordaustlandet) in the Svalbard archipelago and adjacent Kong Karls Land (group of 3 islands) and the White Isl. beyond the Russian Federation, as well Victoria Isl., the Franz Josef Land archipelago, the northern part of the Northern Isl. of Novaya Zemlya and 3 islands in the Kara Sea (Vise, Ushakov, Uedineniya) within it. In general, relatively small (about 36 500 km²) area of the province is significantly (by 77 %) covered by permanent ice. Hence, a little more than 8 000 km² are available for plant cover development. The Siberian province combines the Severnaya Zemlya archipelago (between the Kara and Laptev seas), the northern half of Chelyuskin Peninsula, as well as the De Long islands in the East Siberian Sea. At the total area of the province about 42 200 km²

its ice-free land surface is 24 760 km² that is almost tripled larger than that in the Barentz province. The Canadian province includes the Queen Elizabeth Islands (9 islands located in the north-western part of the Canadian Arctic archipelago: Amund Ringnes, Ellef Ringnes, Borden, Brock, King Christian, Lougheed, Mackenzie King, Meighen (with a small glacier), Emerald) and the north-western or northern costs of Prince Patrick, Melville, Axel Heiberg, and Ellesmere islands as well the ice-free northern part of Peary Land (Greenland). The almost ice-free area of province is 73 300 km² that is only slightly less than the total territory of the other two. **Climatic conditions.** The main direct-acting factor that determines all the features of the composition and structure of the polar desert living cover is lack of heat. The vegetative period is the shortest for the terrestrial communities of all natural zones.

The most important climatic parameter for the level of biological diversity and ecosystem productivity is the heat conditions of the growing season. In polar deserts only July and August have positive mean month air temperature (0.5–1.5 °C and ≤2.0 °C in Eurasian Arctic and about 4 °C in Canadian one. The growth period is not only cool but also very short: proper summer (with mean daily air temperature above 0 °C) continues about 50 days (roughly from July 5 to August 25). The depth of soil active layer thawing in zonal communities does not exceed 40 cm. However to such a depth the permafrost level comes down in the first week of August, when the main growth processes of organisms are almost completed, while for the most part of July it stays at 20–30 cm. The year amount of precipitation varies from 300 mm in Franz Josef Land, no more than 100–250 mm on Severnaya Zemlya and up to 50–150 mm in the Canadian Arctic archipelago, that in absolute terms is comparable with the hot deserts. About 70 % of the precipitation falls as snow in winter period, however summer is characterized by high air humidity together with frequent fogs. **Landscape and cover structure.** The word “desert” reflects the most conspicuous feature of landscape that is the dominance of “empty” space. It is this that is the most striking for everybody who was lucky to see such severe landscapes. The proportion of bare ground on the interfluvial surfaces and gentle slopes may be 95 to 99% and rarely less than 80 %. Bare ground prevail even in optimal conditions at loamy plakors. The reason for the bare landscape is high activity of cryogenic processes occurring in the active layer of the soil. The ground cracking and frost sorting of particles are the causes for appearance of the so-called patterned grounds of various forms like circles, polygons and transitional between these nets (Washburn, 1956). The weakly developed plant (mainly bryophyte) cover repeats all the nuances of mechanical cracking little smoothing out the sharp edges of cracks. Therefore the vegetation design depends on the pattern of bare grounds. The variation of the latter is large so that the structure cover being the same intrinsically, looks rather diverse in particular due to the different colors of bryophytes and lichens, filling cracks. The absence of not only vascular plants but sometimes all of macrophytes is typical for the most extreme conditions like uplands close to the glaciers, gravelly substrates, and snow-beds. However closed, sometimes continuous, bryophyte cover of different color (green, gray, red) is formed in the intrazonal wet environments (stream valleys, snow-beds on slopes, the mountain tails with the inflow of water from the melting snow). **Landscapes and vegetation.** Landscapes of the polar desert zone are quite diverse. There are a well-defined type of plakor areas with marine Quaternary deposits and relatively well-drained loamy interfluvial with zonal vegetation in various parts of its territory. If in the tundra zone it is possible to speak in terms of climax vegetation (stable existence of mature communities), the polar desert plant cover status on zonal positions fit to the definition of permanent (chronic)-pioneer remaining on the initial stages of the succession process indefinitely long. It is worth to stress two states that leave their mark on all the characteristics of the polar desert living cover. I. Polar deserts are situated on the margin of global heat gradient that is why all biological processes in ecosystems take place under extreme conditions. II. Due to the nearness to the Northern pole this zone occupies a small compact area that is reflected in the composition and distribution of all groups of organisms.

РАСТЕНИЯ И ГРИБЫ ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЬ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ

PLANTS AND FUNGI OF THE POLAR DESERTS IN THE NORTHERN HEMISPHERE

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

VASCULAR PLANTS

Сосудистые растения в полярных пустынях северного полушария изучены лучше, чем какая-либо другая группа растений. Информацию об их присутствии в том или ином районе в первую очередь можно почерпнуть из флористических работ, где приведены либо аннотированные списки видов, либо таблицы с указанием их распространения по нескольким пунктам (например, на больших островах) или в пределах одной конкретной флоры. Менее полные данные можно извлечь из характеристик природных условий в работах, посвященных другим организмам, или из геоботанических описаний в статьях по растительности. В монографии Е. С. Короткевича (1972) в обзоре флористического состава зоны полярных пустынь северного полушария вся информация о составе, жизненных формах, адаптивной стратегии и продуктивности сосудистых растений уместилась на двух страницах, на которых приведены названия немногие, наиболее распространенных видов. Перечень сосудистых растений (в оригинале 93 вида, с учетом современной номенклатуры 84) по евразийскому сектору приведен в работе по растительности зоны в пределах СССР (Александрова, 1983). Для составления общего списка сосудистых растений, известных на данный момент для зоны полярных пустынь в циркумполярном масштабе, использованы все доступные литературные источники (табл. 1). Дополнительная информация по Земле Франца-Иосифа и п-ову Челюскин была получена при просмотре гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Данные о распространении видов сосудистых растений (табл. 2) неравноценны по ряду признаков. Из 35 столбцов 18 относятся к Баренцевской провинции, 8 — к Сибирской, 9 — к Канадской. В одних случаях это — список видов небольшого острова, который можно приравнять к одной конкретной флоре, в других — нескольких конкретных флор или одной полной плюс единичные находки за ее пределами или — общий список для нескольких пунктов или островов. Лишь немногие флоры выявлены достаточно хорошо, например, некоторых островов Земли Франца-Иосифа и Северной Земли, о-ва Эллеф-Рингнес, мыса Челюскин, Земли Пири. Большинство списков явно неполные (27 видов на о-ве Амунд-Рингнес), а есть и совсем бедные, например острова Ушакова (5), Пионер (8), Комсомолец и Диабазовые (по 7). В один столбец в табл. 2 объединены данные

Таблица 1

**Изученность сосудистых растений
в различных районах зоны полярных пустынь**
Knowledge of vascular plants in various regions of the polar desert zone

Территория	Число видов	Источник данных
БАРЕНЦЕВСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	71	
<i>Архипелаг Шпицберген</i> Северо-Восточная Земля	52	Hanssen, Lid, 1932; Elven, Elvebakk, 1996; Матвеева, 2010.
<i>Архипелаг Земля Франца-Иосифа</i>	51	Толмачев, 1931; Толмачев, Шухтина, 1974; Александрова, 1983; Сафронова, 1983; Одаз, 1994; Odasz, 1994; Чуракова и др., 2014. Гербарные фонды LE.
<i>Архипелаг Новая Земля</i> о-в Северный (северная часть от Русской Гавани и севернее)	55	Вехов, Кулиев, 1996, 1998.
<i>Острова Карского моря</i> о-в Визе	29	
о-в Уединения	19	Говоруха, 1970; Сафронова, Ходачек, 1989.
о-в Ушакова	27	Сафронова, Ходачек, 1989.
	5	Говоруха, 1970.
СИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	86	
<i>П-ов Таймыр</i> п-ов Челюскин (северная часть)	62	Сафронова, 1979; Матвеева, 1979. Гербарные фонды LE.
<i>Архипелаг Северная Земля</i> о-в Большевик	85	
о-в Октябрьской Революции	68	Короткевич, 1958, 1972; Сафронова, 1993, 2001; Матвеева, 2006; Матвеева, Заноха, 2008.
о-ва Комсомолец и Диабазовые острова Седова	65	Сафронова, 1981; Ходачек, 1986; Гербарные фонды LE.
<i>Острова Де-Лонга</i> о-в Жохова	7	Андреев и др., 1993. Гербарные фонды LE.
о-в Генриетты	16	Гербарные фонды LE.
о-в Беннетта	20	Самарский и др., 1997.
	1(10)*	Аверина и др., 1962.
	20	Толмачев, 1959; Аверина и др., 1962.
КАНАДСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	89	
<i>Канадский арктический архипелаг</i> о-в Амунд-Рингнес	82	
о-в Эллеф-Рингнес	28	Edlund, Alt, 1989. Сборы Н. В. Матвеевой в 1999 г. в: Gonzales et al., 2000.
острова Борден, Кинг-Кристиан, Лохид, Маккензи-Кинг, Миен	47	Savile, 1961; Edlund, Alt, 1989; Vohnlanthen et al., 2008).
о-в Элсмир (северная оконечность)	44	Kuc, 1970; Edlund, 1980; Bell, Bliss, 1980; Bliss, Svoboda, 1984; Bliss et al., 1984.
	59	Bruggemann, Calder, 1953; Schuster, 1959; Brassard, 1971.
<i>Гренландия</i> Земли Пири (северная часть)	58	Holmen, 1957; Bay, 1997.

Примечание. * В цитируемой работе приведен только 1 вид, но сказано, что их там 10.

по 5 островам архипелага Земля Франца-Иосифа: Огорд¹ — *Saxifraga hyperborea*; Винер Нейштадт — *Papaver polare*, *Saxifraga oppositifolia*, *Silene acaulis*; Ньюком — *Alopecurus alpinus*, *Saxifraga cernua* и *S. oppositifolia*; Солсбери — *Saxifraga nivalis* и *S. oppositifolia*; Чамп — *Puccinellia angustata* и *Cerastium alpinum*. Нет отдельного столбца для о-ва Генриетты (острова Де-Лонга), откуда достоверно известен только 1 вид — *Artemisia borealis*, хотя авторы (Аверина и др., 1962) упоминают о 10.

На самом западном из островов Российской Арктики — крошечном, площадью 5.3 км², о-ве Виктория, почти целиком покрытом ледяным куполом, эта группа растений отсутствует (Говоруха, 1970). Нет данных для Земли Короля Карла и о-ва Белый в архипелаге Шпицберген и о-ва Шмидта в архипелаге Северная Земля, полностью покрытых ледниками (и с большой вероятностью можно полагать, что сосудистых растений там нет), а также для огромного числа островов Земли Франца-Иосифа и 3 островов Де-Лонга (Генриетты, Жаннетты и Вилькицкого). В Канадской провинции информация о сосудистых растениях имеется только для 5 из 13 островов, относимых к зоне полярных пустынь.

В табл. 2 семейства и роды расположены по системе Энглера, виды — по алфавиту. Названия видов приведены по «Арктической флоре СССР» (1960–1987) — см. Комментарии.

Анализ флоры

Таксономическое богатство. В настоящее время для флоры сосудистых растений полярных пустынь северного полушария выявлены 122 вида (6 видов представлены северными подвидами), относящиеся к 53 родам и 17 семействам (табл. 2).

Из 17 семейств в Баренцевской провинции (14 семейств) отсутствуют *Equisetaceae*, *Onagraceae* и *Scrophulariaceae*, в Сибирской (15) нет двух первых, в Канадской (15) — *Primulaceae* и *Boraginaceae*. Для всех трех провинций известны 12 семейств. Из 5 семейств, дифференцирующих провинции, в двух (*Equisetaceae* и *Boraginaceae*) — по 2 вида, в остальных — по 1. Доля семейств от их общего числа в циркумполярном масштабе одинаково высока в Сибирской и Канадской провинциях (по 88 %) и чуть ниже (82 %) в Баренцевской (табл. 3).

В Баренцевской провинции больше всего (13) семейств — на Северо-Восточной Земле, где нет сем. *Primulaceae*, отмеченного в провинции только на мысе Желания на севере Новой Земли. На 4 островах архипелага Земля Франца-Иосифа (Алджер, Земля Георга, Гукера, Хейса) число семейств почти такое же (9–10), как и во всем архипелаге, а на остальных их в 1.5–2 раза меньше (5–6). На всем архипелаге Северная Земля и двух его самых крупных островах, а также во флоре п-ова Челюскин представлены все 15 семейств, известные для Сибирской провинции. В Канадском арктическом архипелаге наибольшее число семейств — на севере о-ва Элсмир (14) и островах Эллеф-Рингнес (11) и Кинг-Кристиан (10), на остальных — по 6–9. На севере Земле Пири их 10.

Сильнее выражено варьирование в составе родов: из 53 (зона в целом) во всех провинциях встречаются 28 (53 %). Общие для каких-то двух провинций: 4 рода (*Androsace*, *Eritrichium*, *Hierochloë*, *Myosotis*) в Баренцевской и Сибирской; 3 (*Sagina*, *Silene*, *Taraxacum*) — в Баренцевской и Канадской и 1 (*Eriophorum*) —

¹ Остров Огорд назван в честь норвежского полярного исследователя В. Aagaard; на гербарных этикетках и в русскоязычной ботанической литературе приводился под названиями Агад, Аагад, Аагаард.

Распространение сосудистых растений
Distribution of vascular plants

Таблица 2

Таксон	Геоботаническая																		
	Баренцевская																		
	Архипелаг Шпицберген	Архипелаг Земля Франца-Иосифа													Архипелаг Новая Земля	Острова Карского моря	Всего в провинции		
Северо-Восточная Земля	о-в Земли Александры	о-в Алджер	о-в Белл	о-в Земля Георга	о-в Хошгеттера	о-в Гукера	о-в Мак-Клинтока	о-в Мейбел	о-в Нортбрук	о-в Рудольфа	о-в Скотт-Келти	о-в Хейса	о-ва Огорд, Виннер-Нойштадт, Ньюкомба, Солсбери, Чамп	Северный остров (северная оконечность)	о-в Визе	о-в Уединения		о-в Ушакова	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
EQUISETINAE																			
Equisetaceae																			
<i>Equisetum arvense</i> L. subsp. boreale (Bong.) Rupr.																			
<i>E. variegatum</i> Schleich. ex Web. et Mohr																			
MONOCOTYLEDONEAE	17	6	3	2	8	5	14	1	12	5	5	4	14	3	20	5	8		26
Poaceae	13	4	2	2	5	5	11	1	9	5	4	4	11	3	17	4	7		21
<i>Alopecurus alpinus</i> Smith	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.																			+
<i>Calamagrostis holmii</i> Lange																			+
<i>Deschampsia alpina</i> (L.) Roem. et Schult.	+																		+
<i>D. borealis</i> (Trautv.) Roshev.		+					+		+				+		+	+	+		+
<i>D. brevifolia</i> R. Br.																+	+		+
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt.																			+
<i>Dupontia fisheri</i> R. Br.								+	+				+						+
<i>D. psilosantha</i> Rupr.	+																		+
<i>Festuca baffinensis</i> Polun.																			+
<i>F. brachyphylla</i> Schult. et Schult.																			+
<i>F. hyperborea</i> Holmen																			+
<i>F. viviparoidea</i> Krajina ex Pavlicek	+																		+
<i>Hierochloë alpina</i> (Sw.) Roem. et Schult.																			+
<i>Phippsia algida</i> (Soland.) R. Br.	+	+			+	+	+		+	+			+	+	+	+	+		+
<i>P. concinna</i> (Th. Fries) Lindeb.	+						+						+						+
<i>Pleuropogon sabinii</i> R. Br.	+						+		+	+									+
<i>Poa abbreviata</i> R. Br.	+	+	+																+
<i>P. alpina</i> L.	+																		+

в зоне полярных пустынь
within the polar desert zone

Таксон	Геоботаническая																		
	Баренцевская																		
	Архипелаг Шпицберген	Архипелаг Земля Франца-Иосифа													Архипелаг Новая Земля	Острова Карского моря	Всего в провинции		
Северо-Восточная Земля	о-в Земли Александры	о-в Алджер	о-в Белл	о-в Земля Георга	о-в Хошгеттера	о-в Гукера	о-в Мак-Клинтока	о-в Мейбел	о-в Нортбрук	о-в Рудольфа	о-в Скотт-Келти	о-в Хейса	о-ва Огорд, Виннер-Нойштадт, Ньюкомба, Солсбери, Чамп	Северный остров (северная оконечность)	о-в Визе	о-в Уединения		о-в Ушакова	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
EQUISETINAE																			
Equisetaceae																			
<i>Equisetum arvense</i> L. subsp. boreale (Bong.) Rupr.																			
<i>E. variegatum</i> Schleich. ex Web. et Mohr																			
MONOCOTYLEDONEAE	17	6	3	2	8	5	14	1	12	5	5	4	14	3	20	5	8		26
Poaceae	13	4	2	2	5	5	11	1	9	5	4	4	11	3	17	4	7		21
<i>Alopecurus alpinus</i> Smith	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.																			+
<i>Calamagrostis holmii</i> Lange																			+
<i>Deschampsia alpina</i> (L.) Roem. et Schult.	+																		+
<i>D. borealis</i> (Trautv.) Roshev.		+					+		+				+		+	+	+		+
<i>D. brevifolia</i> R. Br.																+	+		+
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt.																			+
<i>Dupontia fisheri</i> R. Br.								+	+				+						+
<i>D. psilosantha</i> Rupr.	+																		+
<i>Festuca baffinensis</i> Polun.																			+
<i>F. brachyphylla</i> Schult. et Schult.																			+
<i>F. hyperborea</i> Holmen																			+
<i>F. viviparoidea</i> Krajina ex Pavlicek	+																		+
<i>Hierochloë alpina</i> (Sw.) Roem. et Schult.																			+
<i>Phippsia algida</i> (Soland.) R. Br.	+	+			+	+	+		+	+			+	+	+	+	+		+
<i>P. concinna</i> (Th. Fries) Lindeb.	+						+						+						+
<i>Pleuropogon sabinii</i> R. Br.	+						+		+	+									+
<i>Poa abbreviata</i> R. Br.	+	+	+																+
<i>P. alpina</i> L.	+																		+

Таблица 3
Число видов в семействах сосудистых растений во флорах разных провинций зоны полярных пустынь

Number of species in vascular plant families in floras of various provinces within the polar desert zone

Семейство	Провинция			Вся зона
	Баренцевская	Сибирская	Канадская	
<i>Poaceae</i>	21	19	25	31
<i>Brassicaceae</i>	11	16	12	18
<i>Caryophyllaceae</i>	10	9	12	15
<i>Saxifragaceae</i>	10	11	12	14
<i>Asteraceae</i>	1	4	3	8
<i>Cyperaceae</i>	2	4	5	7
<i>Ranunculaceae</i>	3	5	5	6
<i>Rosaceae</i>	2	5	3	6
<i>Juncaceae</i>	3	3	3	3
<i>Salicaceae</i>	2	3	2	3
<i>Polygonaceae</i>	2	2	2	2
<i>Boraginaceae</i>	2	2	-	2
<i>Papaveraceae</i>	1	1	1	1
<i>Primulaceae</i>	1	1	-	1
<i>Scrophulariaceae</i>	-	1	1	2
<i>Equisetaceae</i>	-	-	2	2
<i>Onagraceae</i>	-	-	1	1
Всего:				
видов	71	86	89	122
семейств	14	15	15	17

Примечание. Полужирным шрифтом — число видов в ведущих семействах.

borealis, *Chrysosplenium alternifolium*, *Eutrema edwardsii*, *Gastrolychnis affinis*, *Senecio atropurpureus*) и 2 с евразийским (*Lagotis glauca* subsp. *minor*, *Parrya nudicaulis*) распространением, которых нет в северной полосе зоны. *Petasites frigidus* во всей зоне найден только на удаленном от материка небольшом о-ве Беннетта (острова Де-Лонга). Для этого же острова известно и второе (как в провинции, так и во всей зоне — есть на о-ве Большевик) нахождение *Saussurea tilesii*. Только на обоих крупных островах Северной Земли обнаружены *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* и *Salix reptans*, редкие и на них. Присутствие же только в Сибирской провинции таких видов, как крупки *Draba barbata*, *D. pilosa* и *D. pohlei*, а также *Novosieveria glacialis* и *Saxifraga serpyllifolia*, объясняется не столько южной полосой зоны, сколько азиатскими ареалами видов. В случае же с *Calamagrostis holmii*, *Caltha arctica*, *Dryas punctata* и *Minuartia macrocarpa* можно оперировать обоими аргументами.

Ряд дифференцирующих таксонов Канадской провинции (*Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *E. variegatum*, *Batrachium trichophyllum* subsp. *lutulentum*, *Chamaenerion latifolium*, *Erigeron eriocephalus*, *Pedicularis hirsuta*, *Trisetum spicatum*) более

вам, архипелагам и провинциям. Во всех трех провинциях найдены только 46 видов (39.7 %). Поскольку, как мы полагаем, сосудистые растения изучены в этой зоне достаточно полно, за разными цифрами видового богатства трех провинций (71 вид в Баренцевской, 86 — в Сибирской и 89 — в Канадской), скорее всего, стоят объективные причины. При практически одинаковом числе видов в двух последних провинциях в каждой из них есть виды, выявленные только в одной: 22 в Сибирской и 21 в Канадской. В Баренцевской таких видов всего 2 — *Carex nardina* и *Taraxacum arcticum* (оба на Северо-Восточной Земле). От 7 до 12 видов являются общими для каких-то двух провинций. В Сибирской провинции большое число видов с региональным или провинциальным распространением не в последнюю очередь объясняется расположением основных территорий полярных пустынь в Таймыро-Североземельском секторе вблизи материка: ширина пролива Вилькицкого между южным островом архипелага Северная Земля и мысом Челюскин — около 80 км. Соответственно, здесь наилучшим образом представлена южная полоса зоны (острова Большевик и Октябрьской Революции и единственная в зоне материковая территория — северная часть п-ова Челюскин). Во флоре этих районов имеется 5 таксонов с циркумполярным (*Artemisia*

Таблица 4

Число видов в родах сосудистых растений во флорах разных провинций зоны полярных пустынь

Number of species in vascular plant genera in floras of various provinces within the polar desert zone

Род	Провинция			Вся зона	Род	Провинция			Вся зона
	Баренцевская	Сибирская	Канадская			Баренцевская	Сибирская	Канадская	
<i>Saxifraga</i>	10	10	12	13	<i>Androsace</i>	1	1	-	1
<i>Draba</i>	7	10	9	12	<i>Eritrichium</i>	1	1	-	1
<i>Poa</i>	5	5	6	8	<i>Myosotis</i>	1	1	-	1
<i>Carex</i>	2	2	3	5	<i>Hierochloë</i>	1	1	-	1
<i>Puccinellia</i>	3	2	6	6	<i>Taraxacum</i>	1	-	2	3
<i>Cerastium</i>	4	2	3	4	<i>Sagina</i>	1	-	1	1
<i>Ranunculus</i>	3	4	4	4	<i>Silene</i>	1	-	1	1
<i>Festuca</i>	2	3	3	4	<i>Eriophorum</i>	-	2	2	2
<i>Minuartia</i>	1	3	3	4	<i>Artemisia</i>	-	1	-	1
<i>Deschampsia</i>	3	1	2	3	<i>Calamagrostis</i>	-	1	-	1
<i>Salix</i>	2	3	2	3	<i>Caltha</i>	-	1	-	1
<i>Stellaria</i>	2	2	2	2	<i>Chrysosplenium</i>	-	1	-	1
<i>Luzula</i>	2	2	2	2	<i>Eutrema</i>	-	1	-	1
<i>Phippsia</i>	2	2	2	2	<i>Lagotis</i>	-	1	-	1
<i>Cochlearia</i>	2	2	1	2	<i>Novosieveria</i>	-	1	-	1
<i>Dupontia</i>	2	1	2	2	<i>Parrya</i>	-	1	-	1
<i>Potentilla</i>	1	2	2	2	<i>Petasites</i>	-	1	-	1
<i>Gastrolychnis</i>	1	2	2	3	<i>Saussurea</i>	-	1	-	1
<i>Dryas</i>	1	2	1	3	<i>Senecio</i>	-	1	-	1
<i>Alopecurus</i>	1	1	1	1	<i>Equisetum</i>	-	-	2	2
<i>Braya</i>	1	1	1	1	<i>Batrachium</i>	-	-	1	1
<i>Arctagrostis</i>	1	1	1	1	<i>Chamaenerion</i>	-	-	1	1
<i>Cardamine</i>	1	1	1	1	<i>Erigeron</i>	-	-	1	1
<i>Oxyria</i>	1	1	1	1	<i>Pedicularis</i>	-	-	1	1
<i>Papaver</i>	1	1	1	1	<i>Trisetum</i>	-	-	1	1
<i>Pleuropogon</i>	1	1	1	1	Всего:				
<i>Polygonum</i>	1	1	1	1	видов	71	86	89	122
<i>Juncus</i>	1	1	1	1	родов	35	44	38	53

Примечание. Полужирным шрифтом выделено число видов в ведущих родах.

свойственны зоне тундр, и их нахождение на северной оконечности о-ва Элмир в окрестностях мыса Алерт объясняется тем, что там полярные пустыни непосредственно граничат с тундровой зоной, к которой относится подавляющая часть территории этого громадного острова. Все эти таксоны в пределах зоны тундр распространены циркумполярно, а потому могли бы быть и в двух других провинциях, по крайней мере, в Сибирской. Из 22 видов, встреченных только в Канадской провинции, преимущественно американское распространение имеют 6 (*Dryas integrifolia*, *Gastrolychnis* × *triflora*, *Puccinellia bruggemannii*, *P. vaginata*, *Saxifraga tricuspidata*, *Taraxacum lacerum*). Только в ней, хотя и не часто, попадает *Minuartia rossii*.

Из 3 видов одуванчиков 2 обнаружены в Канадском арктическом архипелаге (*Taraxacum lacerum* на о-ве Эллеф-Рингнес и *T. phymatocarpum* на севере

о-ва Элсмир), а самый обычный в тундрах *T. arcticum* — только на Северо-Восточной Земле (в окрестностях бухты Нордвикка). Ясколки *Cerastium arcticum* и *C. beeringianum* subsp. *bialynickii* замещают друг друга соответственно в Баренцевской/Канадской и Сибирской провинциях, так же как и близкородственные *Gastrolychnis* × *triflora* и *G. affinis*.

Такие низкие величины числа видов для отдельных островов как 5–13 (табл. 2) скорее всего, отражают недостаточную выявленность флоры (например, на канадских островах Маккензи-Кинг и Борден). Но нельзя исключить и действительно сильную обедненность состава сосудистых растений. Так, меньше всего (5) видов известно для о-ва Ушакова площадью 328 км² — самого северного (но не самого маленького!) из островов в Карском море, но это — высокий остров (350 м над ур. м.), почти полностью покрытый льдом. На расположенных южнее, разных по площади плоских островах Визе (288 км², максимальная высота 22 м) и Уединения (20 км², 25 м) видов соответственно 19 и 27. Однако на всех трех островах никто не работал длительное время. Скорее всего, недостаточно полно изучена флора и на островах Пионер (8 видов) и Комсомолец (7) в архипелаге Северная Земля, но ожидать там значительного увеличения числа видов не приходится, поскольку свободной ото льда территории там очень мало.

Бедность видами Баренцевской провинции можно объяснить как самым северным положением, удаленностью от материка, так и малой площадью, свободной от ледников поверхностью. В суровых условиях Северо-Восточной Земли в 3 пунктах обнаружены 52 вида, а на севере Новой Земли в 4 пунктах — 55. Эти величины сопоставимы с богатством всего архипелага Земля Франца-Иосифа, для которого по 17 островам (всего в архипелаге их 192) известен 51 вид. Но какая из названных причин наиболее важна, сказать трудно. Почему, например, на достаточно большом (1130 км²) и хорошо изученном (там работала В. Д. Александрова) о-ве Земля Александры со значительными пространствами суши, не покрытой льдами, найдены только 24 вида, на Земле Георга, самом крупном (2900 км²) острове — 30, а на маленьких островах Мейбел (55 км²) и Хейса (150 км²) их соответственно 36 и 39, что лишь немногим меньше, чем на о-ве Гукера (508 км²), для которого известны 43 вида?

В Канадском арктическом архипелаге больше всего видов известно для изрезанного узкими длинными фиордами северного побережья о-ва Элсмир (59 видов в 6 пунктах) и о-ва Эллеф-Рингнес² (47). Для первого острова информация извлечена из работ бриологов (Bruggemann, Calder, 1953; Brassard, 1971b, 1976). На о-ве Эллеф-Рингнес флора изучена (с 1948 по 1978 гг.) в окрестностях метеостанции и аэропорта Исаксен (Savile, 1961) в глубоко врезанной бухте в самых благоприятных для этого крупного (11 295 км²) острова условиях на южном дренированном макросклоне к морю. В обоих районах преобладают основные породы (базальты, доломиты и известняки). На о-ве Амунд-Рингнес 28 видов сосудистых растений были собраны в его северной части в 1999 г. во время международной экспедиции CANTRAN-99 в течение 4-часовой высадки с вертолета (Gonzales et al., 2000; сборы Н. В. Матвеевой). Естественно ожидать, что флора этого довольно большого (5 255 км²), низкого, без оледенения, острова значительно богаче. Для трех относительно небольших островов — Лохид (1 312 км²), Кинг-Кристиан (645 км²), Миен (955 км²) известны соответственно 29, 30 и 34 вида. А для двух значительно больших по площади — Борден (2 794 км²) и Маккензи-Кинг (5 048 км²) всего 6 и 13. Информация о сосудистых растениях этих островов имеется в немногих

статьях с флористическими списками (Кус, 1970; Edlund, 1980) и в геоботанических работах (Bell, Bliss, 1980; Bliss, Svoboda, 1984; Bliss et al., 1984). Сведений о флоре островов Брок (764 км²) и Эмеральд (549 км²) нет.

На крупных островах и в архипелагах можно встретить 50–70 % флоры всей зоны. Эта доля зависит от специфики природных условий (включая климат, рельеф, состав пород), от размеров как свободной ото льда, так и обследованной площади, и, конечно, от детальности исследования. Последнее всегда нужно иметь в виду при сравнительном анализе таксономического состава и богатства флор. Число видов в хорошо изученных конкретных флорах в южной полосе зоны — около 50 (56 на мысе Челюскин, 46 в бухте Солнечная на о-ве Большевик, 47 в бухте Исаксен на о-ве Эллеф-Рингнес), в северной — менее 40 (24 на Земле Александры, 39 на о-ве Хейса) (Толмачев, 1931; Savile, 1961; Толмачев, Шухтина, 1974; Сафронова, 1979; Александрова, 1983; Матвеева, Заноха, 2008).

Несмотря на циркумполярные арктические ареалы большинства видов, различия в составе флор разных территорий достаточно велики. Самые низкие величины всех показателей таксономического богатства — в Баренцевской провинции, что, безусловно, связано с самым северным положением ее территорий, с самым коротким и холодным вегетационным периодом. Флора Канадской провинции, несмотря на небольшое число островов и слабую изученность, достаточно богата. Принимая во внимания еще и то, что в ней на всех островах, относимых к полярным пустыням, почти нет (менее 10 %) ледников, можно предполагать присутствие на них ряда видов с широким распространением.

По сравнению с тундровой зоной флора сосудистых растений полярных пустынь существенно обеднена. Число видов во всей зоне, территория которой измеряется сотнями тысяч квадратных километров, того же порядка, что и в любой конкретной флоре в самой северной полосе тундр на площади 25 км² (Матвеева, 2009). Это — свидетельство резкого снижения видового разнообразия группы на маргинальном отрезке градиента теплообеспеченности. Обеднение затрагивает и таксоны более высокого уровня: отсутствуют такие важнейшие в тундровой зоне семейства, как *Ericaceae* и *Fabaceae*, а сем. *Cyperaceae* представлено единичными экземплярами из родов *Carex* и *Eriophorum* и только в южной полосе зоны.

Таксономический анализ. Типовой таксономический анализ, обычный в практике российских северных флористов, затруднен из-за бедности флоры на уровне семейств и родов. Так, нет возможности говорить о 10 ведущих таксонах (с числом видов более 3), поскольку таковых во всей флоре соответственно 8 и 9, а в провинциях и архипелагах и того меньше (табл. 2, 3).

Самое богатое семейство — *Poaceae* — лидирует с большим отрывом на любом уровне рассмотрения. Но состав видов в нем варьирует значительно: если общее число видов 31, то во флорах провинций оно на треть меньше (19–25). Следующие в ряду — 3 семейства с почти равным числом видов: *Brassicaceae* (18), *Caryophyllaceae* (15) и *Saxifragaceae* (14). В провинциях видов в них на 2–7 меньше, но не одинаково. В Баренцевской и Канадской разница в богатстве этих семейств всего в 1 вид (11 и 10 в первом семействе) или ее нет (по 12 во втором); в Сибирской — заметно меньше гвоздичных (9) и больше всего (16) крестоцветных. Следующие 4 семейства также содержат почти одинаковое число видов: 8 — *Asteraceae*, 7 — *Cyperaceae* и по 6 — *Ranunculaceae*, *Rosaceae*. В разных провинциях они представлены по-разному: от отсутствия сложноцветных и единичного присутствия осоковых в Баренцевской до 5 видов осоковых, лютиковых и розоцветных в какой-то одной из провинций. Эти 8 многовидовых семейств объединяют 106 видов (87 % флоры всей зоны). В Сибирской провинции те же

² С 1994 по 2001 г. на острове находился Северный магнитный полюс Земли.

8 семейств содержат 73 вида (60 %). В Канадской — таких семейств 5, а видов в них 71 (58 %). В Баренцевской провинции в 4 самых богатых семействах всего 52 вида (43 %). Доля ведущих семейств от флоры каждой провинции укладывается в диапазон от 70 до 85 (табл. 3). Во флорах архипелагов и конкретных флорах островов богатых семейств бывает по 4–6, и их доля от флоры зоны варьирует от 74–76 до 81–83 %.

Ведущие семейства во всей флоре и на любой территории, независимо от площади обследования (сотни квадратных километров крупных архипелагов и островов, десятки — небольших островов, около 25 км² в пределах конкретной флоры) и общего богатства флор (от 30 до 70 видов), одни и те же — *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Caryophyllaceae* (табл. 3). Кроме них более 4 видов в конкретных флорах очень редко бывает в семействах *Rosaceae* и *Ranunculaceae*.

Остальные 9 семейств относятся к разряду маловидовых: по 3 в *Juncaceae* и *Salicaceae*, по 2 в *Boraginaceae*, *Equisetaceae*, *Polygonaceae*, *Scrophulariaceae* и по 1 в *Onagraceae*, *Papaveraceae*, *Primulaceae* (доля последних во всей флоре 2.5 %). В провинциях их общее число варьирует от 7 в Сибирской, где нет *Equisetaceae* и *Onagraceae*, до 10 в Баренцевской (нет тех же двух и еще *Scrophulariaceae*, но есть 3 семейства из многовидовых — *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*) и в Канадской (нет *Primulaceae* и *Boraginaceae*, есть *Asteraceae* и *Rosaceae*). Доля семейств, представленных в рассматриваемой флоре 1 видом, во флоре каждой провинции чуть выше, чем в общей флоре зоны, но все равно очень мала (3–4 %). На разных островах число маловидовых семейств варьирует от 3 (Земля Александры)–6 (небольшие острова Земли Франца-Иосифа) до 10 (большие острова Северной Земли). В конкретных флорах их бывает довольно много (11 на мысе Челюскин, 8 в Бухте Солнечная). Число одновидовых семейств варьирует от 2 (Земля Александры) до 7 (на о-ве Октябрьской Революции). В конкретном районе, особенно с бедной флорой, в разряд одновидовых семейств попадают мало- (*Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Equisetaceae*, *Juncaceae*, *Salicaceae*, *Polygonaceae*) и даже многовидовые (*Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*) во всей флоре.

Многовидовых родов (более 3 видов) во флоре всей зоны всего 9 (7 %), самый богатый из них — род *Saxifraga* (13 видов), он же лидирует и во всех провинциях (10–12), архипелагах (9–10) и конкретных флорах (8–10). Следующие по богатству роды *Draba* (12) и *Poa* (8) сохраняют эти позиции и во флорах всех остальных уровней. Из оставшихся 6 только в родах *Puccinellia* и *Carex* по 5 видов, в остальных (*Cerastium*, *Festuca*, *Minuartia*, *Ranunculus*) — по 4. Но только 3 из названных (*Cerastium*, *Puccinellia*, *Ranunculus*) сохраняют статус многовидовых хотя бы в одной провинции. Эти 9 многовидовых родов объединяют 59 видов (49 % флоры всей зоны). В провинциях число таких родов — 4–5 и включают они от 22 до 30 % видов флоры зоны и от 37 до 46 % — соответствующей провинции.

Маловидовые роды (1–3 вида) составляют большинство как во всей флоре (83 %, 44 вида), так и в любой провинции: от 89 % (31) в Баренцевской провинции и 87 % (33) в Канадской до 91 % (40) в Сибирской. Соответственно доля и число одновидовых родов — 57 % (20), 47 % (18) и 57 % (25).

Анализ жизненных форм. Во флоре преобладают травы (116 видов), из них 114 — поликарпические (табл. 5). Больше всех среди них стержнекорневых (43 вида), далее по убыванию идут короткокорневищные (23), плотнодерновинные (22) и длиннокорневищные (18). Специализированных форм немного: 5 наземноползучих (*Batrachium eradatum*, *Caltha arctica*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Puccinellia phryganodes*, *Ranunculus hyperboreus*), 2 столонообразующих (*Saxifraga cernua*, *S. platysepala*) и 1 корнеотпрысковый (*Parrya nudicaulis*). Из этой мало-

численной группы в растительном покрове обычна, а в условиях избыточного азотного питания на птичьих базарах и органических выбросах на территориях поселков даже обильна, *Saxifraga cernua*, одна из двух вивипарных камнеломок с выводковыми почками (вторая — *S. foliolosa*). Оба монокарпических вида (*Cochlearia arctica* и *C. groenlandica*) — стержнекорневые. При разном числе и наборе видов, соотношение трав разных жизненных форм примерно одинаково по всей зоне, как в разных провинциях, так и по архипелагам и островам, а в пределах последних — и по разным конкретным флорам (Матвеева, Заноха, 2008).

Таблица 5

Распределение числа видов сосудистых растений по жизненным формам во флорах разных провинций зоны полярных пустынь
Number of species in vascular plant life forms in floras of various provinces within the polar desert zone

Жизненная форма	Провинция			Вся зона
	Баренцевская	Сибирская	Канадская	
Кустарники (придаточнокорневые гемипростратные аэроксильные)	-	1	-	1
Кустарнички (стержнекорневые простратные):	3	4	3	5
аэроксильные	2	3	2	4
геоксильные	1	1	1	1
Травы:	68	81	86	116
поликарические:	66	79	85	114
длиннокорневищные	8	14	14	18
короткокорневищные	14	17	18	23
стержнекорневые	26	31	31	43
плотнoderновинные	14	10	17	22
корнеотпрысковые	-	1	-	1
наземноползучие	2	4	3	5
столонообразующие	2	2	2	2
монокарпические:	2	2	1	2
стержнекорневые	2	2	1	2
Всего видов	71	86	89	122

Деревянистые растения малочисленны: 1 кустарник (*Salix reptans* — очень редок на обоих больших островах архипелага Северная Земля) и 5 кустарничков — ивы *S. arctica* и *S. polaris* (по мнению Т. Г. Дервиз-Соколовой (1966, 1982), этот вид в полярных пустынях имеет жизненную форму полутравы) и дриады *Dryas integrifolia*, *D. octopetala* и *D. punctata*. Последние, редкие даже в южной полосе зоны, отсутствуют в северной. *Salix arctica* встречается, хотя и довольно редко, во всех провинциях, а *S. polaris* вполне обычна в Баренцевской и Сибирской, найдена на Земле Пири и отсутствует на островах Канадского арктического архипелага. Присутствие деревянистых растений входит в некоторое противоречие с определением зоны полярных пустынь как территории, на которой эти жизненные формы отсутствуют. Но мы полагаем, что единичное нахождение немногих таксонов, в целом несвойственных зоне (в нашем случае — полярных пустынь) вблизи пределов их распространения, не должно влиять на пересмотр границ. Названные виды, столь тривиальные в тундрах, где бывают доминантами в различных растительных сообществах, в том числе в зональных, в зоне полярных пустынь крайне редки даже в ее южной полосе и отсутствуют в северной.

Хотя по сравнению с тундровой зоной в полярных пустынях число видов заметно меньше во всех группах жизненных форм, это снижение не пропорционально, поэтому их соотношение несколько иное, нежели в тундрах: ниже доля корневищных трав и выше (почти вдвое) — стержнекорневых и плотнодерновинных; нет луковичных и корнеотпрысковых.

Географические элементы. Флора гомогенна по составу широтных географических элементов и представлена почти полностью (119) таксонами с зональным арктическим (арктические — 79 (64.7 %), арктоальпийские — 40 (32.7 %) распространением (табл. 6). В ней нет уже не только бореальных, но и гипоарктических видов. Крайне редко и только на юге зоны встречаются виды с широким распространением в Арктике и за ее пределами (*Chrysosplenium alternifolium*, *Eriophorum angustifolium*, *Petasites frigidus*), а 3 вида представлены своими северными подвидами (*Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*, *Batrachium trichophyllum* subsp. *lutulentum*, *Equisetum arvense* subsp. *boreale*). Эти соотношения близки на всех уровнях от флоры провинций, архипелагов и крупных островов до конкретной флоры.

Таблица 6

Распределение видов сосудистых растений по географическим группам и элементам
Vascular plant species distribution along with the geography groups and elements

Географическая группа/элемент	Провинция			Вся зона
	Баренцевская	Сибирская	Канадская	
Широтная:				
арктический	48	52	56	79
арктоальпийский	23	31	32	40
арктобореальный/полizonальный	-	3	1	3
Долготная:				
циркумполярный	56	64	71	83
евразийский (в том числе евразийско-западноамериканский)	6	9	2	10
азиатский (в том числе азиатско-западноамериканский)	2	13	1	13
американский (в том числе чукотско-американский)	-	-	6	6
американо-европейский (в том числе, чукотско-американо-европейский)	7	-	9	10
Всего видов	71	86	89	122

Менее гомогенна, чем можно было бы ожидать, флора по составу долготных элементов. Хотя преобладают виды с циркумполярным (или почти циркумполярным) распространением (83), почти 1/5 часть (23) видов встречается преимущественно (включая виды с небольшим заходом в Северную Америку) на Евразийском континенте (в том числе 5 только в его азиатской части). Североамериканский континент дифференцируют всего 6 видов, да и то 2 из них (*Gastrollychnis × triflorum* и *Dryas integrifolia*) нередки на Чукотском полуострове. На нем же найдены 6 из 10 видов, отнесенных в группу с европейско-американским (т. е. с дизъюнкцией ареала в азиатской части) распространением. Из видов, найденных в 3 провинциях, 46 имеют циркумполярное распространение и 1 (*Phippsia concinna*) — преимущественно евразийское с заходом на Аляску. Среди видов с циркумполярным ареалом 16 видов встречены в двух провинци-

ях и 21 в одной. Виды других долготных групп распределены равномерно по соответствующим парам провинций или в какой-то одной. Пропорции долготных элементов во флоре всей зоны и ее различных частей несколько различаются как по провинциям, так и по отдельным архипелагам и островам. При преобладании циркумполярных видов их доля в разных провинциях различна: 79–80 % в Баренцевской и Канадской и 74 % в Сибирской. Несколько более низкая доля циркумполярных видов в Сибирской провинции связана с большим числом видов с евразийским (6) и азиатским (11) ареалами во флоре архипелага Северная Земля.

В спектре ландшафтно-зональных групп (с учетом оптимума произрастания, особенно в зональных сообществах (Чернов, 1978)) при заметном числе эвартков (37) преобладают гемиарткты (74). К гиперарткам, ценогический и экологический оптимумы которых приходится на полярные пустыни, отнесены 7 видов (*Cerastium regelii*, *Draba oblongata*, *D. subcapitata*, *Poa abbreviata*, *P. lindebergii*, *Phippsia algida*, *Saxifraga hyperborea*), которые (за исключением евразийского вида *Poa lindebergii*) встречаются во всех провинциях. И 4 таксона распространены за пределами не только зоны полярных пустынь, но и тундр: полizonальные *Eriophorum angustifolium* и *Chrysosplenium alternifolium* и северный подвид арктобореального хвоща *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, которые по распределению в арктических ландшафтах можно отнести к гемиарткам, а также *Batrachium trichophyllum* subsp. *lutulentum* — арктоальпийский подвид широко распространенного в северном полушарии вида, без очевидного оптимума в какой-либо широтной полосе в Арктике.

Встречаемость и активность видов. Оценить встречаемость видов в циркумполярном масштабе можно по их присутствию в разных районах (табл. 2). Судить же об активности вида в ландшафте, более или менее объективно, можно лишь для островов Земля Александры, Большевик, Октябрьской Революции, Элlef-Рингнес и мыса Челюскин, и отчасти для района бухты Нордвикка на Северо-Восточной Земле, где имеются полные геоботанические описания и/или приведены аннотационные списки с оценкой участия видов в покрове (Savile, 1961; Матвеева, 1979, 2006; Александрова, 1983; Ходачек, 1986; Vohnlanthen et al., 2008).

Высокую встречаемость (найжены не менее чем в половине (17 и более) исследованных пунктов) имеют 25 видов: злаки *Alopecurus alpinus*, *Phippsia algida*, *Poa abbreviata*, *P. alpigena*, *P. arctica* и *Puccinellia angustata*, оживки *Luzula confusa* и *L. nivalis*, камнеломки *Saxifraga cernua*, *S. cespitosa*, *S. nivalis*, *S. hyperborea*, *S. oppositifolia*, крупки *Draba alpina*, *D. macrocarpa*, *D. oblongata* и *D. subcapitata*, крестоцветные *Cardamine bellidifolia* и *Cochlearia groenlandica*, гвоздичные *Cerastium arcticum*, *C. regelii* и *Stellaria edwardsii*, лютик *Ranunculus sulphureus*, лапчатка *Potentilla hyperartica* и мак *Papaver polare*. Многие из них относятся к видам с высокой активностью в ландшафте и значимым (>1 %) проективным покрытием и обилием (≥1 балл) во многих сообществах.

Единственный вид, найденный во всех пунктах — *Papaver polare*, который в этой зоне под таким именем приводился всеми российскими исследователями, и как *P. dahlianum* — в зарубежных публикациях (рис. 20, 1).

Этот мак — настоящий символ полярных пустынь! Он есть везде, и его везде много! Одно из самых ярких впечатлений тех, кому посчастливилось побывать в полярных пустынях в конце июля — начале августа — изобилие цветущих маков (рис. 21), хотя к доминантам этот вид можно отнести в немногих сообществах (Александрова, 1983; Матвеева, 2006; Vohnlanthen et al., 2008).



Рис. 20. Портреты миниатюрных фотогеничных растений,
 1 – *Papaver polare*, 2 – *Phippsia algida*, 3 – *Luzula nivalis*, 4 – *Saxifraga cespitosa*, 5 – *S. oppositifolia*,
arctica, 11 – *Carex nardina*, 12 – *Taraxacum arcticum*, 13 – *Lagotis glauca* subsp. *minor*, 14 –
 (1 – о-в Амунд-Рингнес; 2, 3, 9, 10, 13, 14, 15 – о-в Большевик; 4, 7, 8, 11, 12 – Северо-Восточная
 The images of tiny photogenic plants decorating
 (1 – Amund Ringnes Isl.; 2, 3, 9, 10, 13, 14, 15 – Bolshevik Isl.;



украшающих суровые ландшафты зоны полярных пустынь.
 6 – *S. nivalis*, 7 – *Oxyria digyna*, 8 – *Saxifraga platysepala*, 9 – *Ranunculus sabinei*, 10 – *Salix*
Saxifraga serpyllifolia, 15 – *Eritrichium villosum*; 16 – *Gastrolychnis apetala*
 Земля; 5, 6, 16 – мыс Челюскин).
 the severe landscapes within the polar desert zone.
 4, 7, 8, 11, 12 – North-East Land; 5, 6, 16 – Cape Chelyuskin).



Рис. 21. Цветущие маки на островах
Большевик (1) и Эллеф-Рингнес (2).

Flowering poppies on the Bolshevik (1) and
Ellef Ringnes islands (2).

Saxifraga hyperborea), которые еще могут расти в столь суровых (особенно зимой) условиях; сообщества с его доминированием есть и на о-ве Уединения (Сафронова, Ходачек, 1989; Матвеева, 2006). У *S. hyperborea* диапазон произрастания в полярных пустынях также расширен по сравнению с тундровой зоной, где она приурочена к сырым местам, преимущественно в долинах небольших ручьев. На о-ве Большевик она вместе с *Cerastium regelii*, *Saxifraga nivalis* и *Stellaria edwardsii* обычна в зональных сообществах на сырых водораздельных увалах (Матвеева, 2006). На Земле Александры ее встречаемость в сообществах лишь немногим меньше, чем у *Phippsia algida* (Александрова, 1983). Но общая встречаемость *Saxifraga hyperborea* во всей зоне, на наш взгляд, более низка против возможной и ожидаемой.

Выделяется в этом ряду и *Phippsia algida* (рис. 20, 2) — злак, который в тундровой зоне строго приурочен к местам с длительно лежащим снегом, а в полярных пустынях встречается почти повсеместно (на о-ве Земля Александры он отмечен в 48 из 62 геоботанических описаний (Александрова, 1983), на о-ве Большевик — в 92 из 252 (Матвеева, 2006), и во многих сообществах доминирует. Наиболее обилен и постоянен он в местах длительного лежания снега в нивальных сообществах с предельно разреженным покровом (рис. 22).

На высоком плато на о-ве Большевик вблизи ледника Ленинградского, где очень разреженный покров сформирован только мхами и лишайниками, этот злак остается одним из двух видов сосудистых растений (второй —

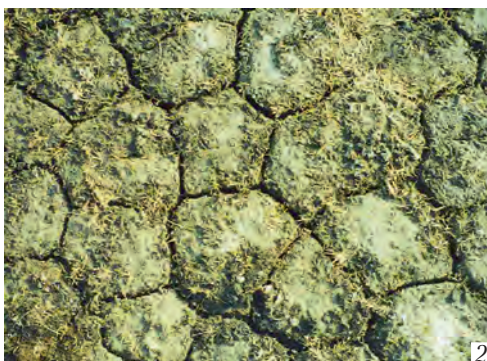


Рис. 22. *Phippsia algida* на длительно
лежащих снежниках на островах Боль-
шевик (1) и Эллеф-Рингнес (2).

Phippsia algida on snow beds on Ellef
Ringnes (1) and Bolshevik (2) islands.

Буквально во всех местообитаниях и сообществах, как на Земле Александры, так и на о-ве Большевик, попадает *Saxifraga cernua* (рис. 23, 1). По личным наблюдениям, такая же высокая встречаемость у нее на о-ве Эллеф-Рингнес (в 2005 г.) и на Северо-Восточной Земле в бухте Нордвикка (в 2007 г.). Но хотя бы относительно обильной эта камнеломка бывает на территориях поселений человека (данные по о-ву Большевик (Матвеева, 2006)) и на норových участках (лемминговинах) копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* (Pallas), а также вблизи птичьих базаров (Одаз, 1994; Odasz, 1994).

То же самое можно сказать и об *Alopecurus alpinus* — высокая встречаемость с низким обилием во многих биотопах и сообществах и высокие обилие и биомасса в местах зоогенного (кроме летних лемминговин еще и на местах зимних гнезд этих мелких грызунов) и особенно антропогенного (территории поселков) воздействия (рис. 23, 2). Однако на Земле Александры этот вид не найден (Александрова, 1983).



Рис. 23. Заросли *Saxifraga cernua* (1) и *Alopecurus alpinus* (2) на территории
метеостанции Солнечная на о-ве Большевик.

Thickets of *Saxifraga cernua* (1) and *Alopecurus alpinus* (2) at the Solnechnaya weather
station area on Bolshevik Isl.

В состав ценозообразователей на выходах основных пород входит *Poa abbreviata*, но сообщества с его доминированием встречаются нечасто. На о-ве Большевик они описаны во внутренних районах острова (Матвеева, 2006), но на южном берегу в окрестностях бухты Солнечной этого вида нет. С высокими постоянством и обилием он встречается в сообществах на пологих увалах между выходами базальтов в бухте Исаксен на о-ве Эллеф-Рингнес (Vohnlanthen et al., 2008) и щебнистых склонах фьорда в районе бухты Нордвикка на Северо-Восточной Земле (Матвеева, 2010). С разной встречаемостью и обилием он отмечен на разных островах в архипелаге Земля Франца-Иосифа: редок на Земле Александры и о-ве Мейбел, обычен на о-ве Гукера (Александрова, 1983; Сафронова, 1983).

Спорадично распределение и *P. alpigena*, который имеет значимое (>1 %) покрытие лишь в немногих сообществах на водораздельных увалах и крайне редок в долинах ручьев в местах длительно лежащего снега на о-ве Большевик. Постоянен он (с обилием 1 балл) в сообществах в бухте Исаксен на о-ве Эллеф-Рингнес, а на Земле Александры отмечен всего в 2 описаниях. Еще более редок *P. arctica*, который ни разу не попал в геоботанические описания на последнем острове, хотя и отмечен в составе его флоры, а на о-ве Большевик в небольшом обилии растет только на лемминговинах.

Бескильница *Puccinellia angustata* на о-ве Большевик найдена только однажды на берегу моря; на Земле Александры она есть в списке флоры, но не отмечена ни в одном описании. В окрестностях бухты Исаксен на о-ве Элlef-Рингнес она вполне обычна, хотя после определения гербария некоторые образцы были отнесены к *P. bruggemanni*, поэтому сказать точно, в каком соотношении встречаются эти виды, не представляется возможным. В остальных районах растет единичными особями вблизи морского побережья.

Распределение ожик *Luzula confusa* и *L. nivalis* не одинаково в евразийском и северо-американском пространстве. Оба — виды с широкой экологической амплитудой на островах Амунд-Рингнес и Элlef-Рингнес и на Северо-Восточной Земле. Оба есть во флоре Земли Александры, но в описаниях только однажды отмечен первый. На о-ве Большевик *L. nivalis* входит в десятку видов с высокой встречаемостью во всем диапазоне условий иногда со значимым покрытием/обилием, нередко образует крупные дерновины (рис. 20, 3), а *L. confusa* обильна в сообществах на древних речных террасах (см. рис. 28, 2) и обычна на сухих склонах и лемминговинах.

На дренированных склонах южных румбов островов Большевик и Элlef-Рингнес обильна *Saxifraga cespitosa*, создающая белый аспект (рис. 24) в конце июля в разгар короткого полярного лета.

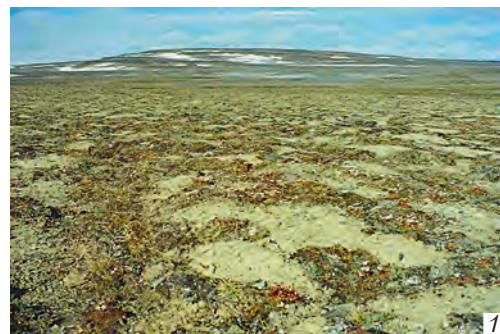


Рис. 24. *Saxifraga cespitosa* в сообществах асс. *Stellario edwardsii*–*Hylocomietum alaskani* subass. *saxifragetosum cespitosae* Matveyeva 2006 (1 — о-в Большевик, 2 — о-в Элlef-Рингнес).

Saxifraga cespitosa in acc. *Stellario edwardsii*–*Hylocomietum alaskani* subass. *saxifragetosum cespitosae* Matveyeva 2006 (1 — Bolshevik Isl., 2 — Ellef Ringnes Isl.).

На обоих островах она входит в состав содоминантов (Матвеева, 2006; Vohnlanthen et al., 2008) наиболее зрелых сообществ с относительно высокой сомкнутостью сосудистых растений, физиономически похожих на тундровые ценозы, но заметно отличных от них по составу. Названа эта камнеломка среди доминантов на островах Уединения и Визе (Сафронова, Ходачек, 1989); обычна она на каменистых субстратах на Северо-Восточной Земле (рис. 20, 4). Однако на Земле Александры она с проективным покрытием 1 % отмечена лишь в одном сообществе.

На основных породах в разных районах (на севере о-ва Элсмир, на о-ве Элlef-Рингнес, на мысе Челюскин) бывает обильна раннецветущая камнеломка *Saxifraga oppositifolia* (рис. 20, 5), в начале лета создающая красочный малиновый аспект. Как обычный и даже обильный вид она отмечена на островах Уединения и Визе (Сафронова, Ходачек, 1989). Там, где выходов карбонатов, доломитов или базальтов нет (о-в Большевик, Земля Александры), она довольно редка. В зональных сообществах на водораздельных увалах во многих районах единичными особями растет еще одна камнеломка — *S. ni-*

valis, нередкая на мысе Челюскин (рис. 20, 7).

Из 4 видов крупнок только *Draba oblongata* — почти эвритопный вид, остальные (*D. alpina*, *D. macrocarpa*, и *D. subcapitata*) попадают спорадично и всегда в небольшом обилии. То же можно сказать и про еще 2 крестоцветных — *Cardamine bellidifolia* и *Cochlearia groenlandica*.

Иногда относительно высокое обилие бывает у *Ranunculus sulphureus* (рис. 25), который в разгар цветения (не каждое лето) создает желтый аспект в зональных сообществах.

Еще один вид из этой группы — *Cerastium arcticum* с американо-евразийским ареалом отсутствует в Сибирской провинции, а в двух остальных есть почти во всех районах. На Земле Александры, островах Амунд-Рингнес и Элlef-Рингнес и на Северо-Восточной Земле эта ясколка — один из самых часто встречающихся видов, хотя и с невысоким обилием.

Potentilla hyparctica во всех районах встречается нечасто и в небольшом обилии в наиболее дренированных местообитаниях в сообществах с доминированием *Saxifraga cespitosa*.

Эти самые постоянные в ландшафтах зоны полярных пустынь 25 видов составляют около 20 % ее флоры. За исключением *Cerastium arcticum*, все они имеют циркумполярные ареалы, и по этой причине могли быть найдены во всех 35 изученных пунктах. В основном их нет на некоторых островах с высоким оледенением, малых по площади и слабо изученных. А вот отсутствие *Alopecurus alpinus* на Земле Александры непонятно.

Несколько реже (в 16–10 пунктах) встречаются 15 (в том числе 11 циркумполярных) видов, которых нет на еще большем числе малых островов, особенно в архипелаге Земля Франца-Иосифа.

Из 2 злаков — *Dupontia fisheri* и *Pleuropogon sabinii* — только первый бывает обильным и даже доминирует в заболоченных местообитаниях. На о-ве Большевик он образует разреженный травяной ярус (рис. 26) в подгорных низинных болотах (асс. *Scapanio*–*Dupontietum fisheri* Matveyeva 2006), где наземный ярус сформирован печеночниками рода *Scapania*.

Подобные сообщества мы видели и на о-ве Элlef-Рингнес (см. рис. 12, 3). Высокое обилие этот вид имеет в увлажненных типах местообитания и на



Рис. 25. Желтый аспект *Ranunculus sulphureus* в зональном сообществе асс. *Stellario edwardsii*–*Hylocomietum alaskani* Matveyeva 2006 на о-ве Большевик. *Ranunculus sulphureus* yellow aspect in acc. *Stellario edwardsii*–*Hylocomietum alaskani* Matveyeva 2006 in zonal community on Bolshevik Isl.



Рис. 26. Сообщество асс. *Scapanio*–*Dupontietum fisheri* Matveyeva 2006 на подгорном шлейфе в районе бухты Солнечная (о-в Большевик).

Ass. *Scapanio*–*Dupontietum fisheri* Matveyeva 2006 at foothill tail in the region of Solnechnaya Bay (Bolshevik Isl.).

моренных конусах выноса на островах Мейбел и Гукера (Сафронова, 1983). *Pleurogogon sabinii* на о-ве Большевик найден 1 раз в небольшом неглубоком водоеме. Вероятно, он редок и в других районах, например на о-ве Гукера. Но на о-ве Уединения отмечены его заросли в небольших водоемах (Сафронова, Ходачек, 1989), а на о-ве Мейбел — по руслам водотоков (Сафронова, 1983).

Поразительно, что *Juncus biglumis* обнаружен чуть менее, чем в половине исследованных районов, поскольку, судя по имеющейся информации и собственным наблюдениям, это крошечное растение везде крайне редко. Не встречен он лишь на небольших, флористически самых бедных, островах архипелагов Земля Франца-Иосифа и Северная Земля.

Кислица *Oxyria digyna* — тоже достаточно редкий вид. С высоким постоянством она встречается лишь во внутренних районах о-ва Большевик в сообществах с доминированием *Poa abbreviata* (Матвеева, 2006). Найдена кислица на о-ве Уединения (Сафронова, Ходачек, 1989). На Северо-Восточной Земле этот вид (рис. 20, 7) впервые обнаружен в 2007 г. в районе бухты Нордвикка (Матвеева, 2010).

Крошечная полярная ива *Salix polaris* согласно своему ареалу отсутствует в Канадской Арктике, но отмечена на Земле Пири и потому включена в состав видов Канадской провинции. О ее распределении на островах Земли Франца-Иосифа сказать что-либо трудно. Но на о-ве Большевик этот вид, в зоне тундр характерный для холодных и сырых биотопов в местах длительно сохраняющихся снежников, встречается в местах наиболее теплых и дренированных летом и мало- или бесснежных зимой. В немногих сообществах довольно постоянен и даже обилен — имеет балл 2 и покрытие до 10 % (Матвеева, 2006).

Относительно низкая общая встречаемость двух видов ясколок *Cerastium alpinum* и *C. beeringianum* subsp. *bialynickii* объясняется их ареалами: первой нет в Сибирской провинции, а второй — в Канадской и на большей территории Баренцевской (на Северо-Восточной Земле, во всем архипелаге Земля Франца-Иосифа и на Новой Земле). В «своих» провинциях оба вида обычны в сообществах дренированных местообитаний. Присутствие *C. beeringianum* subsp. *bialynickii* на 3 северных изолированных островах (Визе, Уединения, Ушакова) Карского моря может быть предметом обсуждения отнесения их к Сибирской провинции, поскольку автор геоботанического районирования полярных пустынь В. Д. Александрова (1983) полагала, что данный вид дифференцирует именно эту провинцию, тогда как *C. alpinum* и *C. arcticum* характерны для Баренцевской и Канадской.

Очень своеобразно распределение 2 видов камнеломок — *Saxifraga foliolosa* и *S. tenuis*, в тундровой зоне обитающих в сырых биотопах, в том числе в местах долгого лежания снега. В ландшафтах о-ва Большевик они встречаются в широком диапазоне условий, в том числе в зональных сообществах на водораздельных увалах (Матвеева, 2006). Так же широко (хотя и с очень низким обилием) они распределены в бухте Нордвикка на Северо-Восточной Земле (Матвеева, 2010). А на Земле Александры первый вообще не найден, а второй приведен в списке конкретной флоры, но не отмечен ни в одном из 62 описаний растительности.

У нас нет информации о распределении в ландшафте *S. rivularis* — вида «двойника» *S. hyperborea*, столь обычного в ландшафтах Северной Земли. На Земле Франца-Иосифа, где оба эти вида отмечены во флоре, в описания попал только второй. Еще одна камнеломка *S. platysepala* (рис. 20, 8) повсюду редка; с наибольшей вероятностью ее можно найти на субстратах с признаками карбонатности. Однако во время кратковременной высадки на о-ве Амунд-Рингнес мы видели участки с большим количеством ее экземпляров (рис. 27).

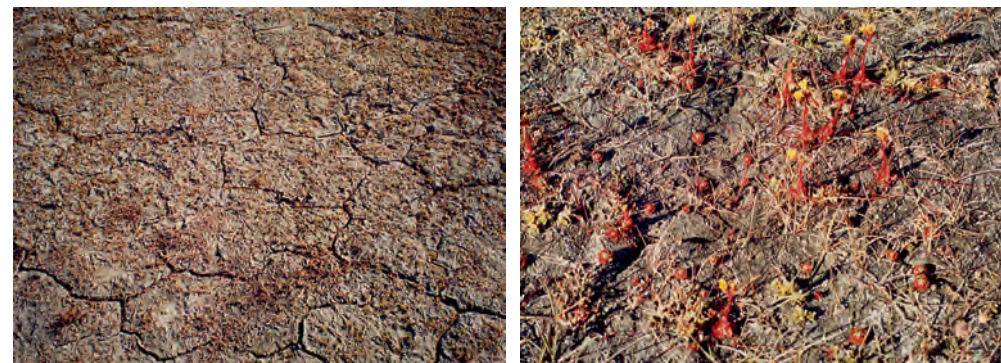


Рис. 27. Сотни экземпляров *Saxifraga platysepala* на северном берегу о-ва Амунд-Рингнес (август, 2005).

Hundreds of *Saxifraga platysepala* specimen on the northern shore of Amund Ringnes Isl. (August, 2005).

Draba pauciflora, хотя и единично, попадает в различных сообществах в относительно дренированных местообитаниях, и ее распределение такое же, как и в тундрах. А вот встречаемость *Minuartia rubella* значительно ниже, чем в тундровой зоне, хотя в обеих зонах этот миниатюрный вид приурочен к пятнам голого грунта в зональных сообществах. Напротив, *Ranunculus sabinii* (рис. 20, 9), который в зоне тундр можно найти с трудом и только в северных ее частях, местами бывает довольно обильным: на о-ве Большевик удавалось насчитать до 80 экз. в поле зрения.

О распределении *Deschampsia borealis* мы располагаем достоверными сведениями только для о-ва Большевик, где эта щучка доминирует в сообществах зональной асс. ***Deschampsio-Aulacomnietum turgidi*** Matveyeva 2006 на водораздельных увалах приморской равнины (Матвеева, 2006). Она отмечена на многих островах Баренцевской и Сибирской провинций, но более или менее обильной бывает только в последней.

Еще реже (в 9–4 пунктах) встречаются 25 видов. Из них 14 видов найдены в 1–7 пунктах во всех трех провинциях. Это — 5 злаков (*Arctagrostis latifolia*, *Festuca brachyphylla*, *F. viviparoides*, *Phippsia concinna*, *Puccinellia phryganodes*) и 8 видов разнотравья (*Braya purpurascens*, *Cochlearia arctica*, *Draba lactea*, *Gastrolychnis apetala*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus hyperboreus*, *Saxifraga hirculus*, *Stellaria crassipes*), встречающиеся редко и одиночными особями. В эту же группу входит и стелюющаяся ива *Salix arctica* (рис. 20, 10), которая во внутренних районах о-ва Большевик изредка бывает обильна в небольших по площади сообществах (Матвеева, 2006). На о-ве Эллеф-Рингнес единичные экземпляры найдены на южном склоне горы в районе бухты Исаксен.

Низкая встречаемость остальных видов лишь отчасти может быть объяснена их общим ареалом: например, отсутствие в Сибирской провинции видов с американо-европейским распространением (*Deschampsia alpina*, *Puccinellia vahliana*, *Silene acaulis*), а в Канадской — с евразийским или азиатским (*Androsace triflora*, *Eritrichium villosum*, *Poa lindebergii*). Из них стоит отметить последний в перечне вид — мятлик *P. lindebergii*, который на о-ве Большевик вместе с *Poa abbreviata* образует густые заросли на древней террасе р. Студеная (Матвеева, 2006; Матвеева, Заноха 2008). Но причины, почему нет циркумполярных *Ranunculus nivalis* в Баренцевской провинции, *Deschampsia brevifolia* и *Sagina intermedia* в Сибирской и *Dryas octopetala* в Канадской, вероятно разные. Хотя на наш взгляд, все эти

виды могут быть найдены при интенсификации флористических исследований. Только в Канадской провинции (на Земле Пири и 4 островах Канадского арктического архипелага) найдена *Minuartia rossii*. На о-ве Эллеф-Рингнес она вполне обычна, хотя и не обильна, в зональных сообществах на водораздельных увалах в окрестностях бухты Исаксен (Vohnlanthen et al., 2008).

Очень редкими можно считать остальные 57 (45 %) видов сосудистых растений, поскольку они найдены в 1–3 пунктах, а 26 из них — только в одном. Из последних больше всего видов (16) в Канадской провинции: в основ-



Рис. 28. *Novosieversia glacialis* (1) и *Luzula confusa* (2) в сообществах на террасе р. Лагерной в южной части о-ва Большевик.

Novosieversia glacialis (1) and *Luzula confusa* (2) in communities at the Lagernaya river terrace in the southern part of Bolshevik Isl.



Рис. 29. Сообщество *Eriophorum angustifolium*–*Carex stans* com. type на подгорном шлейфе горы Большой в окрестностях бухты Солнечная на о-ве Большевик.

Eriophorum angustifolium–*Carex stans* com. type stand at the mountain Bol'shaya tail in the vicinity of Solnechnaya Bay on Bolshevik Isl.

ном (14) на севере о-ва Элсмир (*Batrachium trichophyllum* subsp. *lutulentum*, *Carex misandra*, *C. ursina*, *Chamaenerion latifolium*, *Draba cinerea*, *Dryas integrifolia*, *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *E. variegatum*, *Erigeron eriocephalus*, *Gastrolychnis x triflorum*, *Pedicularis hirsuta*, *Puccinellia tenella*, *Trisetum spicatum*, *Taraxacum phymatocarpum*), по одному на островах Лохид (*Poa glauca*) и Эллеф-Рингнес (*Taraxacum lacrum*). В Сибирской провинции таких видов 8; из них 2 на п-ове Челюскин (*Caltha arctica*, *Senecio atropurpureus*), 4 на о-ве Октябрьской Революции (*Chrysosplenium alternifolium*, *Draba pohlei*, *D. pilosa*, *Eutrema edwardsii*) и по одному на островах Большевик (*Poa pseudoabbreviata*) и Беннетта (*Petasites frigidus*), а в Баренцевской всего 2 — *Carex nardina* и *Taraxacum arcticum*, оба очень редкие в окрестностях бухты Нордвикка на Северо-Восточной Земле (рис. 20, 11, 12). Все они встречаются редко и единично.

Большинство из остальных видов (31), найденных в 2–3 пунктах, встречаются редко и одиночными особями как, например, *Lagotis glauca* subsp. *minor* и *Gastrolychnis affinis*, найденные только в Сибирской провинции (рис. 20, 13). Но некоторые бывают относительно обильны в редких и небольших по площади сообществах. На о-ве Большевик во внутренних районах на древних речных террасах описаны (Матвеева, 2006) сообщества (*Novosieversia glacialis*–*Polytrichum strictum* com.) с доминированием *Novosieversia glacialis* (рис. 28) и *Dryas punctata* (*Dryas punctata*–*Hylacomium splendens* var. *alaskanum* com. type), в которых в заметном обилии

встречается *Saxifraga serpyllifolia* (рис. 20, 14), а на юге острова в окрестностях бухты Солнечной — по 2 небольших (в 2–3 м²) фрагмента с высоким обилием *Eriophorum angustifolium* и *Carex stans* (*Eriophorum angustifolium*–*Carex stans* com. type; рис. 29) и с куртинами *Dryas punctata* (*Dryas punctata*–*Saxilix polaris* com type; рис. 30, 1). Основной доминант зональных сообществ во всех подзонах тундр на Таймыре *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* в зоне полярных пустынь найден на обоих крупных островах архипелага Северная Земля, а на юге о-ва Большевик в нескольких сообществах асс. *Stellario edwardsii*–*Hylacomietum alaskani typicum* Matveyeva 2006 эта осока даже обильна (рис. 30, 2). Перечисленные виды, входящие в состав ландшафтообразующих доминантов в тундровой зоне, и образуемые ими сообщества в Таймыро-Североземельском секторе Сибирской провинции находятся на северном пределе своего распространения.

Мы оценили встречаемость видов в циркумполярном пространстве зоны полярных пустынь несколько произвольно, распределив их по 4 группам (рис. 31), обсуждаемым выше.

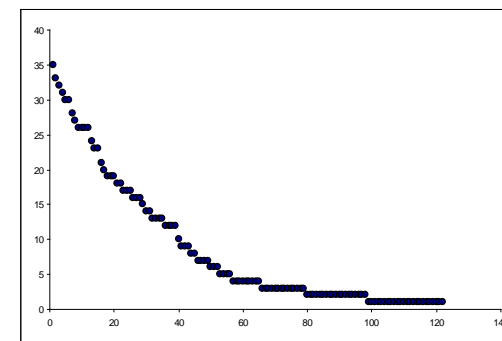


Рис. 31. Ранжирование видов сосудистых растений по их встречаемости в зоне полярных пустынь.

На оси Y — число пунктов, на оси X — число видов.

Ranking of vascular plant species on their frequency within the polar desert zone.

Axis Y — number of sites, axis X — number of species.



Рис. 30. Сообщества с доминированием *Dryas punctata* (1) в районе среднего течения р. Студеная и *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* (2) в окрестностях бухты Солнечная на о-ве Большевик.

Communities with dominating *Dryas punctata* (1) in the middle reaches of the Studenaya river and *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* (2) in the vicinity of Solnechnaya Bay on Bolshevik Isl.

Если подойти статистически более строго и принять шаг в 20 %, то для совокупной циркумполярной флоры сосудистых растений в пределах зоны полярных пустынь получим логарифмическую зависимость. Однако из-за неравноценности районов (и по площади, и по детальности изученности), включенных в рассматриваемую совокупность, этому вряд ли стоит придавать слишком большое значение.

К видам, в той или иной степени определяющим внешний облик растительного покрова (имеющим заметное обилие хотя бы в каких-то сообществах) в разных районах зоны поляр-

ных пустынь, можно отнести менее 20 % видов с зональным арктическим ареалом: *Alopecurus alpinus*, *Cerastium alpinum/arcticum*, *C. regelii*, *Deschampsia borealis**, *Dupontia fisheri**, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Novosieversia glacialis**, *Papaver polare*, *Poa abbreviata*, *P. alpigena*, *Phippsia algida*, *Puccinellia angustata*, *Ranunculus sulphureus*, *Salix polaris**, *Saxifraga cernua*, *S. cespitosa*, *S. hyperborea/rivularis*, *S. oppositifolia*, *Stellaria edwardsii*. За исключением нескольких видов, отмеченных звездочкой, они входят в группу с самой высокой встречаемостью в пределах всей зоны.

Заключение

Флора сосудистых растений в зоне полярных пустынь северного полушария включает 122 вида (6 видов представлены северными подвидами), относящиеся к 53 родам и 17 семействам. Если таксономическое богатство на уровне родов и семейств достаточно объективно, цифра видового богатства видов может быть незначительно изменена как из-за разного понимания объема некоторых сложных таксонов из родов *Deschampsia*, *Poa*, *Draba*, *Saxifraga*, так и из-за размеров территории, включаемой в зону. Так, Е. С. Короткевич (1972) называл (не приводя списка) примерное число видов сосудистых растений около 200, что было связано с включением в зону значительного числа островов Канадского арктического архипелага и почти всей территории Гренландии. В начале работы над монографией, пока не были учтены данные по северу о-ва Элсмир, мы приводили такие цифры — 106 видов, 48 родов, 15 семейств (Матвеева, Заноха, 2006).

В принятых в настоящее время границах зоны состав сосудистых растений, скорее всего, выявлен достаточно полно, и вряд ли можно ожидать значительного увеличения числа видов при расширении и/или интенсификации исследований. Но на многих островах в каждой из трех геоботанических провинций возможны находки новых для них таксонов всех уровней (от вида до семейства), что может изменить таксономическую структуру региональных флор (провинций, архипелагов). Предпосылкой для такого прогноза являются циркумполярные ареалы подавляющего числа видов. В перспективе актуальна инвентаризация флоры на огромном числе островов, которые пока не удалось обследовать, что расширит представление о распределении видов как в целом в пределах зоны, так и в конкретных ландшафтах.

Сама по себе величина видового богатства немногим более 100 видов, конечно, очень низка для природной зоны. В ближайшей с юга тундровой зоне в ее самой северной подзоне (арктических тундр) примерно столько же видов имеется во флоре любого ландшафта на площади всего 25 км², а в сравнении со всей подзоной в полярных пустынях их меньше на порядок.

На широтном градиенте от бореальных биомов к арктическим и в ряду последних снижение видового разнообразия сосудистых растений на уровне региональных и конкретных флор идет постоянно и начинается не в тундровой зоне. Первый заметный рубеж совпадает с границей леса, которую не преодолевают многие бореальные виды. Вторым можно считать северную границу тундр. Это легко документально подтвердить на примере более или менее объективной величины — числа видов в конкретных флорах. На Таймыре, в единственном месте на материке с непрерывным рядом зональных полос от лесотундры до полярных пустынь, число видов в конкретных флорах снижается от примерно 250 в южных тундрах до 50 в полярных пустынях, т. е. на 200 видов на 8° широты на расстоянии 900 км (Чернов, Матвеева, 1979). При этом между южными и типичными тундрами различий в богатстве почти нет, между типичными и арктическими

разница составляет примерно 100 видов в сиорону уменьшения, и при переходе в полярные пустыни еще на 50. По сравнению с тундровой зоной обеднение отмечено на всех уровнях таксономической иерархии, что проявляется как в отсутствии в полярных пустынях ряда семейств и родов, так и в снижении их видовой насыщенности. Но уменьшение числа видов в различных семействах и родах происходит по-разному, что приводит к изменению состава и соотношения ведущих надвидовых таксонов. Так, в полярных пустынях нет бобовых, зонтичных, эрикоидных, в небольшом количестве, иногда единичными экземплярами, очень редко встречаются важнейшие в тундрах осоки, пушицы, сложноцветные. Эти видоизменения флоры на маргинальном отрезке зонально-широтного градиента подтверждают тезис, высказанный ранее (Чернов, Матвеева, 1983; Матвеева, 1998) в отношении арктической флоры сосудистых растений — что обеднение флоры в Арктике в целом состоит не только и не столько в равномерном снижении общего видового богатства, сколько в выпадении одних таксонов при относительном процветании других. В этом проявляется определенная экологическая целостность крупных таксонов, что было показано с привлечением данных по самым разным группам организмов в работах Ю. И. Чернова (1984, 1988). В этой связи интересно, что ведущие семейства во флоре всей зоны и на любой территории, независимо от площади обследования (сотни квадратных километров крупных архипелагов и островов, десятки — небольших островов, около 25 км² в пределах конкретной флоры) и общего богатства (от 30 до 70 видов) одни и те же — *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*, *Caryophyllaceae*.

Преобладающее число таксонов (119 из 122) имеют зональное арктическое распространение, нет бореальных и гипоарктических видов, достаточно редки и виды с широким распространением (арктобореальные и полизональные), но нет и многих арктических и арктоальпийских видов, еще вполне обычных в северной полосе тундр. В этом — заметное отличие от географической структуры флор споровых растений (бриофитов и лишайников), в которых видов с широким распространением в Голарктике и даже в южном полушарии в сумме около половины. Такая своего рода арктическая «стерильность» флоры сосудистых растений, которую можно считать диагностическим признаком зоны, отличает полярные пустыни от следующей на тепловом градиенте зоны тундр, флора которой на большом широтном протяжении вплоть до границы леса, изменяется постоянно. При движении от полярных пустынь на юг сначала (в подзоне арктических тундр) добавляются арктические и арктоальпийские виды, затем в середине тундровой зоны — полизональные, гипоарктические и арктобореальные, а на самом юге — и бореальные. В таком контексте тундровая зона по составу сосудистых растений представляет собой экотон между полярными пустынями и лесотундрой (Чернов и др., 2011).

При высокой гомогенности состава по широтному распределению видов, по долготной структуре, несмотря на преобладание циркумполярных видов, флора сосудистых растений каждой провинции имеет свою специфику. Главным образом это обусловлено близостью полярнопустынных ландшафтов к матерiku в Таймыро-Североземельском секторе и непосредственным контактом с тундровыми территориями на изрезанной глубокими фиордами прибрежной полосе северной оконечности о-ва Элсмир.

Гомогенна флора и по составу жизненных форм. Подавляющее большинство видов — поликарпические травы. При выделении полярных пустынь в самостоятельную зону (Александрова, 1950, 1971, 1983) одним из важнейших критериев было названо отсутствие во флоре сосудистых растений кустарничков (подраз-

умеая, что кустарников нет уже в подзоне арктических тундр). Даже на ранних этапах изучения растительного покрова полярных пустынь было известно о присутствии в нем крошечной ивы *Salix polaris*, изредка даже обильной в сообществах, которые можно считать экстразональными (Матвеева, 2006). Отнесение этого вида к жизненной форме кустарничков было аргументированно оспорено Т. Г. Девиз-Соколовой (1966, 1982), которая предложила считать его полутравой. По мере расширения исследований в зоне полярных пустынь были найдены как бесспорные кустарнички — еще одна ива *S. arctica* (стелющаяся гемипростратная) и 3 вида рода *Dryas* (*D. integrifolia*, *D. octopetala*, *D. punctata*), так и кустарник *Salix reptans*. Дриады в южной полосе зоны встречаются редко, но иногда (на о-ве Большевик, Северо-Восточной Земле, севере о-ва Элсмир) образуют небольшие скопления; в северной полосе их нет. *S. reptans* в виде одиночных кустов найдена на обоих больших островах архипелага Северная Земля. Присутствие названных видов во флоре входит в некоторое противоречие с определением зоны полярных пустынь как территории, на которой эти жизненные формы отсутствуют. Однако в таких сложных построениях, как зональное деление, логично оперировать не только и не столько качественными критериями (есть—нет), сколько количественными (много—мало). В. Д. Александрова (1983), оговаривая, что в южных частях зоны могут встречаться некоторые умеренные арктические виды, называла в их числе *Salix reptans* и *Dryas punctata*. Нахождение немногих таксонов, в целом несвойственных зоне (в нашем случае — полярных пустынь), вблизи пределов их распространения (то, что образно называют «кружевом ареала»), вообще не должно быть определяющим критерием в зональном делении. Например, единичные экземпляры деревьев в зонах тундр и степей не отменяют признака их безлесия. О названных выше видах, столь тривиальных в тундрах, где все они не просто встречаются, а бывают доминантами в сообществах, занимающих большие пространства, нередко говорят, что они есть во флоре и «отсутствуют» (т. е. малозначимы) в растительности. В таком аспекте полярные пустыни — это единственная природная зона, растительному покрову которой чужды деревянистые формы, в отличие от степей и пустынь, где кустарники обычны даже на зональных позициях, а в интразональных встречаются и деревья. А потому отсутствие деревянистых форм можно считать важнейшим диагностическим признаком выделения этой небольшой полосы на маргинальном отрезке широтного градиента теплообеспеченности в самостоятельную зону. Особенно, если вспомнить, что зональное деление в планетарном масштабе проведено по качественному и количественному участию именно деревянистых форм (разных типов деревьев, кустарников, кустарничков, полукустарничков).

Несмотря на преобладание во флоре полярных пустынь видов с зональным арктическим и циркумполярным распространением, их распределение в пределах зоны неодинаково и описывается логарифмической кривой с преобладанием видов с низкой встречаемостью (что вообще характерно для таких природных совокупностей). Только 20 % видов (25) сосудистых растений найдены не менее, чем в половине исследованных пунктов. Число видов в конкретных флорах в южной полосе зоны около 50, в северной — около 30 (соответственно 40 % и 25 % от флоры всей зоны) и выше 50 % от богатства острова (например, в районе бухты Солнечная найдены 46 видов, или 68 %, из 68 видов флоры о-ва Большевик). При общей обедненности флоры видовая плотность на единицу площади высокая, в том числе и в растительных сообществах, которые не только по общему составу (вместе с бриофитами и лишайниками), но и набору сосудистых растений богаче, чем многие лесные (Матвеева, 2009).

В экстремальных условиях высоких широт участие сосудистых растений как в сложении растительного покрова (проективное покрытие), так и в составе флоры (число таксонов) значительно ниже, чем споровых (мохообразных и лишайников), что также можно рассматривать как диагностический признак. Это хорошо видно на примере доли видов во флоре зоны полярных пустынь от мировой: сосудистые (122 вида из 250 тыс.) — 0.04 %, бриофиты (368 из 25 тыс.) — 1 %, лишайники (около 350, включая эпилиты, из 20 тыс.) — 1.8 %. Такое соотношение споровых и сосудистых растений уникально именно для зоны полярных пустынь. Это — единственная зона, где сосудистые растения, самая продвинутая и богатая группа растений по числу таксонов в мировой флоре, уступают споровым не только в сумме, но и в каждой их группе по отдельности, и не только в локальных и региональных флорах, но и в любом сообществе.

SUMMARY

Currently there are 122 vascular plant species (6 species are represented by their northern subspecies) which belong to 53 genera and 17 families within the polar desert zone of the northern hemisphere. The taxonomical composition at all levels (species, genera, families) vary along three geobotanical provinces as well as archipelagos and islands. The leading (on species number) families throughout the circumpolar flora and in any territory, regardless of the studied area (hundreds of square kilometers of large archipelagos and islands, dozens of small islands or about 25 km² within a local flora) and the richness of flora (30 to 70 species) are *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* and *Saxifragaceae*. Predominant life form is herbs (116 species). The woody plants (one shrub and five dwarf-shrubs) are both single and rare.

Flora is homogeneous in latitudinal element composition and represented presumably by species with zonal arctic distribution (proper arctic and arctic-alpine). It is less homogeneous in longitudinal elements but with predominance of circumpolar species. Only 25 species are found in no less than in half of studied sites. The most numerous (57) are rare species that occur in 1–3 regions, including 26 that were found only in one.

We suggest that the ascertained species richness of vascular plants within the polar desert zone is complete, and we can hardly expect a significant increase in the number of species in case of the expansion and/or intensification of research. However the new taxon findings (at all levels from species to family) are possible on many islands in each of three geobotanical provinces that will change the taxonomic structure of regional floras.

Комментарии

Comments

В данной публикации мы осознанно следуем номенклатуре, принятой в многотомном отечественном издании «Арктическая флора СССР» (1960–1987). В последующие годы появилось немало как небольших статей, так и крупных работ с монографическими обработками по разным семействам и родам, в которых были изменены статус и объем отдельных таксонов, в том числе и обсуждаемых в тексте. По некоторым из них точки зрения не только разных, но и одного автора изменялись не один раз. Значительные разногласия по номенклатурным вопросам возникли и при подготовке международного издания «Панарктическая флора», которая пока остается только в электронной версии (<http://www.binran>).

gu/projects/paf/index.htm). Как геоботаникам, нам было довольно сложно принимать ту или иную точку зрения наших уважаемых коллег систематиков, которые в ряде сложных таксономических коллизий так и не достигли согласия. Мы приняли решение взять за основу обработки, выполненные в процессе издания «Арктической флоры СССР», исходя из большого авторитета данного издания как среди российских, так и зарубежных ботаников, имея в виду и то, что оно переведено на английский язык, а в настоящее время на обоих языках доступно в Интернете.

Проблема была и в том, что большая часть информации о распространении видов в зоне полярных пустынь получена из разновременных публикаций, как российских, так и зарубежных. Возможности проверить определения, вызывающие сомнения, не было, особенно в коллекциях, рассеянных по различным гербариям за пределами России. На гербарных листах с образцами критических таксонов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), отголоски систематических дискуссий до сих пор сохраняются в виде тестовок с несколькими названиями на одном листе. По ряду таксонов, приводимых под разными именами в Российской и зарубежной Арктике и в ее самой северной части — полярных пустынях, сомнения были разрешены с разной степенью уверенности в правильности принятых решений, что отражено в приведенных ниже списках синонимов и отклоненных таксонов. Некоторые наиболее запутанные случаи обсуждаются в данном разделе.

Род *Deschampsia*. Для полярных пустынь в публикациях приводили следующие таксоны этого рода: *D. alpina* (L.) Roem. et Schult., *D. borealis* (Trautv.) Roshev., *D. brevifolia* R. Br., *D. caespitosa* subsp. *glauca* (Hartm.) Hartm., *D. glauca* Hartm., *D. pumila* (Ledeb.) Ostenf. Бесспорным из этого перечня является только первый вид — *D. alpina*, довольно редкий в Баренцевской и Канадской провинциях и отсутствующий в Сибирской. Три последних названия имеют отношение к одному таксону, наиболее часто рассматриваемому в ранге самостоятельного вида *D. glauca*, а комбинации *D. caespitosa* subsp. *glauca* и *D. pumila* — как его синонимы. Эти таксоны в разных наименованиях приводили для архипелага Земля Франца-Иосифа (Александрова, 1983; Одаз, 1994), островов Большевик и Октябрьской Революции архипелага Северная Земля (Сафронова, 1981, 1993, 2001), для северной оконечности Северного острова Новой Земли (Вехов, Кулиев, 1996) и для о-ва Элlef-Рингнес (как *D. pumila*: Savile, 1961). Н. Н. Цвелев, который обрабатывал род *Deschampsia* для «Арктической флоры СССР» (1964), писал о промежуточности *D. glauca* между бореальным видом *D. caespitosa* и арктическими *D. borealis* и *D. brevifolia*. Из его более поздней монографии (Цвелев, 1976) следует, что *D. glauca* — вид, описанный из горных лесных районов Скандинавии, к востоку от Урала утрачивает позиции в ландшафте и замещается близкородственной *D. borealis*. При просмотре гербария с островов Большевик и Октябрьской Революции Н. Н. Цвелёв отнес к *D. borealis* все растения, прежде рассматриваемые как *D. glauca*. К тому же виду были отнесены и образцы коллекторов, которые ранее для архипелага приводили как *D. brevifolia* R. Br. (Сафронова, 1981, 1993), что дало нам основание для архипелага Северная Земля оставить 1 вид этого рода — *D. borealis* (Матвеева, Заноха, 2008). Авторы Панарктической флоры (<http://www.binran.ru/projects/paf/index.htm>) вообще отказались от *D. glauca*. Нет единого мнения и по распространению *D. borealis* (в Панарктической флоре такого названия нет, оно сведено в синонимы как *D. sukatchevii* subsp. *borealis*) и *D. brevifolia*. Для Канадской провинции зоны полярных пустынь был известен только второй вид, для Сибирской и Баренцевской —

оба, в том числе в одном районе. Исходя из опыта сборов и определения образцов щучки на Северной Земле, мы приняли компромиссное решение, и в пределах зоны полярных пустынь все растения под обсуждаемыми названиями для Баренцевской и Сибирской провинций отнесли к *D. borealis*, а для Канадской — к *D. brevifolia*.

Род *Poa*. Из 8 видов мятликов проблемным для оценки распространения в зоне полярных пустынь оказался только *P. lindebergii* Tzvel., главным образом из-за его родства с *P. tolmatchewii* Roshev. Описанный Р. Ю. Рожевицем по сборам А. И. Толмачева из восточных районов п-ова Таймыр (низовья р. Яму-Тариды) *P. tolmatchewii* впоследствии был обнаружен в районе бухты Тикси, а также среди гербарных образцов с плато Юкспоора в Хибинах. По мнению Н. Н. Цвелева (Арктическая флора СССР, 1964) можно рассматривать вероятность гибридного происхождения этого вида, родительскими парами которого следует считать *P. arctica* и *P. glauca* (в полярных пустынях первый повсеместен, второй отмечен только на о-ве Лохид в Канадском арктическом архипелаге). Высказывались предположения о его тождестве и с *P. arctica* R. Br. subsp. *caespitans* (Simm. ex Nannf.) Nannf., который, как и *P. tolmatchewii*, отличается от *P. arctica* густодернистой формой роста (Nannfeldt, 1940). Однако новейшие исследования (Haugen, 2000; <http://www.binran.ru/projects/paf/index.htm>) показали, что этот таксон разнится от *P. tolmatchewii* по большинству признаков, в том числе и на молекулярном уровне. Для редких вивипарных форм *P. tolmatchewii* Н. Н. Цвелев в «Арктической флоре СССР» (1964) предложил var. *stricta* (Lindb.) Tzvel., который впоследствии он же выделил в самостоятельный вид *P. lindebergii* Tzvel. (Цвелев, 1974, 1976), отличающийся от исходного, помимо вивипарии, гладкими или почти гладкими веточками метелки. Оба вида приводили для зоны полярных пустынь: *P. tolmatchewii* для о-ва Гукера в архипелаге Земля Франца-Иосифа (Сафронова, 1983) и северной оконечности Северного острова Новой Земли (Вехов, Кулиев, 1996, 1998), *P. lindebergii* — для о-ва Октябрьской Революции в архипелаге Северная Земля (Сафронова, 1981). В обзоре флоры Новой Земли *P. lindebergii* приведен только для Южного острова (Вехов, Кулиев, 1996, 1998). Везде это были единичные экземпляры, и в публикациях не было описания формы роста, информации о наличии вивипарии и вообще генеративных побегов. В отсутствие гербария невозможно ни подтвердить, ни снять сомнения по поводу правильности определения. На о-ве Большевик в районе среднего течения р. Студеной мы собрали обширный гербарий дернистого вивипарного мятлика, обильного в сообществах с доминированием *P. abbreviata*, который автор вида Н. Н. Цвелев уверенно определил как *P. lindebergii* (Матвеева, Заноха, 2008). Сложная таксономия, связанная с гибридным происхождением обоих видов, и такие морфологические признаки, как дернистость и вивипария, характерные в высокой Арктике для ряда видов (без выделения таких форм в самостоятельные таксоны), а также убежденность в том, что в экстремальных условиях полярных пустынь встречается 1 таксон, стали причиной того, что в списке для Баренцевской и Сибирской провинций оставлен только *P. lindebergii*.

Род *Draba*. Сложности с идентификацией и/или с выбором названия были с несколькими комплексами/сериями, включающими виды с неясной таксономией и/или запутанной историей использования названий.

Draba lactea Adams — один из видов достаточно сложной в систематическом отношении группы крупнок, объединенных А. И. Толмачевым в Series Lacteae Tolm., в которую еще входят *D. fladnizensis* Wulf и *D. pseudopilosa* Pohle. Из них последний вид считается очень близким к *D. lactea* и трудно от нее отличим (Ар-

ктическая флора СССР, 1975). Морфологические различия между ними связаны с опушением листьев. Однако опушение листовой пластинки зависит от условий обитания и даже от размеров особей (последнее особенно важно для полярно-пустынных популяций, растения которых миниатюрны и компактны), отчего разграничение видов вызывает затруднения. Эти сложности отразились в понимании объема таксонов. Для Российской Арктики приводили оба вида (Арктическая флора СССР, 1975), рассматривали *D. pseudopilosa* как подвид *D. lactea* (Кожевников, 1996) или сводили его в синоним к последнему (Беркутенко, 1983). В публикациях по полярным пустыням евразийского сектора для одного пункта приводили либо оба вида (Александрова, 1983; Сафронова, 1983), либо по одному: *D. lactea* (Короткевич, 1958; Одаз, 1994; Odasz, 1994; Вехов, Кулиев, 1996, 1998) или *D. pseudopilosa* (Матвеева, Заноха, 2008). Для Канадской Арктики, Гренландии, Шпицбергена, в том числе в полярных пустынях, известна только *D. lactea* (Porsild, 1957; Savile, 1961; Кус, 1970; Bliss, Svoboda, 1984; Bliss et al., 1984; Elven, Elvebakk, 1996; Bay, 1997). В Панарктической флоре (<http://www.binran.ru/projects/paf/index.htm>) на основании отсутствия серьезных морфологических отличий и сильного варьирования диагностических признаков без очевидной дискретности, а также результатов молекулярных исследований (Grundt et al., 2004) оставлена *D. lactea*, а *D. pseudopilosa* рассматривается как ее синоним. В нашей работе вся информация о распространении этих таксонов отнесена к *D. lactea*.

Неоднозначна ситуация с присутствием в зоне полярных пустынь и арктоальпийского вида *D. fladnizensis*. На самом севере о-ва Элсмир в одной работе (Bruggemann, Calder, 1953) приведено именно это название, а в другой (Porsild, 1957) — *D. lactea* (и в синонимах к ней — *D. fladnizensis* var. *heterotricha* (Lindbl) Ball, и не только для полярных пустынь, но и для всего архипелага. В «Арктической флоре СССР» (1975) присутствие этого вида на о-ве Элсмир признано ошибочным. В нашей работе принята позиция А. Порсилда, и для севера о-ва Элсмир (как и для других островов архипелага в пределах зоны полярных пустынь) оставлена *D. lactea* как вид, обычный в самых высоких широтах. Для Земли Франца-Иосифа во всех флористических работах приводили *D. lactea* и *D. pseudopilosa*. В самой последней по времени статье (Чуракова и др., 2014), где для о-ва Гукера приведена *D. fladnizensis*, подчеркивается, что это — новая находка (лето 2011 г.) для архипелага, и вид даже предлагается взять под охрану. Заметим, что для этого хорошо бы уверенно различать все 3 обсуждаемых таксона. На такой скептический лад настраивает отсутствие в последнем списке обычного в полярных пустынях, включая острова Земли Франца-Иосифа (Александрова, 1983) *D. lactea*. В Гербарии БИН РАН (LE) среди сборов В. П. Савича 1930 г. с о-ва Гукера имеются образцы (2 листа), которые были определены Н. Бушем как *D. fladnizensis*, что, однако, не было принято А. И. Толмачевым при обработке рода для «Арктической флоры СССР» (1975), в которой для этого острова приведена *D. lactea*. Именно так эти образцы были позднее (14.12.1988) переопределены Т. Engelskjøn. По нашей просьбе эти экземпляры посмотрел (1.04.2015) наш коллега В. В. Петровский, который согласился с первичным определением Н. Буша, что по сути отменяет новизну находки этого вида на о-ве Гукера в 2011 г. Так же, т. е. как *D. fladnizensis*, В. В. Петровский определил (13.03.2015) образцы крупок (1 лист) с о-ва Уилтона в гербарии (временно находится в Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН РАН), собранном М. Фау на территории государственного федерального заказника «Земля Франца-Иосифа» в ходе совместной экспедиции Национального парка «Русская Арктика» и Наци-

онального географического общества США «Pristine Seas Expedition FJL 2013» / «Первозданные моря : ЗФИ–2013». Он же ранее смотрел все образцы этого рода с о-ва Большевик (сборы И. Н. Сафроновой 1991 г. на мысе Баранова на севере острова и наши 1998 г. на древней речной террасе р. Студеной в его южной части), и в этой спорной группе некоторые образцы определил (хотя и неоднозначно) как *D. fladnizensis*, что было отражено в статье по флоре острова (Матвеева, Заноха, 2008). В данной работе мы отмечаем присутствие *D. fladnizensis* только в Баренцевской и Сибирской провинциях. Но оценить реальное распространение этого вида на всем циркумполярном пространстве в зоне полярных пустынь не представляется возможным. Для этого необходима ревизия всех гербарных образцов из сложной серии *Lactea*, которые приводили в литературе под разными именами.

Draba pilosa Adams и *D. barbata* Pohle А. И. Толмачев объединил (вместе *D. subcapitata* Simmons) в Series Pilosae Tolm. (Арктическая флора СССР, 1975). Со времен Р. Поле (1914) их рассматривают как близкородственные виды, различающиеся типом и интенсивностью опушения, которое варьирует в зависимости от условий местообитания. Это и большое число промежуточных форм затрудняет разграничение данных видов. Их рассматривали как самостоятельные (Арктическая флора СССР, 1975), предлагали считать *D. barbata* подвидом *D. pilosa* (Кожевников, 1996), отождествляли *D. barbata* с *D. macrocarpa* (Беркутенко, 1988). По мнению авторов Панарктической флоры (<http://www.binran.ru/projects/paf/index.htm>), *D. pilosa* — один из самых отличимых видов среди желтоцветковых крупок, но ее популяции в сухих и влажных местообитаниях неоднородны морфологически и, возможно, различаются по набору хромосом. *D. barbata* рассматривается как синоним *D. corymbosa*, поскольку типовые образцы в Гербарии БИН РАН (LE) внешне соответствуют последней. В большой коллекции *D. barbata*, собранной в последние десятилетия в разных секторах Российской Арктики, немало образцов уклоняются к *D. pilosa*. На о-ве Октябрьской Революции (Сафронова, 1981) оба вида собраны в трещинах на выходах коренных пород, что согласно «Арктической флоре СССР» скорее характерно для *D. barbata*. Нельзя исключить ошибочность определения, учитывая сходство видов, в высоких широтах усиленное небольшими размерами особей, но из-за невозможности ознакомиться со всем гербарием мы оставляем оба вида.

Draba pohlei Tolm. описан А. И. Толмачевым (1932) из центрального Таймыра как редкий вид на незадернованных каменистых и мелкоземистых субстратах. В Панарктической флоре (<http://www.binran.ru/projects/paf/index.htm>) из-за большого сходства (мнение В. В. Петровского) с *D. corymbosa* вид считается сомнительным, но тем не менее условно оставлен как самостоятельный. К тому же образцы с п-ова Таймыр, определенные А. И. Толмачевым, составители Панарктической флоры с оговорками относили к *D. glacialis*. Для зоны полярных пустынь *D. pohlei* приведена только для о-ва Октябрьская Революция (Сафронова, 1981) по сборам геологов, хранящихся в гербарии БИН РАН (LE). Часть образцов (не все) из этой коллекции В. В. Петровский позже переопределил как *D. macrocarpa*.

Из двух приведенных выше абзацев очевидны сложности с разграничением нескольких видов, выделенных А. И. Толмачевым не только в Series Pilosae, но и в Series Alpinae (Арктическая флора СССР, 1975), в которую входят близкие между собой желтоцветковые крупки. Из них в наиболее высоких широтах встречаются *D. alpina* L., *D. kjellmanii* Lid. и *D. macrocarpa* Adams. Последняя — обычный вид в Баренцевской и Сибирской провинциях зоны полярных пу-

стынь. Основные морфологические различия между этими видами связаны с размером стручков и характером опушения. Однако в природе встречается немало переходных форм, что вызывало серьезные затруднения при их определении и даже разную оценку систематического статуса тех или иных образцов разными систематиками. По мнению В. В. Петровского *D. kjellmanii* можно рассматривать как западноевропейскую расу *D. macrocarpa*, с чем согласны и авторы Панарктической флоры. Но интрига состоит в том, что для полярных пустынь Канадской провинции в зарубежных публикациях приводят *D. corymbosa* R. Br. ex DC и редко *D. bellii* Holm (Edlund, Alt, 1989). Признавая, что речь идет об одном и том же сложном агрегатном полифилетическом высокоплоидном виде с несколькими географическими расами, и обсуждая дискуссионность использования имени *D. corymbosa*, авторы Панарктической флоры оставляют это название, приводя в синонимах к нему кроме *D. bellii*, *D. kjellmanii*, *D. macrocarpa* еще и *D. barbata*. Мы в данной работе, следуя номенклатуре, принятой в «Арктической флоре СССР» (1975), приводим *D. macrocarpa*, относя к этому таксону все (в том числе *D. corymbosa*) обсуждаемые виды, кроме *D. barbata* (см. выше). Очевидно, что таксономические взаимоотношения перечисленных видов недостаточно ясны и требуют дальнейшего анализа.

В запутанной номенклатурной ситуации с тремя названиями видов рода *Draba* — *D. oblongata* R. Br., *D. pauciflora* R. Br. и *D. micropetala* Hook. мы остановились на концепции, предложенной в «Арктической флоре СССР» (1975), и при анализе распространения двух видов крупнок 2 первых — *D. oblongata* R. Br. и *D. pauciflora* R. Br., как это сделано в подавляющем числе публикаций (как отечественных, так и зарубежных) по флоре и растительности полярных пустынь.

Род *Papaver*. В полярных пустынях повсеместно встречается 1 вид этого рода, который в разных публикациях приводили под именами *P. radicum* Rottb. и *P. polare* (Tolm.) Perfl., иногда даже вместе в одном районе. А. И. Толмачев (Арктическая флора СССР, 1975) образцы из высокоарктических территорий относил к самостоятельному виду *P. polare*, который первоначально (Толмачев, 1923) трактовался как подвид *P. radicum*. В зарубежной литературе общепотребительным для тундровых районов стало название *P. dahlianum*. Мы приняли точку зрения А. И. Толмачева и называем этот вид как *P. polare*.

Род *Saxifraga*. *S. agg. flagellaris* Willd. — полиморфный арктоальпийский комплекс, в пределах обширного географического ареала объединяющий несколько географических рас, большинство которых были описаны как самостоятельные виды. В Арктике известны *S. setigera* Pursh и *S. platysepala* (Trautv.) Tolm. (Арктическая флора СССР, 1984), а в полярных пустынях — только последний, который в литературе приводили не только под таким названием, но и как *S. flagellaris* Willd. (Bruggemann, Calder, 1953; Bliss, Svoboda, 1984) и *S. flagellaris* Willd. subsp. *platysepala* (Trautv.) Porsild (Savile, 1961; Одаз, 1994; Odasz, 1994; Elvebakk, Prestud, 1996). В нашей работе вся информация отнесена к *S. platysepala*.

ИСКЛЮЧЕННЫЕ ТАКСОНЫ

EXCLUDED TAXA

Equisetum arvense L. Широко распространенный в северном полушарии вид хвоща. В Арктике, в том числе и в северной части о-ва Элсмир (Bruggemann, Calder, 1953), представлен подвидом *Equisetum arvense* L. subsp. *boreale* (Bong.) Rupr. (Арктическая флора СССР, 1960).

Ranunculus circinatus (Sibth.) Spach f. *subrigidus* (W. Drew) Benson, приведенный для северной части о-ва Элсмир (Bruggemann, Calder, 1953), является синонимом *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach (Арктическая флора СССР, 1971), ареал которого связан с

тундровой зоной. По нашему мнению, речь идет о *Batrachium trichophyllum* (Chaix) van den Bosch subsp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janchen.

Minuartia verna (L.) Hiern. Вид, характерный для умеренно арктических районов тундровой зоны, в высокой Арктике замещается близкородственным ему *M. rubella*, к которому следует (Арктическая флора СССР, 1971) относить образцы с архипелага Земля Франца-Иосифа (Hanssen, Lid, 1932).

Stellaria longipes Goldie. s. l. объединяет комплекс видов (Арктическая флора СССР, 1971), из которого в Арктике встречаются 4 вида, в том числе *S. edwardsii*, которому и отнесены виды, приводимые для полярных пустынь — в архипелага Земля Франца Иосифа (Hanssen, Lid, 1932) и островов Королевы Елизаветы в Канадском арктическом архипелаге (Edlund, Alt, 1988).

Stellaria laeta Richard. Амфиатлантический преимущественно американский вид, в Российской Арктике известный только для дальневосточных районов (Секретарева, 2004), ошибочно указан для о-ва Октябрьской Революции (Сафронова, 1981), где обычно звездчатка *S. edwardsii*.

Stellaria monantha Hulten. Умеренно арктический преимущественно североамериканский вид, в Российской Арктике известный только на северо-востоке Азии (Секретарева, 2004) и в целом нехарактерный для высокоарктических территорий, приведен для северной части о-ва Элсмир (Bruggemann, Calder, 1953; Schuster et al., 1959). Мы полагаем, что речь идет о широко распространенной в зоне полярных пустынь *S. edwardsii*.

Sagina linnaei Presl. (синоним *S. saginoides* (L.) Karst (Арктическая флора СССР, 1971)). Вид, обычный в умеренно арктических районах тундровой зоны, ошибочно приведен для архипелага Земля Франца-Иосифа А. И. Толмачевым (1931) по публикациям Н. Fisher (1896) и И. В. Палибина (1903–1906). Речь идет о *S. intermedia* Fenzl, что многократно подтверждено более поздними флористическими сборами со многих островов архипелага.

Cochlearia officinalis L. Приведена для островов Элсмир (Polunin 1950), Эллеф-Рингнес (Savile, 1961) и Кинг-Кристиан (Bliss, Svoboda, 1984) в Канадском арктическом архипелаге. В пределах этого вида в Арктике выделяют либо 2 подвида, либо рассматривают их как самостоятельные виды: *C. arctica* Schleich. и *C. groenlandica* L. В полярных пустынях первый известен с Новой Земли, мыса Челюскин и о-ва Большевик, второй распространен более широко. *Cochlearia officinalis* s. str. в высокой Арктике не встречается, поэтому все указания на присутствие *C. officinalis* в полярных пустынях отнесены к *C. groenlandica*.

Saxifraga stellaris L. А. И. Толмачев (1931), основываясь на публикациях Н. Fisher (1896) и И. В. Палибина (1903–1906), привел этот амфиатлантический низкоарктический вид (Арктическая флора СССР, 1984) для архипелага Земля Франца-Иосифа, для которого, как и для всех районов полярных пустынь, характерен циркумполярный арктический вид — *S. foliolosa* R. Br.

ОСНОВНЫЕ СИНОНИМЫ

MAIN SYNONYMS

Arenaria rubella (Wahl.) Sm. f. *lis* (Fern.) Polunin = *Minuartia rubella* (Wahlenb.) Hiern
Arenaria rossii R. Br. = *Minuartia rossii* R. Br.
Catabrosa algida (Sol.) Th. Fries = *Phippsia algida* (Soland.) R. Br.
Catabrosa concinna Th. Fries = *Phippsia concinna* (Th. Fries) Lindeb.
Cerastium bialynickii Tolm. = *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.
Cerastium hyperboreum Tolm. = *Cerastium arcticum* Lange
Cerastium edmondstonii (Wats.) Murb. et Ostenf. = *Cerastium regelii* Ostenf.
Draba adamsii Ledeb. = *Draba pauciflora* R. Br.
Draba micropetala Hook. = *Draba oblongata* R. Br.
Draba bellii Holm = *Draba macrocarpa* Adams
Draba corymbosa R. Br. ex DC. = *Draba macrocarpa* Adams
Draba kjellmanii Lid ex Ekman = *Draba macrocarpa* Adams
Eriophorum polystachyon L. = *Eriophorum angustifolium* Honck.
Eriophorum triste (Th. Fries) Hadač et A. Love = *Eriophorum angustifolium* Honck.
Eriophorum angustifolium Honck. var. *triste* Th. Fries = *Eriophorum angustifolium* Honck.
Lagotis minor (Willd.) Standl. = *Lagotis glauca* Gaert. subsp. *minor* (Willd.) Hult.

- Luzula arcuata* Wahlb. = *Luzula confusa* Lindb.
Luzula arctica Blytt = *Luzula nivalis* (Laest.) Spreng.
Lychmis apetala L. var. *arctica* (Fries) Cody = *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozh.
Lychmis triflora R. Br. = *Gastrolychnis* × *triflorum* (R. Br.) Tolm. et Kozh.
Melandrium apetalum (L.) Fenzl = *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozh.
Myosotis asiatica (Vesterg.) Schischk. et Serg. = *Myosotis alpestris* F. W. Schmidt subsp.
asiatica Vestergr. ex Hult.
Nardosmia frigida (L.) Hook. = *Petasites frigidus* (L.) Fries
Neuroloma nudicaule (L.) DC. = *Parrya nudicaulis* (L.) Regel
Poa rigens Hartm. = *Poa alpigena* (Fries) Lindm.
Potentilla emarginata Pursch. = *Potentilla hyperarctica* Malte
Puccinellia paupercula (Holm) Fern. et Weath. = *Puccinellia tenella* (Lange) Holmb.
Saxifraga comosa (Retz.) Fellm. = *Saxifraga foliolosa* R. Br.
Saxifraga groenlandica L. = *Saxifraga cespitosa* L.
Sieversia glacialis (Adams) R. Br. = *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle
Silene involucrata (Cham. et Schlecht.) Bocquet = *Gastrolychnis affinis* (J. Vahl ex Fries)
Tolm. et Kozh.

Мхи

MOSSES

В циркумполярном масштабе данные по составу и распределению мхов для зоны полярных пустынь обобщены впервые. Для этой цели проанализированы все имеющиеся литературные данные (табл. 7) и учтены последние обработки коллекций мхов, собранные в разные годы, главным образом, геоботаниками, которые работали в высокоарктических широтах.

БАРЕНЦЕВСКАЯ ПРОВИНЦИЯ (183 вида и 6 внутривидовых таксонов).

Архипелаг Шпицберген. Первые сведения о мхах о-ва Северо-Восточная Земля были опубликованы S. O. Lindberg (1867) на основании обработки коллекций, собранных А. Е. Nordenskiöld в 1858 г. и А. J. Malmgren в 1861 и 1864 гг. Позднее в 1875 г. S. Berggren опубликовал обобщающую сводку по мхам и печеночникам Шпицбергена, где также имелись сведения о мхах этого острова. В 1958 г. М. Кус работал в составе Польской полярной экспедиции на Шпицбергене; в результате в 1973 г. появилась его обзорная работа по мхам (Кус, 1973b), в которой, кроме аннотированного списка, были приведены карты распространения 84 видов, в том числе и видов, найденных на о-ве Северо-Восточная Земля. Наиболее полная обобщающая информация о мхах Шпицбергена содержится в работе А. А. Frisvoll и А. Elveback (1996), в которой учтены результаты ревизии старых коллекций, проведенной А. Frisvoll. Последние сведения о мхах о-ва Северо-Восточная Земля приводят О. А. Белкина и А. Ю. Лихачев (Belkina, Likhachev, 2013), которые для Земли Принца Оскара указывают 78 видов, из них 25 – новые для острова. Всего на нем выявлено 147 видов и 3 разновидности.

Архипелаг Земля Франца-Иосифа. Первые сведения о мхах архипелага имеются в двух публикациях Л. И. Савич (1932, 1936). В первой приведены результаты обработки сборов И. М. Иванова, сделанных в 1929 г. во время экспедиции на ледоколе «Георгий Седов». Вторая, более фундаментальная, основанная на изучении обширной коллекции, собранной В. П. Савичем во время экспедиции на том же на ледоколе в 1930 г., содержит сведения о мхах с островов Огорд (14 видов), Мак-Клинтока (22), Алджер (11), Гукера (51), Скотт-Келти (31), Белл (5). В эту работу включены также результаты обработки сборов И. И. Презента с островов Нортбрук (24) и Рудольфа (8). Краткая информация о мхах островов Земля Александры (5 видов), Земля Георга (11 видов), Нортбрук (14 видов), Алджер (*Cirriphyllum cirrosum*) и Грэм-Белл (*Timmia austriaca*) имеется в работе Р. Størmer (1940). В монографии В. Д. Александровой (1983) в списках видов в геоботанических описаниях разных типов наноккомплексов на о-ве Земля Александры есть и мхи, которые были определены бриологами А. Л. Абрамовой и Р. Н. Шляковым. Из них 8 видов (*Bryum pallescens*, *B. pseudotriquetrum*, *B. teres*, *Kiaeria starkei*, *Mnium blyttii*, *Myurella tenerrima* (как *M. apiculata*), *Oncophorus compactus*, *Pohlia obtusifolia*) в предыдущих публикациях отсутствовали. Разрозненные сведения о наиболее распространенных мхах архипелага Земля Франца-Иосифа имеются и в других геоботанических работах (Александрова, 1969, 1977а,

Таблица 7

Изученность мхов в различных районах зоны полярных пустынь
Knowledge of mosses in various regions of the polar desert zone

Территория	Число видов	Источник данных
БАРЕНЦЕВСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	183(+6)	
Архипелаг Шпицберген		
Северо-Восточная Земля	147 (+3)	Lindberg, 1867; Berggren, 1875; Kuc, 1973b; Frisvoll, Elvebakk, 1996; Belkina, Likhachov, 2013.
Архипелаг Земля Франца-Иосифа	115 (+4)	
о-в Мейбел	38 (+2)	Сафронова, 1986; Чернядьева, 1992.
о-в Гукера	85	Савич, 1932, 1936; Сафронова, 1986; Чернядьева, 1992; Odaz, 1996.
о-в Нортбрук	24	Савич, 1936; Størmmer, 1940.
о-в Скотт-Келти	30	Савич, 1936.
о-в Хейса	26	Сборы D. A. Walker в 2010 г., данные не опубликованы.
о-в Мак-Клинтока	21	Савич, 1936.
о-в Земля Александры	53 (+1)	Størmmer, 1940; Александрова, 1983.
о-в Рудольфа	11	Савич, 1936.
другие острова архипелага	67 (+1)	Савич, 1936.
Острова Карского моря	38 (+1)	
о-в Визе	31	Савич, 1936; Абрамова и др., 1961; сборы И. Н. Сафроновой в 1985 г., данные не опубликованы
	25	Сборы И. Н. Сафроновой в 1985 г., данные не опубликованы.
о-в Уединения		Сборы И. Н. Сафроновой в 1985 г., данные не опубликованы.
СИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	176 (+5)	
П-ов Таймыр	90	
п-ов Челюскин (северная часть)		Brotherus, 1910; Arnell, 1918; Благодатских и др., 1979; Афонина, 2004а.
Архипелаг Северная Земля	165 (+1)	
о-в Большевик	121 (+1)	Андреев и др., 1993; Афонина, 1999, 2002; Афонина, Матвеева, 2002, 2003.
о-в Октябрьской Революции	112	Ходачек, 1986. Сборы И. Н. Сафроновой в 1975 г. и М. В. Гаврило в 1985 г., данные опубликованы частично (Афонина, 2002).
о-в Комсомолец острова Седова	4	Андреев и др., 1993
	24	Савич, 1936; Короткевич, 1958.
Острова Де-Лонга	69 (+3)	
о-в Жохова	43	Самарский и др., 1997.
о-в Беннетта	47 (+3)	Brotherus, 1910; Абрамов, 1963; Абрамов, Абрамова, 1992.
КАНАДСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	191 (+5)	
Канадский арктический архипелаг	?	
о-в Амунд-Рингнес	32	Сборы Н. В. Матвеевой в 1989 г., данные не опубликованы.
о-в Эллеф-Рингнес	96	Кус, 1969. Сборы Н. В. Матвеевой и D. A. Walker в 2005 г., данные не опубликованы.
о-в Миен	71 (+1)	Thorsteinsson, 1961; Kuc, 1970.
о-в Элсмир	134	Brassard, 1971a, b, 1976.
Гренландия		
Земля Пири (северная часть)	87 (+2)	Hesselbo, 1919, 1923; Holmen, 1960.

Примечание. Здесь и в табл. 9: в скобках — число внутривидовых таксонов.

1981; Сафронова, 1986). Для островов Мейбел и Гукера (коллекция И. Н. Сафроновой 1979 г.) приведены 63 вида, из которых 16 рассматривались как новые для бриофлоры архипелага (Чернядьева, 1992). Но позднее было установлено, что из этих 16 видов ошибочно были определены *Hygrohypnum alpestris* (Hedw.) Loeske (переопределен как *H. luridum*), *Schistidium apocarpum* (= *S. frigidum*) и *S. rivulare* (= *S. platyphyllum* var. *abrupticostatum*), а виды *Encalypta alpina*, *Pohlia drummondii*, *Mniobryum wahlenbergii*, *Campylium stellatum*, *Seligeria polaris* были известны ранее с о-ва Земля Александры (Александрова, 1983).

Последние сведения по мхам архипелага Земля Франца-Иосифа опубликованы А. М. Odasz (1996), которая для о-ва Гукера привела 47 видов, из них 5 новых для архипелага: *Sciuro-hypnum glaciale* (как *Brachythecium glaciale*), *Cinclidium arcticum*, *Stereodon callichrous* (как *Hypnum callichroum*), *Orthotrichum pellucidum*, *Polytrichastrum sexangulare*. Данные по мхам о-ва Хейса (26 видов) были получены в ходе обработки коллекции D. A. Walker, собранной в 2010 г. при геоботанических исследованиях (Афонина, неопубликованные данные). Кроме того, в гербарии (LE) обнаружены 2 образца (*Brachythecium cirrosum* и *Syntrichia ruralis*), собранные Л. С. Говоруха в 1957 г. на этом острове.

При обобщении данных принята во внимание монографическая обработка Н. Н. Blom (1996), в которой есть ссылки на критически пересмотренные образцы с островов архипелага. Всего для архипелага известно 115 видов и 4 внутривидовых таксона.

Острова Карского моря. Острова Визе. Первые сведения о мхах острова (21 вид), по сборам В. П. Савича в 1930 г., содержатся в работе Л. И. Савич (1936) и в «Определителе листостебельных мхов Арктики СССР» (Абрамова и др., 1961). Некоторые дополнительные данные получены в ходе обработки небольшой коллекции, собранной И. Н. Сафроновой в 1985 г. (Афонина, неопубликованные данные) В настоящее время для острова известен 31 вид мхов. Острова Уединения. По сборам И. Н. Сафроновой в 1985 г. на острове обнаружено 25 видов (Афонина, неопубликованные данные).

Сибирская провинция (176 видов и 5 внутривидовых таксонов).

Мыс Челюскин, п-ов Таймыр. Первые сведения (по сборам А. А. Бялыницкого-Бирули в 1900–1903 гг. во время Русской полярной экспедиции на судне «Заря») содержатся в работе V. F. Brotherus (1910), в которой приведены 14 наиболее распространенных в Арктике видов (названия приведены как в источнике): *Andreaea papillosa*, *Aulacomnium turgidum*, *Brachythecium turgidum*, *Bryum obtusifolium*, *Calliargon sarmentosum*, *Dicranoweisia crispula*, *Ditrichum flexicaule*, *Drepanocladus latifolius*, *Grimmia apocarpa* var. *gracilis*, *Hylocomium proliferum*, *Oncophorus wahlendergii*, *Orthothecium chryseon*, *Racomitrium canescens* f. *epilosa*, *R. hypnoides* f. *brevipela*. Позднее Н. Arnell (1918) на основании результатов обработки коллекции F. R. Kjelman, собранной 19–20 августа 1878 г. во время экспедиции на шхуне «Вега», привел уже 45 видов. Следующие сведения были представлены Л. С. Благодатских, которая определила коллекции геоботаников И. Н. Сафроновой и Н. В. Матвеевой (1973–1974 гг.) и геолога Д. И. Юрченко (конец 1960-х гг.). Всего, с учетом всех предыдущих данных, в аннотированном списке (Благодатских и др., 1979) приведены 74 вида. Позднее при обработке небольшой коллекции, собранной гидрологом С. П. Махониным в 1937 г. на мысе Челюскин (77°36' с. ш., 103°17' в. д.), были выявлены 17 видов ранее не приводимых (Афонина, 2004а). В результате с учетом всех дополнений и ревизии сомнительных определений для мыса Челюскин в настоящее время известно 90 видов.

Архипелаг Северная Земля. Наиболее полные сведения о мхах имеются с островов Большевик и Октябрьской Революции, которые получены при обработке многочисленных коллекций к геоботаническим описаниям. Небольшие случайные сборы были сделаны на островах Седова и единичные — на о-ве Комсомолец. Всего в архипелаге выявлено 165 видов и 1 разновидность.

Остров Большевик. Благодаря многочисленным сборам мхов, которые проводили геоботаники в процессе описания растительности, в бриологическом отношении — наиболее изученный остров архипелага. В работе О. М. Афолиной и Н. В. Матвеевой (2003) обобщены все ранее опубликованные данные (Андреев и др., 1993; Афолина, 1999, 2002; Афолина, Матвеева, 2002) и включены результаты полной обработки экспедиционных сборов И. Н. Сафроновой (1991 г.), Н. В. Матвеевой и Л. Л. Заноха (1997–1998 и 2000 гг.). Всего для острова известны 121 вид и 1 разновидность.

Остров Октябрьской Революции. При описании растительности острова Е. С. Короткевич (1958) привел несколько наиболее распространенных видов мхов, определения которых были проверены А. Л. Абрамовой и И. Д. Кильдюшевским (*Distichium montanum*, *Ditrichum flexicaule*, *Drepanocladus latifolius*, *Grimmia gracilis*, *Hylocomium alaskanum*, *Hypnum bambergeri*, *Orthothecium chryseum*, *Polytrichum strictum*). Более подробные сведения спустя почти 35 лет опубликовала Е. А. Ходачек (1986), которая работала в 1979–1980 и 1982 гг. на п-ове Жилом (коллекции определены О. М. Афолиной и Л. Р. Каннукене). Из 35 видов при последующей ревизии ошибочными признаны определения следующих видов (в скобках помещено переопределенное название): *Bryum weigelii* Spreng (*B. pseudotriquetrum*), *Dicranum angustum* Lindb. (*D. laevidens*), *Drepanocladus lycopodioides* (Schwägr.) Warnst. (*Pseudocalliergon brevifolium*), *Orthothecium rufescens* (Brid.) Bruch et al. (*O. chryseum*), *Trichostomum cuspidatissimum* Cardot et Ther. (*Tortella arctica*). По результатам предварительной обработки сборов И. Н. Сафроновой (1975 г.) и М. В. Гаврило (1985 г.) из других районов острова бриофлора пополнилась еще 30 видами (Афолина, 2002). А позднее О. М. Афолиной были выявлены еще 39 видов, которые здесь приводятся впервые: *Andreaea rupestris* var. *papillosa*, *Aplodon wormskjoldii*, *Arctoa fuvella*, *Brachythecium turgidum*, *Bryum rutilans*, *B. teres*, *Caliellaria curvicaulis*, *Cinclidium subrotundum*, *Dichodontium pellucidum*, *Dicranum acutifolium*, *Didymodon asperifolius*, *D. icmadophilus*, *Distichium inclinatum*, *Drepanocladus sendtneri*, *Encalypta procera*, *Hennediella heimii* var. *arctica*, *Hygrohypnella polare*, *Hymenoloma crispulum*, *Hypnum cupressiforme*, *Isopterygiopsis pulchella*, *Kiaeria glacialis*, *Leptobryum pyriforme*, *Myurella tenerrima*, *Niphotrichum panschii*, *Oncophorus virens*, *O. wahlenbergii*, *Orthotrichum speciosum*, *Philonotis fontana*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia andrewsii*, *P. wahlenbergii*, *Sanionia georgicouncinata*, *Schistidium andreaeopsis*, *Stereodon holmenii*, *S. procerrimus*, *S. revolutus*, *Syntrichia norvegica*, *Tortella tortuosa*, *Warnstorfia sarmentosa*. Всего на о-ве Октябрьской Революции выявлено 112 видов.

Остров Комсомолец. Для острова известно всего 4 вида (*Ceratodon purpureus*, *C. heterophyllus* (как *C. purpureus* var. *rotundifolius*), *Pohlia drummondii*, *Polytrichastrum alpinum*) по сборам И. Н. Сафроновой в 1991 г., определенные О. М. Афолиной (Андреев и др., 1993).

Острова Седова. Сведения о мхах содержатся в двух статьях: 17 видов (по сборам В. П. Савича) приводит Л. И. Савич (1936) и 4 вида (*Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum* (как *D. montanum*), *Drepanocladus arcticus* (как *Campylium zemliae*), *Orthothecium chryseum*) — Е. С. Короткевич (1958). Вместе с *Schistidium abrupticostatum* (образец из гербария, собранный К. Доминым на о-ве

Домашнем в 1932 г. и определенный О. М. Афолиной) для этой группы островов известно 24 вида.

Острова Де-Лонга. Сведения о мхах имеются только по двум островам — Беннетта и Жохова, для которых известно 69 видов и 3 разновидности.

Остров Жохова. По результатам обработки (О. М. Афолина) небольшой коллекции мхов, собранной М. А. Самарским в 1989 г., выявлено 43 вида (Самарский и др., 1997).

Остров Беннетта. Информация о составе мхов острова постепенно нарастала от 2 видов — *Hymenoloma crispulum* (*Dicranoweisia crispula*), *Racomitrium lanuginosum* (*R. hypnoides*) в начале XX века (Brotherus, 1910) до 13 (сборы В. М. Картушина) в середине (Абрамов, 1963) и до 47 (+ 3 разновидности) (сборы М. А. Анисимова и А. Г. Курсанова в 1987 г.) в конце (Абрамов, Абрамова, 1992). Указание о нахождении на острове *Schistidium apocarum* и *S. apocarpum* var. *gracile* (Абрамов, Абрамова, 1992) ошибочно: при ревизии этой группы Е. А. Игнатова отнесла образцы к *S. papillosum*. Она же переопределила образец *Philonotis tomentella* как *P. fontana*. Всего для острова известно 47 видов и 3 внутривидовых таксона мхов.

КАНАДСКАЯ ПРОВИНЦИЯ (191 вид и 5 внутривидовых таксонов).

Канадский арктический архипелаг. Остров Амунд-Рингнес. Список из 32 видов (сборы Н. В. Матвеевой к 8 геоботаническим описаниям в 1999 г.) пока является единственным источником информации о мхах острова и приводится впервые (табл. 8). Остров Эллеф-Рингнес. Первые сведения о мхах острова имеются в работе М. Кус (1969), в которой по сборам W. W. Heywood и S. D. MacDonald приведены 4 широко распространенных вида: *Andreaea rupestris*, *Aulacomnium turgidum*, *Distichium capillaceum*, *Timmia austriaca*. Основные данные, представленные в этом разделе (табл. 8), базируются на результатах обработки О. М. Афолиной коллекции мхов, собранной Н. В. Матвеевой, D. A. Walker, M. K. Reynolds, C. V. Vohnlanthen летом 2005 г. при изучении растительности в окрестностях бухты Исаксен. Один вид — *Schistidium frivollianum* есть в монографической обработке Н. Н. Blom (1996). Всего для острова известно 96 видов. Остров Миен. Некоторые сведения о мхах острова содержатся в работе R. Thorsteinsson (1961), в которой по определению Н. Crum приведены *Bryum* sp., *Ditrichum* sp., *Drepanocladus* sp., *Myurella julacea*, *Orthothecium chryseum*, *Polytrichum norvegicum*, *Tortula ruralis*, *Racomitrium canescens* (названия видов даются в соответствии с источником). В 1968 г. в составе экспедиции по проекту «Полярный континентальный шельф» на острове работал М. Кус, который привел для него 70 видов мхов (Кус, 1970). Для *Ceratodon purpureus* были отмечены как редкая на острове типичная форма, так и часто встречающаяся var. *rotundifolius* Berggr., которая в настоящее время рассматривается как самостоятельный вид — *C. heterophyllus*. В этой же работе есть *Grimmia apocarpa* Hedw. — вид, который позже был переведен в род *Schistidium*. Но в ходе монографической обработки Н. Н. Blom (1996) установил, что *S. apocarpum* имеет более южное амфиатлантическое распространение, и нахождение его в Арктике сомнительно, поэтому в общем списке (табл. 8) этот вид приведен как *Schistidium* sp. В целом для острова известно 71 вид и 1 разновидность.

Остров Элсмир, северная часть. Сборы мхов на острове проводили как ботаники, так и просто участники разных экспедиций. В северной части острова мхи собраны в 19 пунктах, из которых только 8 (с запада на восток: Ayles Fiord, Taconite Inlet, Jasper Lake, Ward Hant Island, Garlic Island,

Таблица 8

Распространение мхов
Distribution of mosses

в зоне полярных пустынь
within the polar desert zone

Таксон	Геоботаническая														провинция														Географический элемент		Встречаемость				
	Баренцевская														Сибирская							Канадская													
	Архипелаг Шпицберген	Архипелаг Земля Франца-Иосифа										Острова Карского моря		Всего в провинции	П-ов Таймыр	Архипелаг Северная Земля				Архипелаг о-ва Де Лонга			Всего в провинции	Канадский арктический архипелаг				Гренландия	Всего в провинции	Широтный		Долготный			
		о-в Северо-Восточная Земля	о-в Мейбел	о-в Норбрук	о-в Скотт-Келли	о-в Гукера	о-в Хейса	о-в Мак-Клинтока	о-в Земля Александры	о-в Рудольфа	другие острова	о-в Визе	о-в Уединения			Мыс Челюскин	о-в Большевик	о-в Октябрьской Революции	о-в Комсомолец	острова Седова	о-в Жохова	о-в Беннетта		о-в Амунд-Рингнес	о-в Эллф-Рингнес	о-в Миен	о-в Эдсмир (северная часть)						Земля Пири (северная часть)		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	195	206	217	218	239	240	251	262	223	284	225	230	273	28	29	30	31	
Sphagnaceae	2	2					1	1	2				
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	+	+					ГП	Ц	1	
<i>S. squarrosum</i> Crome (1)*	+					ГП	Ц	1		
<i>S. subsecundum</i> Nees	+					+	+	-	-	1		
<i>S. teres</i> (Schimp.) Ångstr.	+					+	+	ГП	Ц	1			
Andreaeaceae	3	1	.	.	1	.	.	1	1	3					1	1	1	.	.	2	.	1	2	2			
<i>Andreaea blyttii</i> Bruch et al.	+	+					АМ	Ц	1		
<i>A. obovata</i> Thed.	+	+					АМ	Ц	1			
<i>A. rupestris</i> Hedw. var. <i>rupestris</i>	+	+	+					+	+	+	.	.	+	АМ	Ц	6				
<i>A. rupestris</i> var. <i>papillosa</i> (Lindb.) Подр.	+	+	+	.	.	.	+					+	.	+	.	.	АМ	Ц	10				
<i>A. rupestris</i> var. <i>sparsifolium</i> (J. E. Zetterst.) Sharp	-	-	1			
Polytrichaceae	3	4	1	2	6	4	2	5	1	5	1	1	16						3	11	3	1	.	3	7	13	1	6	8	5	5	11			
<i>Lyellia aspera</i> (I. Hagen et C. E. O. Jensen) Frye	+	+	АМ	Аз-Ам	1	
<i>Oligotricum hercynicum</i> (Hedw.) Lam et DC.	+	+					+	ГП	Ц	2			
<i>Pogonatum dentatum</i> (Brid.) Brid.	+	+					+	+	.	.	.	+	ГП	Ц	6			
<i>P. urnigerum</i> (Hedw.) P. Beauv. var. <i>urnigerum</i>	+	+					+	+	+	ОП	Ц	5				
<i>P. urnigerum</i> var. <i>subintegrifolium</i> (Arnell et C. E. O. Jensen) H. Möller	+	.	+	.	.	+					+	-	-	3			
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G. L. Sm.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+					.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	ОП	Ц	20				
<i>P. fragile</i> (Bryhn) Schljakov	+	.	.	+	.	+	+	.	.	+	.	.	+					+	+	+	А	Ц	9				
<i>P. norvegicum</i> (Hedw.) Schljakov	.	+	.	.	+	+					+	+	+	-	-	5				
<i>P. sexangulare</i> (Brid.) G. L. Sm.	+	.	.	.	+	+					АМ	Ц	2				
<i>Polytrichum hyperboreum</i> R. Br.	+	+					.	+	АМ	Ц	6				
<i>P. jensenii</i> I. Hagen	+	+					.	+	АМ	Ц	4				
<i>P. juniperinum</i> Hedw.	+	+					.	+	БП	Ц	6				
<i>P. piliferum</i> Hedw.	+	+	.	.	+	+					+	+	+	БП	Ц	10				
<i>P. strictum</i> Brid.	+	+	.	.	+	+					+	+	+	ОП	Ц	8				
<i>P. swartzii</i> Hartm.	+	+					АМ	Ц	1				
<i>Psilopilum cavifolium</i> (Wilson) I. Hagen	+	+	.	.	+	.	.	.	+					.	+	+	А	Ц	8				
<i>P. laevigatum</i> (Wahlenb.) Lindb.	+	+					.	+	+	АМ	Ц	2				
Timmiaceae	3	1	.	1	2	.	.	1	.	1	1	1	3					2	1	3	.	1	1	1	3	1	1	1	2	3	3				
<i>Timmia austriaca</i> Hedw.	+	.	.	+	+	.	.	+	.	+	+	+	+					+	+	+	.	.	.	+	+	+	+	+	ГП	Ц	18				

Продолжение таблицы 8

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Ditrichum flexicaule</i> (Schwägr.) Hampe	+	+	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+
<i>Saelania glaucescens</i> (Hedw.) Broth.
Pottiaceae	5	1	3	1	7	2	1	2	.	4	6	2	12
<i>Aloina brevirostris</i> (Hook. et Grev.) Kindb.
<i>Bryoerythrophyllum ferruginascens</i> (Stirt.) Giacom.	+	.	.	+	+
<i>B. recurvirostrum</i> (Hedw.) P. C. Chen	+	+	+	+	+
<i>Didymodon asperifolius</i> (Mitt.) H. A. Crum, Steere et L. E. Anderson	+	.	+
<i>D. icmadophilus</i> (Schimp. ex Müll. Hal.) R. H. Zander	+	+
<i>D. rigidulus</i> Hedw.	+	+
<i>Gymnostomum aeruginosum</i> Sm.
<i>Hennediella heimii</i> (Hedw.) R. H. Zander var. <i>arctica</i> (Lindb.) R. H. Zander	+	.	+	.	+	+	+	.	+
<i>Hymenostylium recurvirostrum</i> (Hedw.) Dixon
<i>Molendoa tenuinervis</i> Limpr.
<i>Pseudocrossidium obtusulum</i> (Lindb.) H. A. Crum et L. E. Anderson
<i>Pterygoneurum lamellatum</i> (Lindb.) Jur.
<i>P. ovatum</i> (Hedw.) Dixon
<i>Stegonia latifolia</i> (Schwägr.) Venturi ex Broth.	+	+
<i>S. pilifera</i> (Brid.) H. A. Crum et L. E. Anderson
<i>Syntrichia norvegica</i> F. Weber
<i>S. ruralis</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	+	+	+	.	+	+	+	+	.	+	+	.	+
<i>Tortella arctica</i> (Arnell) Crundw. et Nyholm
<i>T. fragilis</i> (Hook. et Wilson) Limpr.
<i>T. tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.
<i>Tortula hoppeana</i> (Schultz) Ochyra
<i>T. leucostoma</i> (R. Br.) Hook. et Grev.	+	.	+	+	.	+
<i>T. mucronifolia</i> Schwägr. var. <i>mucronifolia</i>	+	+	.	+
<i>T. mucronifolia</i> var. <i>aristata</i> Warnst.	.	.	.	+	+	+	+	.	+
<i>T. systylia</i> (Schimp.) Lindb.	+	+
Fissidentaceae	1	1
<i>Fissidens arcticus</i> Bryhn	+	+
<i>F. viridulus</i> (Sw.) Wahlenb.
Meesiaceae	2	1	2
<i>Leptobryum pyriforme</i> (Hedw.) Wilson
<i>Meesia longiseta</i> Hedw.

15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ГП	Ц	20
+	+	+	.	+	.	.	+	+	ОП	Ц	4
7	10	13	.	3	1	1	16	2	7	5	18	11	22	БП	Ц	1
.	+	.	+	ОП	Ц	3
+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	БП	Ц	11
.	+	+	+	.	+	.	+	+	+	АМ	Ц	6
+	+	+	+	.	+	.	+	+	+	-	-	7
.	.	+	+	ОП	Ц	2
.	+	+	ОП	Ц	1
+	+	+	+	+	.	+	+	.	+	А	Ц	11
.	.	+	+	+	+	ОП	Ц	3
.	+	+	+	.	.	.	+	.	+	А	Ц	3
.	+	ГП	Ц	1
.	+	+	.	.	.	+	ОП	Ц	2
.	+	+	БП	Ц	3
.	+	.	+	ОП	Ц	1
.	+	.	+	АМ	Ц	3
.	+	.	+	ОП	Ц	20
.	+	.	+	АМ	Ц	4
.	+	+	ОП	Ц	4
.	+	+	ГП	Ц	2
.	+	.	+	АМ	Ц	3
.	+	+	АМ	Ц	5
.	+	.	+	АМ	Ц	9
.	-	-	5
.	АМ	Ц	1
.	А	Ц	3
.	-	-	1
.
.	+	.	+	БП	Ц	2
.	+	АМ	Ц	2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>S. uncinata</i> (Hedw.) Loeske	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	+	+
<i>S. revolvens</i> (Sw. ex anon.) Rubers	+	+	.	+	+	.	.	+	.	+	.	.	+
Pylaisiaceae	4	1	1	1	4	1	.	1	.	1	.	2	4
<i>Stereodon bambergeri</i> (Schimp.) Lindb.	+	.	.	.	+	+	+
<i>S. callichrous</i> (Brid.) Braithw.	+	.	.	.	+	+
<i>S. hamulosus</i> (Bruch et al.) Lindb.
<i>S. holmenii</i> (Ando) Ignatov et Ignatova	+	.	.	.	+	+
<i>S. plicatulus</i> Lindb.
<i>S. procerrimus</i> (Molendo) Bauer
<i>S. revolutus</i> Mitt.	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	.	+	+
<i>S. subimponens</i> (Lesq.) Broth.
<i>S. vaucheri</i> (Lesq.) Lindb. ex Broth.
Pseudoleskeellaceae	2	2
<i>Pseudoleskeella nervosa</i> (Brid.) Nyholm
<i>P. rupestris</i> (Berggr.) Hedenäs et L. Söderstr. (32)	+	+
<i>P. tectorum</i> (Funck ex Brid.) Kindb. ex Broth.	+	+
Thuidiaceae
<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) M. Fleisch.
Amblystegiaceae	10	3	.	3	7	2	1	4	.	5	1	1	14
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Beuch et al.	+	+
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) C. E. O. Jensen	+	.	.	.	+	.	.	+	+
<i>Cratoneuron curvicaule</i> (Jur.) G. Roth (33)	+	+	.	.	+	+	.	+
<i>C. filicinum</i> (Hedw.) Spruce (34)
<i>Drepanocladus arcticus</i> (R. S. Williams) Hedenäs	.	.	.	+	.	+	.	+	.	+	.	+	+
<i>D. polygamus</i> (Bruch et al.) Hedenäs
<i>D. sendtneri</i> (Schimp. ex H. Müll.) Warnst.	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.	+
<i>Hygroamblystegium tenax</i> (Hedw.) Jenn.	+	+
<i>H. varium</i> (Hedw.) Mönk. (35)
<i>Hygrohypnum luridum</i> (Hedw.) Jenn. (36)	+	+	.	.	+	+
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	.	+	.	.	+	+
<i>Ochyraea alpestris</i> (Hedw.) Ignatov et Ignatova	+	+
<i>O. cochlearifolia</i> (Venturi) Ignatov et Ignatova	+	+
<i>Pseudocalliergon brevifolium</i> (Lindb.) Hedenäs	+	.	.	.	+	+
<i>P. trifarium</i> (F. Weber et D. Mohr) Loeske	+	+
<i>P. turgescens</i> (T. Jensen) Loeske	+	.	.	+	+	.	.	+	.	+	.	.	+
<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	+	+	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	+

15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	БП	Ц	20
.	+	+	ГП	Ц	2
+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ОП	Ц	17
4	5	5	.	.	.	2	8	2	6	2	5	5	9		АМ	Ц	9
+	+	+	+	+	.	.	+	+	+		АМ	Ц	4
.	+	+	+	+	АМ	Ц	4
+	+	+	+	+	.	+	.	.	+	+	АМ	Ц	7
+	+	+	+	+	.	+	.	.	+	+	АМ	Ц	2
.	+	+	+	.	.	+	+	АМ	Ц	3
+	+	+	+	+	+	+	+	+	БП	Ц	17
.	+	+	.	.	+	+	АМ	Ц	2
.	.	+	+	+	.	.	+	+	ГП	Ц	4
.	1	1			
.	+	+	ГП	Ц	1
.	-	-	1
.	ГП	Ц	1
.	1	1			
6	6	8	.	3	4	6	8	3	5	7	8	4	10		ОП	Ц	1
.			
+	+	+	.	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	ГП	Ц	11
.	+	+	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	+	АМ	Ц	9	
.	+	+	.	+	ОП	Ц	2
+	+	+	.	+	.	+	.	+	+	+	+	+	+	А	Ц	14	
+	.	+	+	.	+	БП	Ц	4	
+	.	+	+	+	+	.	.	.	ОП	Ц	7	
.	-	-	1	
.	-	-	1	
.	+	+	+	ГП	Ц	6	
.				
.	ОП	Ц	2	
.	АМ	Ц	1	
.	АМ	Ц	1	
+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	А	Ц	12	
.	АМ	Ц	1	
.	+	+	+	.	+	+	+	+	ОП	Ц	9	
+	+	+	+	.	+	+	+	+	АМ	Ц	15	

Всего:	147+3	38+2	24	30	85	26	21	53+1	11	67+1	31	25	183
видов													+6
родов	65	30	20	22	49	20	18	35	11	45	24	20	85
семейств	30	21	17	17	20	14	16	21	8	21	15	16	32

Примечание. Географический элемент: *широтный*: А — арктический, полизональный, Б — биполярный, К — космополит; *долготный*: Ц — циркумполярный, сле названия отмечены виды, для которых в тексте даны комментарии.

Doidge Bay, Clements Markham Inlet, Alert) относятся к полярным пустыням. Все сведения по мхам обобщены в публикациях G. R. Brassard (1971a, b, 1976), в которых учтены данные предшествующих исследователей: W. C. Steere (1959), J. M. Powell (1967), M. Kuc (1969). Была использована информация из работы M. Kuc (1973a) по бриогеографии о-ва Аксель-Хейберг, где он приводит карты распространения 30 видов мхов в Канадской Арктике, среди них есть виды (*Aloina brevirostris*, *Arctoa andersonii*, *Bryobrittonia longipes* (*B. pellucida* Williams), *Didymodon* (*Barbula*) *icmadophylus*, *Grimmia anodon*, *Hygrohypnella* (*Hygrohypnum*) *polare*, *Stereodon* (*Hypnum*) *callichroum*, *Mnium blyttii*, *Schistidium* (*Grimmia*) *tenerum*, *Voitia hyperborea*), заходящие в полярные пустыни, главным образом на о-ве Элсмир. Учитывая, что в северной части острова работали специалисты бриологи, выполнившие специальные флористические исследования, бриофлора выявлена достаточно хорошо: известны 134 вида.

Гренландия, северная часть Земли Пири. Первые сведения о мхах Земли Пири (11 видов), опубликованные A. Hesselbo (1910), были основаны на сборах I. P. Koch во фьорде Фредерика Е. Хайда. Позднее по сборам Th. Wulff для северо-западной части A. Hesselbo (1923) привел 47 видов. Полная сводка представлена в работе K. Holmen (1960), в которой для территории полярных пустынь, на основании собственных сборов в экспедициях 1947–1950 гг., приведены 52 вида. Среди них имеется *Niphotrichum canescens* (как *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid.). При таксономической ревизии группы *Racomitrium canescens* A. A. Frisvoll (1983a) отнес несколько образцов, собранных Th. Wulff, к *Niphotrichum panschii*, поэтому нахождение *N. canescens* на Земле Пири остается под вопросом. В настоящее время известны 87 видов и 2 разновидности.

Анализ флоры

При составлении общего списка мхов использованы все имеющиеся литературные сведения по разным регионам полярных пустынь и учтены неопубликованные результаты обработок коллекций. Также приняты во внимание публикации, содержащие информацию о распространении видов в этой зоне (Blom, 1996, 1998; Frisvoll, Lewinsky, 1981; Frisvoll, 1983a, b; Чернядзева, 2003; Афонина, 2004б; Игнатова, 2005). В список внесены поправки, связанные с ревизией гербарных материалов, в основном это касается родов *Bryum* (В. И. Золотов) и *Schistidium* (Е. А. Игнатова). Названия видов даны главным образом в соответствии со Списком мхов Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006).

Видовое богатство. Всего в зоне полярных пустынь северного полушария выявлены 270 видов (в том числе 3 определены только до рода) и 8 внутривидовых таксонов (табл. 8).

90	121+1	112	4	24	43	47+3	176+5	32	96	71+1	134	87+1	191+5
55	71	64	3	25	37	34	81	39	60	50	74	52	84
24	28	27	2	14	19	22	30	17	25	23	27	24	29

АМ — арктомонтанный, ГП — голарктический полизональный, ОП — омниоголарктический, Аз-Ам — азиатско-американский; - распространение не выявлено. * — цифрами (1–36) после названия отмечены виды, для которых в тексте даны комментарии.

Наибольшее видовое богатство флоры мхов Канадской провинции (191 вид и 5 внутривидовых таксонов) не в последнюю очередь можно объяснить лучшей изученностью территории, где исследования проводили специалисты-бриологии с большим опытом работы в Арктике. Высокое видовое богатство и специфика флоры мхов этой провинции, где имеются 37 (19.4 %) видов, пока не обнаруженные в других, связаны как с особенностями эдафических условий (широкое распространение выходов карбонатных пород), так и с историей формирования флоры. Специфика флоры определяется представленностью «степных» видов, главным образом, из сем *Pottiaceae* (*Aloina brevirostris*, *Pseudocrossidium obtusulum*, *Pterygoneurum lamellatum*), основное распространение которых связано с аридными регионами, а также достаточно высокой долей кальцефилов (*Aulacomnium acuminatum*, *Bryobrittonia longipes*, *Bryum wrightii*, *Grimmia anodon*, *Gymnostomum aeruginosum*, *Encalypta vulgaris* и др.). Значительное участие (высокие видовое богатство и постоянство) в составе растительных сообществ видов семейств *Pottiaceae* и *Grimmiaceae*, характерное для полярных пустынь в целом, в Канадской провинции проявляется особенно отчетливо.

В Баренцевской провинции, где выявлены 183 вида и 6 внутривидовых таксонов мхов, 34 (18.6 %) вида отмечены только в этой провинции и не встречаются в других. Среди них много видов с преимущественно более южным распространением и редко заходящих в высокую Арктику: *Climacium dendroides*,⁶ *Leptodictyum riparium*, *Pleurozium schreberi*, 3 вида рода *Plagiothecium* (*P. denticulatum*, *P. laetum*, *P. svalbardense*) и сфагновые мхи (*Sphagnum girgensohnii* и *S. squarrosomum*). По сравнению с флорой Канадской провинции заметно обеднены семейства *Pottiaceae* (нет видов рода *Didymodon*) и *Grimmiaceae* (в роде *Schistidium* только 5 видов против 11). С флорой Сибирской провинции отличий меньше, можно отметить более слабую представленность в Баренцевской провинции рода *Stereodon* (4 вида против 8), а род *Grimmia* представлен 4 видами против 1, что, возможно, обусловлено эдафическими особенностями.

Флора мхов Сибирской провинции (176 видов и 5 внутривидовых таксонов) занимает промежуточное положение между сравниваемыми флорами и, возможно, поэтому в ней меньше всего видов зарегистрированных только для этой провинции — 16 (9.1 %). К ним относятся как виды с вообще довольно редкой встречаемостью (*Bryum elegans*, *Dicranum brevifolium* и *D. leioneuron*), так и распространенные в более южных районах Арктики и редко заходящие в высокие широты (*Abietinella abietina*, *Sphagnum subsecundum*, *S. teres*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Sciuro-hypnum plumosum*). Вероятно, их присутствие можно объяснить тем, что острова Большевик и Октябрьской Революции и мыс Челюскин расположены

⁶ По устному сообщению С. С. Холода этот вид даже на о-ве Врангеля найден только однажды.

в южной полосе зоны полярных пустынь (Матвеева, Заноха, 2006). Только в Сибирской провинции есть *Timmia sibirica* — вид с азиатско-американским ареалом, распространенный в Северной Америке более широко, чем в Азии, поэтому его находка вполне вероятна в Канадской провинции зоны полярных пустынь.

Общими для трех провинций являются 98 видов. Наиболее часто встречаются (в том числе в гербарных образцах) такие биполярные виды с широкой экологической амплитудой, как *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum/inclinatum*, *Hylocomium splendens*, *Orthothecium chryseon*, *Polytrichastrum alpinum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Samonia uncinata*, *Syntrichia ruralis*. Почти повсеместны, но чаще как небольшая примесь, арктомонтанные *Encalypta alpina*, *Myurella jullacea*, *Orthothecium strictum* и *Timmia austriaca*. Довольно постоянный и сходный видовой состав во всех провинциях имеют сообщества сырых местообитаний, в которых обычны *Bryum cryophilum*, *B. pseudotriquetrum*, *Calliergon giganteum*, *Campylium stellatum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Pseudocalliergon brevifolium*, *Scorpidium revolvens*, *Warnstorfia sarmentosa*.

Таблица 9

Основные количественные показатели флоры мхов зоны полярных пустынь
The main quantitative characteristic of moss flora within the polar desert zone

Показатель	Провинция			Зона в целом
	Баренцевская	Сибирская	Канадская	
Число:				
семейств	32	30	29	102
родов	85	81	84	34
видов:				
всего	183 (+ 6)	176 (+ 5)	191 (+ 5)	270 (+ 7)
дифференцирующих	34 (18.6 %)	17 (9.7 %)	37 (19.4 %)	-
Общие виды	98			

Примечание. В скобках — число внутривидовых таксонов.

Таксономический анализ. Список мхов зоны полярных пустынь включает 270 видов и 8 внутривидовых таксонов из 102 родов и 34 семейств (табл. 10). Объем родов и семейств дан в соответствии с системой, принятой для «Списка мхов Восточной Европы и Северной Азии» (Ignatov et al., 2006), которая в основном базируется на классификации, предложенной В. Goffinet, W. R. Buck (2004).

Десять ведущих семейств объединяют 173 вида (64.0 %). Первое место во флоре мхов зоны в целом занимает сем. *Grimmiaceae* (27 видов), второе — *Pottiaceae* (24), третье — *Bryaceae* (19). В Баренцевской провинции лидирует сем. *Grimmiaceae* (17 видов), в Канадской — *Pottiaceae* (22), а в Сибирской — эти семейства разделяют первое и второе места (по 15 видов). Высокое видовое богатство в Канадской провинции сем. *Pottiaceae*, для которого характерны кальцефиты и ксерофиты, очевидно обусловлено эдафическими условиями (широким распространением карбонатных пород). В Баренцевской провинции это семейство занимает 6 место, а первые позиции вслед за сем. *Grimmiaceae* принадлежат *Polytrichaceae* и *Amblystegiaceae*. Высокое положение двух последних семейств в спектре и вхождение в десятку ведущих сем. *Calliergonaceae* отличает флору этой провинции, что отчасти связано с преобладанием сырых местообитаний, например на островах Земли Франца-Иосифа. В целом, спектры, как ведущих семейств, так и родов (табл. 11, 12) флор провинций сходны, а небольшие отличия трудно интерпретировать ввиду недостаточной изученности.

Во флоре Баренцевской провинции несколько богаче, чем в других, представлены роды *Plagiotecium* (4 вида против 2 в Сибирской и 1 в Канадской про-

Таблица 10

Ведущие семейства во флорах мхов зоны полярных пустынь
The leading families in moss floras within the polar desert zone

Семейство	Провинция			Зона в целом
	Баренцевская	Сибирская	Канадская	
<i>Grimmiaceae</i>	1 (17)	1–2 (15)	2 (19)	1 (27)
<i>Pottiaceae</i>	6 (11)	1–2 (15)	1 (22)	2 (24)
<i>Bryaceae</i>	4 (13)	4–5 (12)	3 (16)	3 (19)
<i>Amblystegiaceae</i>	3 (14)	9–11 (8)	5–7 (10)	4–5 (17)
<i>Dicranaceae</i>	9–10 (10)	6–8 (9)	5–7 (10)	4–5 (17)
<i>Polytrichaceae</i>	2 (16)	3 (13)	5–7 (10)	6 (16)
<i>Rhabdoweisiaceae</i>	5 (12)	4–5 (12)	– (7)	7 (15)
<i>Mielichhoferiaceae</i>	7–8 (10)	6–8 (9)	9–10 (8)	8–9 (13)
<i>Mniaceae</i>	– (4)	6–8 (9)	4 (12)	8–9 (13)
<i>Plagiotheciaceae</i>	7–8 (10)	9–11 (8)	9–10 (8)	10 (12)
<i>Brachytheciaceae</i>	10 (7)	– (7)	– (6)	– (10)
<i>Pylaisiaceae</i>	– (4)	9–11 (8)	8 (9)	– (9)
<i>Calliergonaceae</i>	9 (8)	– (6)	– (7)	– (9)
Число видов в 10 ведущих семействах	119 (65.0 %)	110 (62.5 %)	123 (64.4 %)	173 (64.0 %)

Примечание. Здесь и в табл. 11, 12 приведены место во флоре и (в скобках) число видов.

Таблица 11

Ведущие роды во флорах мхов зоны полярных пустынь
The leading genera in moss floras within the polar desert zone

Род	Провинция			Зона в целом
	Баренцевская	Сибирская	Канадская	
<i>Bryum</i>	1 (12)	1 (12)	1 (16)	1 (19)
<i>Schistidium</i>	4 (8)	2–3 (9)	2 (11)	2 (15)
<i>Dicranum</i>	3 (9)	4–5 (8)	4 (8)	3 (14)
<i>Pohlia</i>	2 (10)	2–3 (9)	5 (7)	4 (12)
<i>Stereodon</i>	7–10 (4)	4–5 (8)	3 (9)	5 (9)
<i>Grimmia</i>	7–10 (4)	– (1)	7–10 (4)	6 (7)
<i>Polytrichum</i>	5 (6)	6–7 (5)	7–10 (4)	7–8 (6)
<i>Brachythecium</i>	6–10 (4)	6–7 (5)	7–10 (4)	7–8 (6)
<i>Encalypta</i>	– (3)	8–14 (3)	6 (5)	9–11 (5)
<i>Tortula</i>	– (3)	8–14 (3)	– (3)	– (4)
<i>Plagiothecium</i>	7–11 (4)	– 2	– (1)	9–11 (5)
<i>Warnstorfia</i>	6 (5)	8–14 (3)	– (3)	9–11 (5)
<i>Polytrichastrum</i>	7–10 (4)	8–14 (3)	– (1)	– (4)
<i>Tetraplodon</i>	(1)	8–14 (3)	7–10 (4)	– (4)
Число видов в 10 ведущих родах	65 (35.5 %)	65 (39.9 %)	71 (37.2 %)	98 (36.3 %)
Число родов, представленных одним видом	44	43	44	48

винциях) и *Warnstorfia* (5 видов и по 3 в Сибирской и Канадской провинциях. В Сибирской провинции род *Grimmia* представлен всего одним видом (*G. torquata*) против 4 в двух других. В Канадской провинции больше видов родов *Bryum* (16 против 12) и *Schistidium* (11 против 8 и 9 соответственно). Число родов, представленных одним видом, практически одинаково во всех провинциях.

Сравнение ведущих семейств и родов мхов полярных пустынь Сибирской провинции и тундровой зоны Таймыра позволяет проследить изменение состава и структуры флоры на зональном уровне (табл. 12). Прежде всего, это

проявляется в резком снижении видового богатства ведущих семейств. Так, число видов в сем. *Mniaceae*, занимающем ведущую позицию во флоре тундровой зоны, в полярных пустынях сокращается более, чем в 2 раза (с 23 до 9), в сем. *Bryaceae* — почти вдвое (с 22 до 12). Но самое резкое снижение видового разнообразия в сем. *Sphagnaceae* — более чем 10 раз! (с 22 до 2). В 2 раза уменьшается число видов в семействах *Dicranaceae* (с 18 до 9), *Amblystegiaceae* (с 18 до 8) и *Brachytheciaceae* (с 16 до 7). Снижение видового богатства на родовом уровне прослеживается в родах *Dicranella* (5 против 1) и *Cinclidium* (5 против 2), а некоторых родов, виды которых довольно обычны в тундровой зоне (*Rhytidium rugosum*, *Paludella squarrosa*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), в полярных пустынях уже нет или они очень редки (*Pleurozium schreberi* и *Climacium dendroides*). Обратный тренд, т. е. большее число видов в сравнении с тундровой зоной отмечено только в сем. *Grimmiaceae* (16 против 9) и роде *Schistidium* (9 против 4).

Таблица 12

Сравнение спектров ведущих семейств и родов флор мхов Сибирской провинции зоны полярных пустынь и тундровой зоны Таймыра
Comparison of the leading families and genera of moss floras within the Siberian province of the polar desert zone of and tundra zone of Таймыр

Семейство	Сибирская провинция	Таймыр	Род	Сибирская провинция	Таймыр
<i>Grimmiaceae</i>	1–2 (15)	– (9)	<i>Bryum</i>	1 (12)	2 (21)
<i>Pottiaceae</i>	1–2 (15)	4 (20)	<i>Schistidium</i>	2–3 (9)	– (4)
<i>Polytrichaceae</i>	3 (13)	7–8 (16)	<i>Pohlia</i>	2–3 (9)	3 (14)
<i>Bryaceae</i>	4–5 (12)	2–3 (22)	<i>Dicranum</i>	4–5 (8)	4 (13)
<i>Rhabdoweisiaceae</i>	4–5 (12)	– (11)	<i>Stereodon</i>	4–5 (8)	– (8)
<i>Dicranaceae</i>	6–8 (9)	5–6 (18)	<i>Polytrichum</i>	6–7 (5)	6 (6)
<i>Mielichhoferiaceae</i>	6–8 (9)	9 (14)	<i>Brachythecium</i>	6–7 (5)	5 (9)
<i>Mniaceae</i>	6–8 (9)	1 (23)	<i>Encalypta</i>	8–14 (3)	– (4)
<i>Amblystegiaceae</i>	9–11 (8)	5–6 (18)	<i>Tortula</i>	8–14 (3)	– (3)
<i>Plagiotheciaceae</i>	9–11 (8)	– (10)	<i>Warnstorfia</i>	8–14 (3)	7–11 (5)
<i>Pylaisiaceae</i>	9–11 (8)	10–11 (12)	<i>Polytrichastrum</i>	8–14 (3)	– (4)
<i>Sphagnaceae</i>	– (2)	2–3 (22)	<i>Sphagnum</i>	– (2)	1 (22)
<i>Brachytheciaceae</i>	–	7–8 (16)	<i>Dicranella</i>	– (1)	7–11 (5)
<i>Ditrichaceae</i>	–	10–11 (12)	<i>Cinclidium</i>	– (2)	7–11 (5)
Число видов в 10 ведущих семействах	110 (40.7 %)	171 (58.6 %)	Число видов в 10 ведущих родах	65 (39.9 %)	129 (44.2 %)

Географический анализ проведен с использованием принципа биогеографических координат (Юрцев, 1968; Юрцев, Камелин, 1991), который был применен при анализе флоры мхов о-ва Большевик (Афонина, Матвеева, 2003). При отнесении вида к тому или иному географическому элементу (рис. 32) принят во внимание современный ареал вида с учетом преимущественного распространения. Система широтных элементов согласуется с используемой в отечественной бриологии классификацией А. С. Лазаренко (1956), дополнена предложениями М. Кус (1973а) при анализе флоры о-ва Аксель-Хейберг (Канадский арктический архипелаг) и Н. С. Голубковой (1983) для лишайников Монголии. Для 20 видов определить принадлежность к тому или иному элементу не удалось. В некоторых случаях это связано с неоднозначным пониманием таксонов: так, не все признают самостоятельность таких видов, как *Cratoneuron curvicaule*, *Fissidens viridulus*, *Pseudoleskeella rupestris* и т. д., что затрудняет установление их ареалов. Недавно было пересмотрено систематическое положение некоторых видов, на-

пример, *Dicranum angustum*, *D. flexicaule*, *Grimmia ovalis*, поэтому для уточнения их ареалов необходима более полная ревизия гербарных материалов. Исследования по отдельным систематическим группам, главным образом, основанные на молекулярном анализе, также вносят большие изменения в представление о распространении видов.

Арктический элемент объединяет 32 (11.8 %) вида с преимущественным распространением в Арктике (т. е. на территории к северу от границы леса). Среди них в зоне полярных пустынь часто встречаются *Bryum rutilans*, *Dicranum laevidens*, *Drepanocladus arcticus*, *Hennediella heimii* var. *arctica*, *Pseudocalliergon brevifolium*, *Psilopilum cavifolium*. Вполне вероятно, что таковы ареалы и обычных в Сибирской провинции видов рода *Schistidium* (*S. abrupticostatum*, *S. grandirete*, *S. holmenianum*).

К арктомонтанному элементу отнесены виды, которые встречаются в Арктике и верхних поясах гор более южных широт. В этой самой большой группе 95+3 (35.2 %) наиболее активных видов в сложении растительного покрова полярных пустынь по встречаемости и обилию в сообществах выделяются *Andreaea rupestris* var. *papillosa*, *Aulacomnium turgidum*, *Brachythecium turgidum*, *Bryum cryophilum*, *Dicranum elongatum*, *Hygrohypnella polare*, *Orthothecium chryseon*, *Tomentypnum nitens*, которые нередко доминируют в моховом ярусе.

Виды с широким распространением в нескольких природных зонах (полизоны) отнесены к 3 элементам.

Полизоной гомоарктический элемент представляют 46 видов (17.0 %), среди которых один из самых распространенных в полярных пустынях — *Ditrichum flexicaule*, а также некоторые горные (*Encalypta alpina*, *Plagiopus oederianus*, *Schistidium agassizii*), лесные (*Plagiothecium laetum*), болотные (*Calliergon giganteum*, *Campyllum stellatum*, *Oncophorus wahlenbergii*) и степные (*Grimmia anodon*, *Pseudocrossidium obtusulum*, *Pterygoneurum lamellatum*) виды, встречающиеся в разных зонах северного полушария. Полизоной омнигоарктической объединяет 45+1 (16.7 %) видов, обычных не только во многих зонах северного полушария, но и за его пределами, такие как *Hylocomium splendens*, *Myurella julacea*, *Polytrichastrum alpinum*, *Syntrichia ruralis* и др.

Близок к нему биполярный элемент, включающий 29 видов (10.7 %), которые кроме северного полушария, дизъюнктивно встречаются в южной части

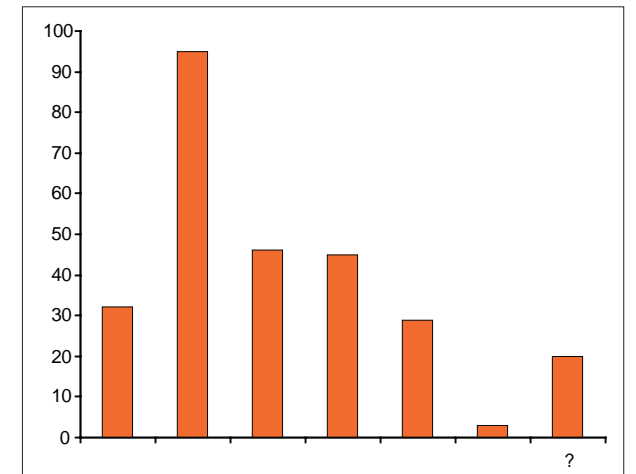


Рис. 32. Распределение видов мхов зоны полярных пустынь по широтным элементам.

По горизонтальной оси — широтный элемент: А — арктический, АМ — арктомонтанный, Б — boreal, ГП — гомоарктический полизонозный, ОП — омнигоарктический полизонозный, К — космополиты, ? — распространение не выяснено; по вертикальной — число видов.

The pattern of polar desert moss species according to the latitudinal elements.

Horizontal axis — latitudinal element: А — arctic, АМ — arctic-montane, Б — boreal, ГП — holarctic polyzonal, ОП — omni-holarctic polyzonal, К — cosmopolitan, ? — the distribution is not clear; vertical axis — number of species.

южного (в Южной Америке, Антарктиде и/или частично в Австралии). В тропиках такие виды отсутствуют на равнинных территориях, но встречаются высоко в горах.

Из космополитов, то есть видов, встречающихся на всех континентах в обоих полушариях, в полярных пустынях известно всего 3 (1 %): *Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Hypnum cupressiforme*.

По долготному распространению флора мхов полярных пустынь предельно однородна. Большинство видов имеет циркум-ареалы: циркумполярные — 124 вида (46 %) и циркумполоизональные — 123 (45.5 %); только 3 вида (1 %) с узким азиатско-американским распространением (*Aulacomnium acuminatum*, *Lyellia aspera*, *Schistidium andreaeopsis*).

Распространение видов по районам и провинциям. В зоне полярных пустынь данные по мхам имеются для 24 районов (табл. 8): для 5 в Канадской провинции, для 12 в Баренцевской и для 7 в Сибирской, которые различаются как по размерам территорий, так и по степени изученности флоры. По некоторым сведениям очень скудные: только 32 вида выявлены на о-ве Амунд-Рингнес в Канадской провинции; по 11–31 видов известно на островах Рудольфа (11), Хейса (26), Визе (31) и Уединения (25) в Баренцевской; 24 вида обнаружены на островах Седова и 4 на о-ве Комсомолец в Сибирской.

Для оценки закономерностей в распространении в пределах зоны виды разделены на 5 групп по встречаемости.

Ча ст о (в 14–21 пунктах) — 26 видов (9.3 % от всей флоры). Не нашлось ни одного вида, который бы встречался во всех 24 изученных районах. По встречаемости виды в этой группе распределены следующим образом: *Pohlia cruda* в 21 пункте; *Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Orthothecium chryseon**, *Polytrichastrum alpinum*, *Sanionia uncinata* и *Syntrichia ruralis* в 20; *Aulacomnium turgidum**, *Bartramia ithyphylla* и *Brachythecium cirrosum* в 19; *Racomitrium lanuginosum** и *Timmia austriaca* в 18; *Bryum rutilans*, *Hymenoloma crispulum*, *Scorpidium revolvens* и *Stereodon revolutus* в 17; *Bryum cryophilum**, *Hygrohypnella polare**, *Hylacomium splendens* и *Myurella julacea* в 16; *Orthothecium strictum*, *Tomentypnum nitens* и *Warnstorfia sarmentosa** в 15; *Ceratodon purpureus* и *Drepanocladus arcticus* в 14. Виды, отмеченные звездочкой нередко образуют чистые или почти чистые протяженные покровы. Другие виды обычно формируют полидоминантные покровы или присутствуют в дерновинках в виде незначительной примеси. Вероятнее всего, все они распространены шире, и их отсутствие в тех или иных регионах — следствие недостаточной изученности и отсутствия полноценных коллекций.

С п о р а д и ч н о (в 5–13 пунктах): 78 видов (+ 5 разновидностей) (28.6 %). В эту большую группу входят распространенные виды, характерные как для сырых местообитаний (*Bryum pseudotriquetrum*, *Cinclidium arcticum*, *Oncophorus virens*, *O. wahlenbergii*, *Pseudocalliergon brevifolium*), где они доминируют или содоминируют в сплошном покрове, так и для открытых дренированных (*Bryum argenteum*, *Ceratodon heterophyllum*, *Encalypta rhaptocarpa*, *Hennediella heimii* var. *arctica*, *Polytrichum piliferum*), где растут в сообществах с несомкнутым покровом.

Р е д к о (в 2–4 пунктах): 87 видов (+ 1 разновидность) (33.3 %) в основном с редкой или спорадической встречаемостью в пределах своих ареалов: большинство видов родов *Schistidium*, *Stereodon*, *Pohlia* (главным образом с выводковыми почками), оба вида рода *Cyrtomnium* (*C. hymenophyllum* и *C. hymenophylloides*), виды сем. *Splachnaceae* (*Splachnum vasculosum*, *Tetraplodon paradoxus*, *T. urceolatus*).

Е д и н и ч н о (в 1 пункте): 79 видов (+ 2 разновидности) (28.9 %). Больше всего таких таксонов в Канадской провинции (34), немногим меньше в Барен-

цевской (32), совсем мало в Сибирской (14). В первой есть редкие кальцефильные *Aloina brevirostris*, *Aulacomnium acuminatum*, *Bryum wrightii*, *Encalypta affinis*, *E. vulgaris*, *Grimmia anodon*, *Gymnostomum aeruginosum* и ксерофильные *Pseudocrossidium obtusulum*, *Pterigoneurum ovatum* и *Stegonia pilifera*. Только в полярных пустынях Канадской провинции выявлены *Funaria arctica* — редкий арктический вид, ареал которого охватывает Гренландию и северную часть Северной Америки (Miller, Miller, 2007), и *Lyellia aspera* с азиатско-американским распространением (Long, 1985; Афонина, 2004в). В Баренцевской провинции из этой группы найдены виды, широко распространенные в тундровой и бореальной зонах и заходящие в высокую Арктику только в европейском секторе: *Climacium dendroides*, *Ochryaera alpestre*, *Plagiopus oederianus*, *Pleurozium schreberi*, виды родов *Plagiothecium*. Возможно, это обусловлено более мягкими, благодаря влиянию Атлантики, климатическими условиями. Характерно для этой провинции и присутствие видов, тяготеющих к кремнистым породам: *Andreaea blyttii*, *A. obovata* и *Grimmia doniana*, *G. elatior*, *G. incurve*. В Сибирской провинции в группе однажды встреченных — виды родов *Dicranum* (*D. brevifolium*, *D. leioneuron*) и *Sphagnum* (*S. subsecundum*, *S. teres*), *Timmia sibirica*, *Grimmia torquata*, что, скорее всего, можно объяснить их вообще спорадическим распространением в пределах ареалов. Нельзя исключить и неоднозначное понимание отдельных таксонов на разных этапах изучения региональных флор: некоторые находки (виды родов *Bryum*, *Dicranum*, *Schistidium*) нуждаются в уточнении. В группу с единичной встречаемостью попали все 4 вида рода *Sphagnum* (*S. gigensohnii*, *S. squarrosum*, *S. subsecundum*, *S. teres*) и 5 — рода *Dicranum* (*D. bonjeanii*, *D. brevifolium*, *D. groenlandicum*, *D. leioneuron*, *D. muehlenbeckii*). В тундровой зоне оба рода не только богаче видами, но несравнимо более значимо и их участие в сложении растительных сообществ. Низкая встречаемость и обилие их видов в зоне полярных пустынь — одна из основных особенностей ее бриофлоры.

Распределение видов в ландшафте и участие в сложении растительного покрова.⁷ В подавляющем большинстве флористических работ данные об активности видов мхов в ландшафте конкретных районов скудны и недостаточно информативны. Лучше всего представление об участии мхов в сложении растительного покрова можно получить из немногих публикаций по растительности с полными геоботаническими описаниями всего спектра местообитаний. И таких работ в пределах зоны полярных пустынь всего 2 — по растительности о-ва Земля Александры в архипелаге Земля Франца-Иосифа (Александрова, 1983) и о-ва Большевик в архипелаге Северная Земля (Матвеева, 2006). Проведенный ниже анализ в основном сделан на основе материалов этих статей с привлечением данных по районам, в которых работала Н. В. Матвеева.

Как во флоре всей зоны полярных пустынь, так и в любом районе, по числу видов мхи занимают второе место после напочвенных лишайников, опережая сосудистые растения и печеночники. Но по проективному покрытию в сообществах — это самый сильный компонент растительности в любом ландшафте зоны. Мхи создают и основную биомассу, и среду обитания для всех остальных видов. При описании растительного покрова зоны полярных пустынь неоднократно отмечалось, что его самая характерная черта — разреженность. В зональных сообществах и большинстве интразональных общее проективное покрытие растений в среднем — 10 %, варьируя от 1 до 20 %. И основная доля в общем покрытии приходится на мхи, которые растут в виде подушек на суглинистых и каменистых

⁷ Раздел написан Н. В. Матвеевой.

грунтах и между камнями на выходах пород; образуют кайму по краю полигонов и заполняют трещины между ними в полигональных сообществах; формируют сплошные покровы на подгорных шлейфах с подтоком талых вод. Однако значимое проективное покрытие (>5%) имеют не более 20 видов. Виды с наибольшей встречаемостью и проективным покрытием в сообществах в разных местообитаниях — одновременно и самые частые в пределах зоны. Так, на о-ве Большевик на приморской равнине в окрестностях бухты Солнечная высокую активность имеют около 25 % видов конкретной флоры (Афонина, Матвеева, 2003; Матвеева, 2006). Два из них — *Aulacomnium turgidum* и *Polytrichastrum alpinum* встречаются почти повсеместно (региональные эвритопные), но в большинстве сообществ их проективное покрытие не превышает 5 %, хотя на водоразделах *Aulacomnium turgidum* доминирует в покрове с покрытием 25–30 %. Остальные виды этой группы растут в широком диапазоне условий, но либо везде с низким обилием (*Ditrichum flexicaule*, *Niphotrichum (Racomitrium) ericoides*, *Orthothecium chryseon*, *Sanionia uncinata*), либо с высоким в каком-то одном типе местообитания: *Hylocomium splendens* — в зональных сообществах; *Hymenoloma crispulum (Dicranoweisia crispula)*, *Andreaea rupestris* и *Schistidium holmenianum* — на каменистых выходах; *Racomitrium lanuginosum* — на песках; *Bryum cryophilum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Scorpidium revolvens* и *Warnstorfia sarmentosa* — в сырых биотопах на горных шлейфах, а последний заполняет днища небольших мелких водоемов; *Pohlia drummondii* — на снежниках; *Bryum cryophilum* и *B. teres* — на территории поселений человека. На плоских поверхностях высокой денудационной равнины на высоте 300 м во внутренних районах острова в трещинах, заполненных моховой дерниной, доминирует *Hygrohypnella (Hygrohypnum) polare*. Он же образует чистые крупные подушки (до 50 см в поперечнике) по берегу р. Гольшева. Непосредственно у края ледника сплошной покров среди крупных камней образует *Polytrichastrum alpinum* (рис. 33, 1) с многочисленными коробочками (лето 2000 г.). Но и остальные виды, перечисленные выше, активны в сложении моховых полос и/или подушек. На древних речных террасах рек Студеная и Лагерная из 60 видов мхов, попавших в геоботанические описания, наиболее часты *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Hylocomium splendens*, *Orthothecium chryseon*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum strictum*, *Niphotrichum ericoides*, *Sanionia uncinata*, *Tomentypnum nitens* (Матвеева, 2006). Уже из этого перечня видно, что в геоморфологически разных ландшафтах наиболее частыми и обильными являются одни и те же виды. Они же входят в состав доминантов разнообразных группировок на Земле Александры (Александрова, 1983), на островах Октябрьской Революции (Ходачек, 1986) и Жохова (Самарский и др., 1997), а также доминируют в зональных сообществах на островах Амунд-Рингнес (Gonzales et al., 2000) и Элlef-Рингнес (Vohnlanthen et al., 2008).

Общее число наиболее массовых видов, доминирующих в сообществах и определяющих облик растительного покрова, в любом районе не превышает 25 % от конкретной флоры. Как по общему распространению в пределах зоны полярных пустынь, так и в пределах любого ландшафта, еще 50 % видов относится к разряду редких и очень редких. Спорадично встречаются остальные 25 %, среди которых одни в целом редкие в зоне и единичные в разных сообществах (*Conostomum tetragonum*, *Oligotricum hercynicum*, *Pogonatum dentatum*), другие приурочены к специфическим биотопам, в которых доминируют в покрове (*Syntrichia ruralis* — на зоогенных биотопах: лемминговинах, птичьих базарах; *Dicranum elongatum* — на торфяных буграх и кормовых столиках хищных птиц). По сравнению с тундровой зоной значительно сужена амплитуда и снижены встречаемость и

обилие *Dicranum spadiceum*, *Hylocomium splendens* и *Tomentypnum nitens*, которые, тем не менее, остаются постоянным компонентом зональных сообществ.

В сообществах с разреженным покровом и полигонально-сетчатой структурой мхи заполняют узкие ложбины между полигонами. Это могут быть монодоминантные покровы, например, из *Aulacomnium turgidum* (рис. 15, 2) или *Racomitrium lanuginosum* (рис. 18, 3). Но чаще — это смесь многих видов, в которой крайне трудно дать оценку их участия. О видовой плотности мхов дают представление число и состав видов на 1 дм² в ложбинках между полигонами в сообществе *Saxifraga platysepala–Poa abbreviata* на древней речной террасе р. Студеной на о-ве Большевик: на одной площадке было отмечено от 3 до 16 видов, т. е. не только в каждой ложбинке, но и на каждом 1 дм² был свой набор видов; на 9 площадках (т. е. на 9 дм²) были найдены 23 из 25 видов, выявленных на пробной площади 25 м² (Матвеева, 2006: табл. 11).

Немногие виды мхов образуют чистые сомкнутые покровы разных цветов, что местами создает красочную мозаику в скудном облике полярных пустынь, таковы серый *Racomitrium lanuginosum* (рис. 17, 3), красный *Bryum cryophilum* (рис. 17, 2), зеленые *B. pseudotriquetrum*, *Grimmia torquata* (рис. 17, 1), черно-коричневый *Andreaea rupestris* и *Schistidium holmenianum*, желтый *Orthothecium strictum*, золотисто-красный *O. chryseon*.

Еще одна особенность формы роста некоторых мхов (*Andreaea rupestris*, *Hymenoloma crispulum (Dicranoweisia crispula)*, *Niphotrichum (Racomitrium) ericoides*, *Racomitrium lanuginosum*, *Schistidium holmenianum*) — формирование изолированных чистых крупных, часто полусферических, подушек (рис. 33), в том числе такими видами, для которых в тундровой зоне это не характерно, например, *Aulacomnium turgidum*, *Ditrichum flexicaule*, *Grimmia torquata*, *Philonotis fontana*, *Oncophorus wahlenbergii* и *Orthothecium chryseon*. Нередко подушки образованы несколькими видами мхов, в которые вкраплены сосудистые растения и лишайники (рис. 33, 9).

Нередко такие подушки, смыкаясь друг с другом, заполняют ложбины между полигонами (рис. 34, 1, 2) или впадины среди камней на выходах коренных и осадочных пород (рис. 13, 2; 34, 3–5) и на днищах временных водотоков, лишенных воды в летнее время (рис. 34, 6)

Многочисленные разноцветные ковры и подушки мхов в сочетании с не менее эффектными полусферическими подушками лишайников (см. далее) и красочными дернистыми особями сосудистых растений (рис. 20) делают скудный покров полярных пустынь намного более красочным, чем в тудрах, где преобладает монотонный зеленый цвет.

Заключение

Для флоры мхов полярных пустынь в настоящее время известно 270 видов и 8 внутривидовых таксонов: 183 (+6) — в Баренцевской провинции, 176 (+5) — в Сибирской и 191 (+5) — в Канадской. По видовому богатству секторальные флоры примерно одинаковы, по таксономическому составу наиболее близки Сибирская и Канадская провинции, несколько отличается Баренцевская. Различия эти обусловлены климатическими и эдафическими (химический состав грунтов) факторами. В Канадской провинции, где распространены карбонатные породы, много ксерофильных и кальцефильных видов, главным образом из сем. *Pottiaceae*. В Баренцевской провинции лучше представлено сем. *Amblysegiaceae*, виды которого, в основном, связаны с сырыми местообитаниями.



Рис. 33. Мхи, образующие чистые скопления и/или подушки.
 1 – *Polytrichastrum alpinum*, 2 – *Aulacomnium turgidum*, 3 – *Racomitrium lanuginosum*, 4 – *Hymenoloma crispulum* (*Dicranoweisia crispula*), 5 – *Ditrichum flexicaule*, 6 – *Grimmia torquata*, 7 – *Philonotis fontana*, 8 – *Orthothecium chryseon*, 9 – многовидовая кочка (более 30 видов сосудистых и споровых). (1, 2, 4, 6, 9 – о-в Большевик; 3, 5 – мыс Челюскин; 7, 8 – о-в Элlef-Рингнес).



Рис. 34. Моховые подушки, заполняющие ложбины между полигонами (1, 2) или впадины среди камней на выходах коренных и осадочных пород (3–5) и на днищах временных водотоков (6).

1, 3 – *Racomitrium lanuginosum*; 2, 4 – *Hymenoloma crispulum* (*Dicranoweisia crispula*); 5 – *Bryum cryophilum*; 6 – смесь мхов (в порядке убывания обилия): *Bryum cryophilum*, *Drepanocladus arcticus* (*Campylium arcticum*), *Orthothecium chryseon*, *Warnstorfia sarmentosa*. (1, 3 – о-в Элллеф-Рингнес; 2, 4–6 – о-в Большевик).

Moss cushions filling troughs between polygons or depressions among stones on bedrock and sedimentary outcrops and on temporary stream bottoms. (1, 3 – Ellef Ringnes Isl.; 2, 4–6 – Bolshevik Isl.)

To the pic. 33. Mosses forming pure mats and/or cushions.
 9 – multi species cushion (more than 30 species of vascular plants and cryptogams). (1, 2, 4, 6, 9 – Bolshevik Isl., 3, 5 – Cape Chelyuskin, 7, 8 – Ellef Ringnes Isl.)

В полярных пустынях по числу видов (270) мхи следуют за лишайниками (321). Их более чем в 2 раза больше, чем сосудистых растений (270 видов против 122). Преобладание видового разнообразия мхов над сосудистыми растениями характерно для полярных пустынь не только в северном полушарии, а в еще большей степени в южном: для Антарктики известно 111 видов + 2 разновидности мхов (Ochyra et al., 2008), а сосудистых растений — всего 2 вида. Столь существенное преимущество связано с большими адаптивными возможностями мхов, включая высокую вегетативную репродуктивность, мелкие размеры растений, что позволяет длительное время переживать неблагоприятные условия в соответствующих экологических нишах. Большинство видов флоры мхов полярных пустынь являются полизональными и биполярными.

Суровые условия полярных пустынь, несомненно, являются причиной снижения видового богатства мхов по сравнению с тундрами. Если в тундровой зоне соотношение мхов и сосудистых растений 1 : 2.5, то полярных пустынях оно обратное — 2.25 : 1. Таким образом этот показатель может быть неплохим критерием для разделения двух зон. Дифференцирует эти зоны и представленность сфагновых мхов: в тундровой сем. *Sphagnaceae* лидирует по числу видов, многие из которых доминируют в растительном покрове; в полярных пустынях (и только в нескольких пунктах в южной части зоны) найдены всего 4 вида сфагновых. В тундровой зоне также значительно полнее представлены семейства *Bryaceae* (22 вида против 12), *Mniaceae* (23 против 9) и *Amblystegiaceae* (18 против 8).

SUMMARY

Data on the composition and distribution of moss for polar desert zone in the circum-polar scale are summarized for the first time. For this purpose, all available literature data were analyzed as well recent treatments of moss collections gathered in different years were taken into consideration. In total 270 moss species and 8 intraspecific taxa are presently known for this territory: 183 (+ 6) in Barents province, 176 (+ 5) — in Siberian and 191 (+ 5) — in Canadian. The species diversity of sectoral floras is approximately equal and according to taxonomic composition Siberian and Canadian provinces are more similar, with somewhat different of Barents one. These differences are due to climatic and edaphic (soil chemistry) factors. In the Canadian province where the climate is more continental and carbonate rocks are rather common, there are many xerophilic and calciphilic species, mainly from family *Pottiaceae*. In the Barents province better represented is family *Amblystegiaceae*, with many species associated with wet habitats. The moss flora of polar deserts is about 2 times poorer than that in tundra zone. Nevertheless, mosses (as lichens and liverworts) keep strong coenotic positions being main component in plant cover. In polar deserts the ratio of mosses and vascular plants is 2.25: 1, while in tundra zone it is almost opposite — 1: 2.5. This index may be a good criterion for the subdivision of these zones. The higher species diversity of mosses compare to vascular plants is associated with high adaptive ability of the group, including their high level of vegetative reproduction and small size of the plant, which allow experiencing the unfavourable conditions for a long time. The majority of moss species in the polar deserts are polyzonal and bipolar. There are changes both in moss species number and their activity in plant cover at the transition from tundra zone to polar deserts. In this respect an excellent example is the family *Sphagnaceae* which in tundra is the leader in number of species, many of which are dominants, while only 4 species are found in few regions within the polar desert zone.

Комментарии

Comments

1. *Sphagnum squarrosum* Crome в пределах полярных пустынь известен только для о-ва Северо-Восточная Земля (Nordkapp) (Berggren, 1875), это самое северное местонахождение вида.

2. *Encalypta rhaptocarpa* var. *actica* (Lindb.) I. Hagen (*E. rhaptocarpa* var. *leptodon* Lindb.), приведенный Л. И. Савич (1936) для островов Земли Франца-Иосифа, D. Horton (1983), относит к числу проблемных таксонов. В целом *E. rhaptocarpa* — очень полиморфный вид, и в крайних условиях у растений отмечается укороченность листьев и коробочки, меняется также степень борозчатости коробочки и степень развития перистома. G. R. Brassard (1971a, b) отмечает, что на севере о-ва Элсмир *E. rhaptocarpa* — наиболее распространенный и обильный вид. В Сибирской провинции и тем более Баренцевской этот вид хотя и не относится к числу редких, но обильным не бывает и обычно растет в относительно сухих местообитаниях в небольшой примеси среди других мхов.

3. *Codriophorus fascicularis* (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra — вид с сильно разорванным ареалом, распространенный в Голарктике, наиболее часто встречается в западной и северной Европе, в Арктику заходит редко. В пределах полярных пустынь обнаружен только на Шпицбергене (Frisvoll, 1983) и на о-ве Большевик (Афонина, Матвеева, 2003). Находки подтвердила Н. Bednarek-Ochyra (2006), недавно ревизовавшая эту систематическую группу.

4. *Grimmia alpestris* (F. Weber et D. Mohr) Schleich. приведен для севера о-ва Элсмир G. R. Brassard (1971b) согласно данным W. C. Steere (1959). Указание нуждается в проверке, вид не известен ни из других частей Канады, ни из других провинций зоны полярных пустынь.

5. *Grimmia elatior* Bals. ex Bals.-Criv. et De Not. в нашем списке приводится для о-ва Северо-Восточная Земля со ссылкой на работу М. Кус (1973), а также на рукопись О. Mårtensson и Н. Persson (цит. по Кус, 1973).

6. *Grimmia ovalis* (Hedw.) Lindb. указывается только для Канадской провинции, на основании карты распространения этого вида в Арктической Канаде (Кус, 1973), на которой показаны несколько местонахождений в самой северо-восточной части о-ва Элсмир по данным N. Bryhn (1906). Но это указание сомнительное, поскольку вокруг *G. ovalis* долгое время существовала номенклатурная путаница (Sayre, 1951) и многие образцы, хранившиеся в гербариях под этим названием, на самом деле относятся к *G. longirostris* (Ignatova, Muñoz, 2004).

7. *Shistidium apocarpum* (Hedw.) Bruch et al. и *S. confertum* (Funck) Bruch et al. приведены Л. И. Савич (1936) для Земли Франца-Иосифа (соответственно острова Гукер и Мак-Клинтока) по сборам В. П. Савича. Раньше существовало представление о широком распространении этих двух видов в Арктике, особенно первого, но проведенная Н. Н. Влом (1996) ревизии комплекса *S. apocarpum* показала, что у *S. apocarpum* амфиатлантический ареал с наиболее широким распространением в Европе преимущественно на равнинной части. *S. confertum* — более редкий вид, в Арктику не заходит, распространен преимущественно в горах южной Европы и в Альпах, в Северной Америке обычен в южной части Скалистых гор. Вероятно, Н. Н. Влом видел дублетные образцы с Земли Франца-Иосифа в гербарии в Стокгольме (S), которые цитируются в работе Л. И. Савич как *S. apocarpum* и *S. confertum*, и отнес их к *S. flexipile*.

8. *Shistidium gracile* (Schwägr.) Limpr. (*S. strictum* (Turner) Loeske ex Mårtensson), вид, который считался обычным в арктических районах, приведен Л. И. Са-

вич (1932) для Земли Франца-Иосифа. В результате монографической обработки Н. Н. Blom (1996) установил, что *S. gracile* — суббореальный вид, распространенный главным образом в Исландии, Великобритании, Скандинавии и единично в Пиренеях, на Мадейре и тихоокеанском побережье Северной Америки. В ходе этой ревизии именно дублетный образец *S. gracile* под номером 425, который цитируется в работе Л. И. Савич для Земли Франца-Иосифа, был отнесен Н. Н. Blom к *S. papillosum*, имеющему широкое распространение в Арктике.

9. *Shistidium apocarpum* приводится Л. И. Савич для о-ва Мак-Клинтока. Один из образцов был переопределен Е. А. Игнатовой как *S. pulchrum* (LE). Пока это — единственное указание вида для полярных пустынь.

10. *Dicranum muehlenbeckii* Bruch et al. согласно А. А. Frisvoll, А. Elvebakk (1996) отсутствует на Шпицбергене, и все указания о его нахождении в архипелаге относятся к *Dicranum acutifolium*.

11. *Dicranum angustum* Lindb. долгое время считался видом, широко распространенным в Арктике. Е. Nyholm (1987) обратила внимание на ошибочность этого представления. Оказалось, что в Арктике в основном представлен *D. laevidens* — вид, близкий к *D. angustum*, но отличающийся от него рядом существенных признаков. Проведенная Е. А. Игнатовой ревизия гербарных материалов по группе видов рода *Dicranum* с трубчато свернутыми листьями, к которой относятся *D. angustum* и *D. laevidens*, показала, что ареал *D. laevidens* охватывает северную часть территории России, включая арктические острова, но вид отсутствует в Карелии и редок на Кольском полуострове. *D. angustum* также распространен на севере от Кольского полуострова до Корякии, но его нет на Чукотке и арктических островах. Следовательно, можно предположить, что указания на нахождение *D. angustum* в полярных пустынях Баренцевской и Сибирской провинции относятся к *D. laevidens*. Нахождение вида в Канадской провинции нуждается в проверке.

12. *Dicranum congestum* Brid. в настоящее время рассматривается как синоним *D. fuscescens*. Трудно сказать, как надо понимать указания в литературных источниках, но, вероятно, часть образцов, определенных ранее как *D. congestum*, относится к *D. flexicaule*.

13. *Cynodontium polycrapon* (Hedw.) Schimp. Согласно А. А. Frisvoll, А. Elvebakk (1996), указание о нахождении на о-ве Северо-Восточная Земля ошибочно, образцы, на основании которых вид приводился для этой территории, относятся к *C. tenellum*.

14. *Oncophorus wahlenbergii* Brid. — довольно обычный вид в тундровой зоне, где нередко доминирует в моховом покрове. В полярных пустынях Канадской провинции известен для островов Элlef-Рингнес и Миен. G. R. Brassard (1971a) отмечает, что на севере о-ва Элсмир этот вид встречается только в наиболее благоприятных местообитаниях и вне зоны полярных пустынь.

15. *Ceratodon heterophyllus* Kindb. Самостоятельность вида признается не всеми бриологами, так, авторы «Списка мхов Европы и Макаронезии» (Hill et al., 2006) не принимают этот вид как самостоятельный таксон. Мотивируется это тем, что все ссылки о его нахождении основаны на образцах без спорофитов, а согласно J. S. Burley, N. M. Pritchard (1990), эти данные не могут быть надежными. На наш взгляд, *C. heterophyllus* хорошо отличается от *C. purpureus* рыхло облиственными стеблями и короткими яйцевидными тупыми листьями с цельными и плоскими краями, поэтому при идентификации арктических коллекций выделение *C. heterophyllus* не вызывало затруднений. Что же касается спорофитов, то в высокоширотной Арктике у мхов они образуются значительно реже, чем в других зонах.

16. *Distichium hagenii* Ryan. приводится для о-ва Северо-Восточная Земля М. Кус (1973) со ссылкой на рукопись О. Mårtensson и Н. Persson.

17. *Tayloria acuminata* Hornsh. указывается для Земли Франца-Иосифа в «Определителе листостебельных мхов Арктики СССР» (Абрамова и др., 1961), без точного местонахождения. Позднее согласно этим данным вид приводится и в других сводках (Савич-Любичкая, Смирнова, 1970; Афонина, Czernyadjeva, 1995). В гербарии материал отсутствует, и уточнить местонахождение не удалось, поэтому это указание остается под вопросом.

18. *Orthotrichum pellucidum* Lindb. А. А. Frisvoll и J. Lewinsky (1981) считают ошибочным указание S. Berggren (1875) этого вида для о-ва Северо-Восточная Земля.

19. *Orthotrichum pylaisii* Brid. приведен для о-ва Северо-Восточная Земля S. Berggren (1875). Это самое северное местонахождение вида подтверждено А. А. Frisvoll и J. Lewinsky (1981).

20. *Bryum nitidulum* Lindb. описан со Шпицбергена. S. O. Lindberg (1867) приводит его для о-ва Северо-Восточная Земля (Brandewijnebay). Но А. А. Frisvoll и А. Elvebakk (1996) считают это указание неопределенным, поскольку ревизия образцов, не позволила внести определенную ясность, а типовой материал находится в плохом состоянии и интерпретация характеристик вида проблематична (Arnell, Mårtensson, 1959).

21. *Bryum pallescens* Schleich. ex Schwägr. Объем этого вида понимается авторами по-разному, поэтому указания, приводимые в сводной таблице, нуждаются в уточнении.

22. *Pohlia andrewsii* A. J. Shaw приведен для о-ва Северо-Восточная Земля А. А. Frisvoll и А. Elvebakk (1996) со ссылкой на А. J. Shaw (1981).

23. *Pohlia annotina* (Hedw.) Lindb. указан для о-ва Северо-Восточная Земля (Berggren, 1875), но А. А. Frisvoll и А. Elvebakk (1996) считают это сомнительным, поскольку S. Berggren отмечает наличие на ризоидах коричневатых выводковых тел. Вид исключен из списка мхов Шпицбергена, поскольку и другие указания для архипелага вызывали сомнения.

24. *Philonotis caespitosa* Jur. Понимание объема вида различается у разных авторов. Последние исследования показали, что за этот вид часто принимают слабые формы *P. fontana* (Koronen et al., 2012). Поэтому указание *P. caespitosa* для Канадской провинции сомнительное и нуждается в проверке.

25. *Plagiothecium berggrenianum* А. А. Frisvoll — арктический вид, сравнительно недавно описанный со Шпицбергена, имеет довольно широкое распространение в Арктике и отмечен во всех провинциях зоны полярных пустынь. Встречается нечасто и растет обычно отдельными стебельками в смешанных моховых дерновинках.

26. *Plagiothecium laetum* Bruch et al. приведен для о-ва Северо-Восточная Земля А. А. Frisvoll (1981) по сборам S. Berggren.

27. *Plagiothecium svalbardense* А. А. Frisvoll, описанный со Шпицбергена, в пределах полярных пустынь известен только для о-ва Северо-Восточная Земля (Frisvoll, 1981).

28. Объем сем. *Brachytheciaceae* и концепция родов, его составляющих, в основном дается согласно М. С. Игнатову и С. Хуттунен (Ignatov, Huttunen, 2002; Huttunen, Ignatov, 2004).

29. *Brachythecium corruscum* I. Hagen приведен по данным S. O. Lindberg (1867) для о-ва Северо-Восточная Земля (Wahlenbergs-bay). Согласно последней обработке рода *Brachythecium* для «Флоры мхов России» (Ignatov, Milyutina,

2010) *B. corruscum* – преимущественно арктический вид, распространенный в приокеанических районах.

30. *Brachythecium salebrosum* F. Weber et D. Mohr. A. A. Frisvoll и A. Elvebakk (1996) исключили из списка мхов архипелага Шпицберген, полагая, что все указания этого вида ошибочны и относятся, главным образом, к *B. turgidum*. Ранее М. Кус (1973b) также высказывал сомнения относительно присутствия на Шпицбергене этого вида. Таким образом, остается пока одно известное местонахождение вида в полярных пустынях – Земля Пири, хотя вполне возможно, что это указание также ошибочно. В последней обработке рода *Brachythecium* для «Флоры мхов России» М. С. Игнатов отмечает, что *B. salebrosum* в Арктике очень редок или отсутствует (Ignatov, Milyutina, 2010).

31. *Sanionia orthothecioides* (Lindb.) Loeske. Указание для о-ва Северо-Восточная Земля как *Hypnum uncinatum* var. *orthothecioides* (Berggren, 1875) подтверждено L. Hedenaes (1989).

32. *Pseudoleskeella rupestris* (Berggr.) Hedenäs et Söderström указан для о-ва Северо-Восточная Земля S. Berggren (1875) как *P. catenulate* var. *rupestris* (*Leskea rupestris* Berggr.). A. A. Frisvoll и A. Elvebakk (1996) установили тоже, что *Hypnum catenulatum*, приводимый S. O. Lindberg (1867), относится к этому виду.

33. *Cratoneuron curvicaule* (Jur.) G. Roth. A. A. Frisvoll и A. Elvebakk (1996) отмечают, что все указания для Шпицбергена не были подтверждены R. Ochyra (1989), поэтому из списка мхов архипелага этот вид исключен.

34. *Cratoneurum filicinum* (Hedw.) Spruce. М. Кус (1970) приводит его для о-ва Миен и отмечает сходство некоторых образцов с *C. curvicaule*.

35. *Hygroamblystegium varium* (Lindb.) Mönk. Указания о нахождении вида в зоне полярных пустынь нуждаются в уточнении, поскольку имела место номенклатурная путаница. В свое время W. C. Steere (1959) описал новый вид *Cratoneuron arcticum* с о-ва Элсмир, который позднее был обнаружен и на Чукотке (Афонина, 1989), но его родовая принадлежность вызывала сомнения. Чукотский образец, который, на мой взгляд, идентичен североамериканским, просмотрел R. Ochyra и предположил, что это может быть *Pseudoleskeella chilensis* (Lor.) Ochyra (Ochyra, 1989). Позднее R. Ochyra (устное сообщение) пришел к выводу, что арктические и антарктические материалы, рассматриваемые как *P. chilensis*, есть ничто иное как *Amblystegium varium*, а в монографии по о-ву Кинг-Джордж он сделал новую комбинацию и привел этот вид для Антарктиды как *Orthotheciella varia* (Hedw.) Ochyra (Ochyra, 1998). Но в последней обработке мхов Антарктики (Ochyra et al., 2008) отмечается, что название *Orthotheciella varia* ошибочно синонимизировано с голарктическим видом *Hygroamblystegium varium* (Hedw.) Mönk., что антарктический вид имеет морфологические отличия и теперь называется *Cratoneuropsis relaxa* (Hook. f. et Wilson) M. Fleisch ex Broth. subsp. *minor* (Wilson et Hook. f.) Ochyra. Что же касается арктических материалов, есть сомнения в правильности отнесения их к *Hygroamblystegium varium*, и возможно, что *Cratoneuron arcticum*, описанный W. C. Steere, – хороший вид. Решить этот вопрос окончательно, возможно, помогут молекулярные исследования.

36. *Hygrohypnum luridum* (Hedw.) Jenn. приведен для о-ва Северо-Восточная Земля A. A. Frisvoll и A. Elvebakk (1996) по данным S. Euroala, A. V. K. Hakala (1977).

Исключенные таксоны

Excluded taxa

Brachytheciastrum collinum (Schleich. ex Müll. Hal.) Ignatov et Huttunen [= *Brachythecium collinum* (Schleich. ex Müll. Hal.) Bruch et al.]. Согласно A. A. Frisvoll и A. Elvebakk (1996) указание S. Lindberg (1867) о нахождении этого вида (как *Hypnum collinum*) на о-ве Северо-Восточная Земля (Murchisonfjoden) ошибочно, материал относится к *Amblystegium serpens*.

Bryoerythrophyllum rubrum (Jur. ex Geh.) P. C. Chen. Указание вида для о-ва Октябрьской Революции (Афонина, 2002) следует считать ошибочным. Е. А. Игнатова обнаружила в образце обоеполюе растения, что характерно для *B. recurvirostrum*.

Bryum weigeli Spreng. Ошибочно указан для о-ва Октябрьская Революция (Северная Земля) (Ходачек, 1986), образец переопределен как *B. pseudotriquetrum*.

Bucklandiella sudetica (Funck) Bednarek-Ochyra et Ochyra – был приведен для северной части о-ва Элсмир (Steere, 1959) как *Racomitrium sudeticum* (Funck) Bruch et al., но G. R. Brassard (1971b) исключил вид из списка, поскольку образец не найден.

Cinclidium stygium Sw. G. R. Brassard (1971b) считает, что указание J. M. Powell (1967) о нахождении этого вида в северной части о-ва Элсмир следует отнести к *Cinclidium arcticum*.

Cynodontium polycrapon (Hedw.) Schimp. Хотя М. Кус (1973b) подтверждает указание S. Berggren (1875) о нахождении этого вида на Северо-Восточной Земле, A. A. Frisvoll и A. Elvebakk (1996) высказывают сомнения по этому поводу и исключают вид из списка мхов Шпицбергена.

Encalypta streptocarpa Hedw. ошибочно указан для мыса Челюскин (Благодатских и др., 1979). Согласно D. Horton (1983) этот вид распространен только в Европе, в Арктике обычно встречается *E. procera*.

Plagiomnium affine (Bland.) T. J. Кор. приведен Л. И. Савич (1936) для Земли Франца-Иосифа как *Mnium affine* var. *integrifolium* Lindb., но позднее было установлено, что большинство указаний этого таксона для Арктики следует отнести к *Plagiomnium ellipticum* (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970).

Orthothecium rufescens (Schwägr.) Bruch et al. ошибочное указание для о-ва Октябрьской Революции (Северная Земля) (Ходачек, 1986), все образцы переопределены как *O. chryseon*.

Pseudocalliergon lycopodioides (Brid.) Hedenäs (= *Drepanocladus lycopodioides* (Brid.) Warnst.) ошибочно указан для о-ва Октябрьской Революции (Северная Земля) (Ходачек, 1986), после критического изучения все образцы отнесены к *Pseudocalliergon brevifolium*. Указания этого вида для северной части о-ва Элсмир (Steere, 1959; Brassard, 1971b) скорее всего также относятся к последнему виду.

Tortula lanceolata R. H. Zander. приводится для Шпицбергена (Северо-Восточная Земля) как *Pottia lanciata* (Hedw.) Müll. Hal. (Dixon, 1924), но уже М. Кус (1973b) высказал сомнение относительно находки этого «термофильного» вида на северном побережье архипелага, а позднее A. A. Frisvoll и A. Elvebakk (1996) поместили *Tortula lanceolata* в список отклоненных видов.

Schistidium apocarpum (Hedw.) Limpr. Ранее этот вид считали широко распространенным и приводили для всех арктических районов. Но в результате ревизии было установлено, что он имеет ограниченный ареал и не заходит в Арктику (Blom, 1996). Материал, определенный ранее как *S. apocarpum*, пересматривается.

Trichostomum arcticum Kaal. (= *T. cuspidatissimum* Cardot et Thér.) ошибочно указан для мыса Челюскин (Благодатских и др., 1979) и для о-ва Октябрьской Революции (Северная Земля) (Ходачек, 1986). Материал пересмотрен и отнесен к *Tortella arctica*.

Основные синонимы

Main synonyms

Amblystegium jungermannioides (Brid.) A. J. E. Sm. = *Platydictya jungermannioides*

Amblystegium riparium (Hedw.) Schimp. = *Leptodictyum riparium*

Amblystegium sprucei (Bruch) Bruch et al. = *Platydictya jungermannioides*

Amblystegium varium (Hedw.) Lindb. = *Hygroamblystegium varium*

Andreaea papillosa Lindb. = *Andreaea rupestris* var. *papillosa*

Andreaea rupestris var. *acuminata* (Bruch et al.) Scharp = *Andreaea rupestris* var. *papillosa*

Anoetangium tenuinerve (Limpr.) Paris = *Molendoa tenuinervis*
Arctoa fulvella var. *anderssonii* (Wich.) Grout = *Arctoa anderssonii*
Barbula ferruginascens Stirt. = *Bryoerythrophyllum ferruginascens*
Barbula icmadophila Schimp. ex Müll. Hal. = *Didymodon icmadophilus*
Barbula recurvirostris (Hedw.) Dixon = *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*
Barbula rigidula (Hedw.) Milde = *Didymodon rigidulus*
Barbula rufa (Lorentz) Jur. = *Didymodon asperifolius*
Bartramia oederi Brid. = *Plagiopus oederianus*
Brachythecium collinum (Schleich. ex Müll. Hal.) Bruch et al. = *Brachytheciastrum collinum*
Brachythecium glaciale Bruch et al. = *Sciuro-hypnum glaciale*
Brachythecium groenlandicum (C. E. O. Jensen) Schljakov = *Brachythecium coruscum*
Brachythecium plumosum (Hedw.) Bruch et al. = *Sciuro-hypnum plumosum*
Brachythecium trachypodium (Brid.) Bruch et al. = *Brachytheciastrum trachypodium*
Bryobrittonia pellucida R. S. Williams = *Bryobrittonia longipes*
Bryum angustirete Kindb. = *Bryum algovicum*
Bryum annotinum Hedw. = *Pohlia annotina*
Bryum crudum (Hedw.) Turner = *Pohlia cruda*
Bryum cucullatum Schwägr. = *Pohlia obtusifolia*
Bryum globosum Lindb. = *Bryum wrightii*
Bryum nutans (Hedw.) Turner = *Pohlia nutans*
Bryum obtusifolium Lindb. = *Bryum cryophilum*
Bryum oeneum Blytt ex Bruch et al. = *Bryum rutilans*
Bryum ovatum Jur. = *Bryum subneodamense*
Bryum pendulum (Hornsch.) Schimp. = *Bryum algovicum*
Bryum pendulum var. *compactum* (Hornsch.) Hartm. = *Bryum algovicum*
Bryum pseudocrispulum (Podp.) L. I. Savicz, nom. illeg. = *Bryum pseudotriquetrum*
Bryum schimperi Müll. Hal. = *Pohlia schimperi*
Bryum stenotrichum Müll. Hal. = *Bryum amblyodon*
Bryum tortifolium Funck ex Brid. = *Bryum cryophilum*
Bryum ventricosum Relh. = *Bryum pseudotriquetrum*
Calliergon sarmentosum (Wahlenb.) Kindb. = *Warnstorfia sarmentosa*
Calliergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Kindb. = *Straminergon stramineum*
Calliergon trifarium (F. Weber et D. Mohr) Kindb. = *Pseudocalliergon trifarium*
Calliergon turgescens (T. Jensen) Kindb. = *Pseudocalliergon turgescens*
Camptothecium nitens (Hedw.) Schimp. = *Tomentypnum nitens*
Camptothecium trichoides Lindb. = *Tomentypnum nitens*
Campyllum arcticum (R. S. Williams) Broth. = *Drepanocladus arcticus*
Campyllum polygamum (Bruch et al.) Lange et C. E. O. Jensen = *Drepanocladus polygamus*
Campyllum zemliae (C. O. E. Jensen) C. E. O. Jensen = *Drepanocladus arcticus*
Catharinae laevigata Brid. = *Psilopilum laevigatum*
Ceratodon purpureus var. *rotundifolius* Berggr. = *Ceratodon heterophyllum*
Cirriphyllum cirrosium (Schwägr.) Grout = *Brachythecium cirrosium*
Conostomum boreale Sw. = *Conostomum tetragonum*
Cratoneuron arcticum Steere = *Hygroamblystegium varium*
Cratoneuron filicinum var. *arcticum* (Steere) Brassard = *Hygroamblystegium varium*
Cratoneuron filicinum var. *curvicaule* (Jur.) Mönk. = *Cratoneuron curvicaule*
Ctenidium procerrimum (Molendo) Lindb. = *Stereodon procerrimum*
Cynodontium virens (Hedw.) Schimp. = *Oncophorus virens*
Desmatodon ellesmerensis Brassard = *Pseudocrossidium obtusum*
Desmatodon heimii var. *arcticus* (Lindb.) H. A. Crum = *Henmediella heimii* var. *arctica*
Desmatodon latifolius (Hedw.) Brid. = *Tortula hoppeana*
Desmatodon leucostoma (R. Br.) Berggr. = *Tortula leucostoma*
Desmatodon obliquus Bruch et al. = *Tortula leucostoma*
Desmatodon suberectus (Hook.) Limpr. = *Tortula leucostoma*
Desmatodon systylius Schimp. = *Tortula systylia*
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Milde = *Hymenoloma crispulum*
Dicranum arcticum Schimp. = *Kiaeria glacialis*
Dicranum fulvellum (Dicks.) Sm. = *Arctoa fulvella*
Didymodon recurvirostris (Hedw.) Jenn. = *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*
Didymodon rufus Lorentz = *Didymodon asperifolius*
Distichium montanum I. Hagen = *Distichium capillaceum*
Drepanocladus latifolius (Lindb. et Arnell) Warnst. = *Pseudocalliergon brevifolium*

Drepanocladus badius (C. Hartm.) G. Roth = *Loeskypnum badium*
Drepanocladus brevifolius (Lindb.) Warnst. = *Pseudocalliergon brevifolium*
Drepanocladus exannulatus (Schimp.) Warnst. = *Warnstorfia exannulata*
Drepanocladus exannulatus var. *tundrae* (Arnell) Warnst. = *Warnstorfia tundrae*
Drepanocladus fluitans (Hedw.) Warnst. = *Warnstorfia fluitans*
Drepanocladus intermedius (Lindb.) Warnst. = *Scorpidium cossonii*
Drepanocladus pseudostramineus (Müll. Hal.) G. Roth = *Warnstorfia pseudostraminea*
Drepanocladus revolvens (Sw. ex anon.) Warnst. = *Scorpidium revolvens*
Drepanocladus tundrae (Arnell) Loeske = *Warnstorfia tundrae*
Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst. = *Sanionia uncinata*
Erythrophyllum rubellum var. *ruberrimum* L. Savicz = *Bryoerythrophyllum ferruginascens*
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn. = *Eurhynchiastrum pulchellum*
Grimmia alpicola Hedw. = *Schistidium agassizii*
Grimmia alpicola var. *latifolia* (J. E. Zetterst.) Limpr. = *Schistidium platyphyllum*
Grimmia apocarpa Hedw. = *Schistidium apocarpum*
Grimmia tenera J. E. Zetterst. = *Schistidium tenerum*
Grimmia tenuicaulis R. S. Williams = *Schistidium tenerum*
Gymnostomum recurvirostrum Hedw. = *Hymenostylium recurvirostrum*
Haplodon wormskjoldii (Hornem.) I. Hagen = *Aplodon wormskjoldii*
Holmgrenia chrysea (Schwägr.) Lindb. = *Orthothecium chryseon*
Holmgrenia stricta (Lorentz) Lorentz = *Orthothecium strictum*
Hygrohypnum alpestre (Hedw.) Loeske = *Ochyraea alpestris*
Hygrohypnum cochlearifolium (Venturi) Broth. = *Ochyraea cochlearifolium*
Hygrohypnum polare (Lindb.) Loeske = *Hygrohypnella polare*
Hypnum apiculatum Thede. = *Myurella tenerima*
Hypnum bambergeri Schimp. = *Stereodon bambergeri*
Hypnum brevifolium Lindb. = *Pseudocalliergon brevifolium*
Hypnum callichroum Brid. = *Stereodon callichroum*
Hypnum catenulatum (Brid. ex Schrad.) Brid. = *Pseudoleskeella catenulata*
Hypnum cirrosium Schwägr. = *Brachythecium cirrosium*
Hypnum collinum Müll. Hal. = *Brachytheciastrum collinum*
Hypnum holmenii Ando = *Stereodon holmenii*
Hypnum hamulosum Bruch et al. = *Stereodon hamulosus*
Hypnum herjedalicum (Schimp.) Lindb. = *Brachythecium cirrosium*
Hypnum julaceum (Schwägr.) Vill. ex Schwägr. = *Myurella julacea*
Hypnum nitens Hedw. = *Tomentypnum nitens*
Hypnum proliferum Hedw. = *Hylocomium splendens*
Hypnum polare Lindb. = *Hygrohypnella polare*
Hypnum procerrimum Molendo = *Stereodon procerrimum*
Hypnum revolutum (Mitt.) Lindb. = *Stereodon revolutus*
Hypnum salebrosium Hoffm. ex F. Weber et D. Mohr = *Brachythecium salebrosium*
Hypnum sarmentosum Wahlenb. = *Warnstorfia sarmentosa*
Hypnum stellatum Hedw. = *Campyllum stellatum*
Hypnum stramineum Dicks ex Brid. = *Straminergon stramineum*
Hypnum subimponens Lesq. = *Stereodon subimponens*
Hypnum turgescens T. Jensen = *Pseudocalliergon turgescens*
Hypnum uncinatum Hedw. = *Sanionia uncinata*
Hypnum uncinatum var. *orthothecioides* (Lindb.) J. E. Zetterst. = *Sanionia orthothecioides*
Hypnum vaucheri Lesq. = *Stereodon vaucheri*
Isopterygium pilchellum (Hedw.) A. Jaeger et Sauerb. = *Isopterygiopsis pulchella*
Leskea chrysea (Schwägr.) Ångstr. = *Orthothecium chryseon*
Leskea rupestris Berggr. = *Pseudoleskeella rupestris*
Leskea sprucei Bruch = *Platydictya jungermanniioides*
Leskea stricta Lindb. = *Orthothecium strictum*
Leskeella nervosa (Brid.) Loeske = *Pseudoleskeella nervosa*
Limprichtia cossonii (Schimp.) L. E. Anderson, H. A. Crum, W. R. Buck = *Scorpidium cossonii*
Limprichtia revolvens (Sw. ex anon.) Loeske = *Scorpidium revolvens*
Meesia trifaria H. A. Crum, Steere et L. E. Andersson = *Meesia triquetra*
Meesia tristicha Bruch = *Meesia triquetra*
Mniobryum albicans (Wahlenb.) Limpr. = *Pohlia wahlenbergii*
Mniobryum wahlenbergii (F. Weber et D. Mohr) Jenn. = *Pohlia wahlenbergii*
Mnium ambiguum H. Müll. = *Mnium lycopodioides*

- Mnium hymenophylloides* Huebener = *Cyrtomnium hymenophylloides*
Mnium orthorrhynchum Müll. Hal. = *Mnium thomsonii*
Mnium rugicum Laurer = *Plagiomnium ellipticum*
Mnium serratum Schrad. ex Brid. = *Mnium marginatum*
Myurella appiculata (Sommerf.) Bruch et al. = *Myurella tenerrima*
Orthotheciella varia (Hedw.) Ochyra = *Hygroamblystegium varium*
Orthotrichum arcticum Schimp. = *Orthotrichum pylaisii*
Orthotrichum killiasii Müll. Hal. = *Orthotrichum speciosum*
Philocrya aspera I. Hagen et C. E. O. Jensen = *Lyellia aspera*
Plagiomnium medium subsp. *curvatum* (Lindb.) T. J. Kop. = *Plagiomnium curvatum*
Plagiothecium pulchellum (Hedw.) Schimp. = *Isopterygiopsis pulchella*
Pogonatum alpinum (Hedw.) Röhl. = *Polytrichastrum alpinum*
Pogonatum capillare (Michx.) Brid. = *Pogonatum dentatum*
Pohlia rutilans (Schimp.) Lindb. = *Pohlia nutans*
Polytrichum alpestre Hoppe = *Polytrichum strictum*
Polytrichum alpinum Hedw. = *Polytrichastrum alpinum*
Polytrichum alpinum var. *septentrionale* (Röhl.) Lindb. = *Polytrichastrum norvegicum*
Polytrichum juniperinum var. *strictum* (Menzies ex Brid.) Röhl. = *Polytrichum strictum*
Polytrichum fragile Bryhn = *Polytrichastrum fragile*
Pottia heimii var. *arctica* Lindb. = *Hennediella heimii* var. *arctica*
Pottia heimii var. *obtusifolia* (Müll. Hal.) I. Hagen = *Hennediella heimii* var. *arctica*
Pottia obtusifolia (R. Br.) Müll. Hal. = *Hennediella heimii* var. *arctica*
Pseudoleskeella nervosa var. *rupestris* (Berggr.) Nyholm = *Pseudoleskeella rupestris*
Pseudostereodon procerrimum (Molendo) M. Fleisch. = *Stereodon procerrimus*
Psilopilum arcticum Brid. = *Psilopilum laevigatum*
Pterygoneurum arcticum Steere = *Pterygoneurum lamellatum*
Racomitrium canescens (Hedw.) Brid. = *Niphotrichum canescens*
Racomitrium canescens var. *ericoides* (Brid.) Hampe = *Niphotrichum ericoides*
Racomitrium canescens subsp. *latifolium* (C. E. O. Jensen) Frisvoll = *Niphotrichum canescens* subsp. *latifolium*
Racomitrium ericoides (Brid.) Brid. = *Niphotrichum ericoides*
Racomitrium fasciculare (Hedw.) Brid. = *Codriophorus fascicularis*
Racomitrium hypnoides Lindb. = *Racomitrium lanuginosum*
Racomitrium panschii (Müll. Hal.) Kindb. = *Niphotrichum panschii*
Racomitrium sudeticum (Funck) Bruch et al. = *Bucklandiella sudetica*
Sanionia nivalis Hedenäs = *Sanionia georgicouncinata*
Sarmentypnum sarmentosum (Wahlenb.) Tuom. et T. J. Kop. = *Warnstorfia sarmentosa*
Schistidium alpicola (Hedw.) Limpr. = *Schistidium agassizii*
Schistidium apocarpum var. *didymontoides* Loeske et L. Savicz = *Schistidium abrupticostatum*
Schistidium rivulare subsp. *latifolium* (J. E. Zetterst.) H. A. Crum et L. E. Anderson = *Schistidium platyphyllum*
Scorpidium turgescens (T. Jensen) Loeske = *Pseudocalliergon turgescens*
Splachnum wormskioldii Hornem. = *Aplodon wormskioldii*
Tetraplodon bryoides Lindb. = *Tetraplodon mnioides*
Tetraplodon bryoides var. *cavifolius* (Schimp.) H. Möller = *Tetraplodon mnioides*
Tetraplodon mnioides var. *paradoxus* (R. Br.) C. E. O. Jensen = *Tetraplodon paradoxus* *Thuidium abietinum* (Hedw.) Schimp. = *Abietinella abietina*
Timmia megapolitana var. *norvegica* Lindb. = *Timmia norvegica*
Tortula euryphylla R. H. Zander = *Tortula hoppeana*
Tortula norvegica (F. Weber) Lindb. = *Syntrichia norvegica*
Tortula ruralis (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb. = *Syntrichia ruralis*
Trichostomum flexicaule (Schwägr.) Bruch et al. = *Ditrichum flexicaule*
Webera annotina (Hedw.) Bruch = *Pohlia annotina*
Webera cruda (Hedw.) Fürnr. = *Pohlia cruda*
Webera gracilis (Bruch et al.) De Not. = *Pohlia drummondii*
Webera nutans Hedw. = *Pohlia nutans*
Webera proligera Kindb. = *Pohlia proligera*
Webera schimperii Schimp. = *Pohlia schimperii*
Webera wahlenbergii A. L. Andrews = *Pohlia wahlenbergii*
Weissia crispula Hedw. = *Hymenoloma crispulum*

ПЕЧЕНОЧНИКИ

LIVERWORTS

Экстремальные условия существования растений в зоне полярных пустынь определяют таксономический состав печеночников и их ценотическую роль в растительных сообществах полярных пустынь. На фоне того, что по сравнению с зоной тундр доля видов сосудистых растений резко падает, видовое богатство мохообразных остается примерно на том же уровне при более весомой ценотической роли. Это относится и к печеночникам (Marchantiophyta) — обычно мало-заметной группе, но в сложении растительного покрова зоны полярных пустынь достаточно важной и даже доминирующей в некоторых типах сообществ. Это — самая древняя группа высших растений с высоким потенциалом к освоению кислых до слабоосновных незаселенных субстратов, что в значительной степени обусловлено особенностями их физиологии и прорастания (Потемкин, 2007). Печеночники имеют слабо развитую нитчатую или пластинчатую протонему, обычно прорастают одиночными побегами и быстро клонируются посредством развития 1–2-клеточных выводковых почек и/или спор или же, как некоторые арктоальпийские виды, формируют систему подземных безлистных столонов (виды сем. *Gymnomitriaceae*) либо прижатых к субстрату плотно облиственных и регулярно латерально ветвящихся побегов (род *Anthelia*), адаптированных к переживанию суровых климатических условий. При этом происходит регулярное воспроизведение спорами, не подавляющееся даже в экстремальных условиях полярных пустынь.

Флора печеночников полярных пустынь исследуется почти 150 лет. За это время понимание многих таксонов претерпело серьезные изменения и повлекло за собой трудности в интерпретации старых указаний, гербарные образцы которых часто недоступны.

Первые данные по печеночникам полярных пустынь привели S. O. Lindberg (1867) и S. Berggren (1875) для Северо-Восточной Земли архипелага Шпицберген. Результаты исследований группы на этом крупном острове обобщены А. А. Frisvoll и А. Elvebakk (1996) и дополнены Н. А. Константиновой и А. Н. Савченко (Konstantinova, Savchenko, 2008, 2012). В настоящее время для Северо-Восточной Земли известно 49 видов.

В полярных пустынях Российской Арктики печеночники впервые собрал лихенолог В. П. Савич в 1930 г. во время экспедиции на ледоколе «Георгий Седов» на островах архипелагов Земля Франца-Иосифа и Северная Земля и о-ве Визе. Определение его коллекций было выполнено Л. И. Савич-Любицкой (Савич, 1936). Во второй половине XX века работы на Земле Франца-Иосифа продолжили В. Д. Александрова и некоторые другие коллекторы. Их коллекции были обработаны А. Л. Жуковой (1973а, б). В названных работах обобщены авторские указания и результаты ревизии печеночников с островов Земля Александры, Огорд, Алджер, Белл, Гукера, Мак-Клинтока, Нортбрук, Рудольфа, Скотт-Келти, Солсбери и Хейса. В настоящей работе эти данные критически проанализированы и обобщены. В 1985 г. И. Н. Сафронова собрала печеночники на островах

Уединения и Визе (Карское море), а в 2011 г. И. Ю. Кирцидели — на островах Хейса и Чамп (Земля Франца-Иосифа), а также на о-ве Визе. В результате обработки этих сборов были выявлены 3 вида, новых для о-ва Хейса, 5 — для о-ва Чамп и 8 — для о-ва Визе (Potemkin, 2014). В 2012 г. С. С. Холод собрал мохообразные на нескольких островах Земли Франца-Иосифа, из которых к настоящему времени удалось определить коллекцию с мыса Флора о-ва Нортбрук. Было выявлено 9 видов печеночников, из которых 7 видов приводятся впервые для острова и 2 вида — для Земли Франца-Иосифа (Чернядьева и др., 2015). В результате обработки сборов И. Н. Сафроновой с о-ва Уединения выявлено 17 видов печеночников (Potemkin, Safronova, 2015). В целом для архипелага в настоящее время известно 39 видов, а для островов Уединения и Визе — соответственно 17 и 10.

Для северной оконечности п-ова Таймыр — мыса Челюскин, где печеночники были собраны в 1974 г. Н. В. Матвеевой (Благодатских и др., 1979; Жукова, 1979) и после посещения этого района в 1981 г. А. Л. Жуковой, известно 34 вида.

На о-ве Октябрьской Революции сборы проводили сотрудники Арктического и Антарктического научно-исследовательского института: в 1977 г. — Г. Г. Агаджанян и в 1985 г. М. В. Гаврило. По результатам обработки коллекций с этого острова А. Д. Потемкин (Potemkin, 2004) привел 17 видов. В 1991 г. И. Н. Сафронова собрала коллекцию мохообразных и лишайников на островах Комсомолец и Большевик (архипелаг Северная Земля). В результате обработки этой коллекции были выявлены 31 вид печеночников для о-ва Большевик и 4 вида для о-ва Комсомолец (Андреев и др., 1993). В 1997, 1998 и в 2000 гг. на о-ве Большевик споровые растения (мохообразные и лишайники) к геоботаническим описаниям собирала Н. В. Матвеева. По результатам этих сборов и обобщения результатов предыдущих исследований для острова известен 51 вид печеночников, включая 1 вид, новый для науки (Potemkin, 2000; Потемкин, Матвеева, 2004).⁸

В Гренландии, где полярные пустыни представлены только в северной части Земли Пири, печеночники изучали скандинавские и американские исследователи, чьи результаты обобщены в работе К. Damsholt (2013), согласно которой для этого района известны 28 видов.

На территориях, относящихся к полярным пустыням в Канадском арктическом архипелаге, печеночники известны только с северной части о-ва Элсмир (Schuster et al., 1959) — 43 вида и с о-ва Эллеф-Рингнес (сборы Н. В. Матвеевой в 2005 г.) — 45 видов (Потемкин, Матвеева, неопубл. данные). В целом для зоны полярных пустынь в пределах архипелага известны 62 вида.

Профессиональные гепатикологи работали только в самой северной части о-ва Элсмир, где в течение целого вегетационного сезона 1955 г. проводил исследование крупнейший гепатиколог современности R. M. Schuster, на Северо-Восточной Земле работала Н. А. Константинова, а на мысе Челюскин — А. Л. Жукова.

Идентификация печеночников из высокоарктических районов в значительной степени базируется на определителях, подготовленных на основании знаний о поведении группы в Арктике в целом. Результаты исследований арктических печеночников отражены во флористико-таксономических обработках флоры этой группы о-ва Элсмир (Schuster et al., 1959) и Гренландии (Schuster, Damsholt, 1974; Schuster, 1988), а также в монографиях «The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian» (Schuster, 1966, 1969, 1974, 1980, 1992a, б) и «The Liverworts of Greenland» (Damsholt, 2013). Отсут-

⁸ В связи с тем, что ряд таксонов в настоящей работе дается в широком смысле, числа видов, приводимых в указанных публикациях, могут незначительно отличаться.

ствии и/или недоступность подобных работ в ранний период флористических исследований печеночников в высоких широтах создавало серьезные трудности при их определении, в том числе и в ходе первого анализа флоры печеночников полярных пустынь Российской Арктики — Земли Франца-Иосифа, выполненного А. Л. Жуковой (1973а, б), что не снижает важнейшего достоинства этой работы — описания и иллюстраций всех видов и внутривидовых таксонов (Жукова, 1973б).

Изучение флоры печеночников полярных пустынь до настоящего времени нельзя считать завершенным, поскольку полнота их выявления в каждом районе, за редким исключением, явно недостаточна. Представленное обобщение имеющихся данных дает представление об уровне разнообразия группы в полярных пустынях.

Данные по циркумполярному распространению печеночников в пределах зоны полярных пустынь основаны на изучении гербарных материалов и литературных источников по трем геоботаническим провинциям (табл. 13).

Обработка материалов выполнена традиционными методами световой микроскопии. Полученные данные проанализированы при помощи программы Microsoft Office Excel 2003. Распределение видов по географическим элементам основано на подходах, обоснованных А. Д. Потемкиным (Потемкин, Матвеева, 2004).

Таблица 13

Изученность печеночников в различных районах зоны полярных пустынь
Knowledge of liverworts in various regions of the polar desert zone

Территория	Число видов	Источник данных
БАРЕНЦЕВСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	65	
<i>Архипелаг Шпицберген</i>		
о-в Северо-Восточная Земля	49	Lindberg, 1867; Berggren, 1875; Frisvoll, Elvebakk, 1996; Konstantinova, Savchenko, 2008, 2012.
<i>Архипелаг Земля Франца-Иосифа</i>		
<i>Острова Карского моря</i>		
о-в Визе	19	Жукова, 1973а, б; Konstantinova, Potemkin, 1996; Potemkin, 2014; Чернядьева и др., 2015.
о-в Уединения	10	Potemkin, 2014.
	17	Potemkin, Safronova, 2015.
СИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	59	
<i>П-ов Таймыр</i>		
мыс Челюскин		Благодатских и др., 1979; Жукова, Матвеева, 2000.
<i>Архипелаг Северная Земля</i>		
о-в Большевик	34	Андреев и др., 1993; Potemkin, 2000; Потемкин, 2004; Потемкин, Матвеева, 2004.
о-в Октябрьской Революции	50	То же
	17	То же
о-в Комсомолец	4	То же
КАНАДСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	64	
<i>Канадский Арктический архипелаг</i>		
о-в Эллеф-Рингнес	62	
	45	Сборы Н. В. Матвеевой в 2005 г., определения А. Д. Потемкина (данные не опубликованы). Schuster et al., 1959.
о-в Элсмир (северная часть)	43	
<i>Гренландия</i>		
Земля Пири (северная часть)	28	Damsholt, 2013.

Номенклатура приведена в основном по работе А. Д. Потемкина и Е. В. Софроновой (2009).

Для обобщения данных по видовому богатству использована широкая концепция вида при трактовке проблематичных в таксонах, часть образцов которых недоступна для проверки, — *Cephalozia bicuspidata* s. l. (incl. *C. ambigua*), *L. ventricosa* s. l. (incl. *L. longiflora* var. *longiflora* sensu Шляков, 1980 non sensu Damsholt, 2002), *Lophozia wenzelii* s. l. (incl. *L. groenlandica*) и *Plagiochila asplenoides* s. l. (incl. *P. arctica* и *P. porelloides*). Указания *Tritomaria scitula* с Земли Франца-Иосифа и мыса Челюскин п-ова Таймыр (Жукова, 1973а, б; Жукова, Матвеева, 2000) остаются пока сомнительными из-за недоступности материалов для критического изучения. Данные по внутривидовым таксонам имеются в следующих работах: по Северной Земле — Андреев и др., 1993; Потемкин, 1999, 2004; по Земле Франца-Иосифа — Жукова, 1973а, б; Konstantinova, Potemkin, 1996; Чернядьева и др., 2015; по островам Карского моря — Potemkin, 2014; Potemkin, Safronova, 2015; по о-ву Элсмир — Schuster et al., 1959.

Исключенные таксоны приведены по N. A. Konstantinova, A. D. Potemkin (1996), по Северо-Восточной Земле — согласно А. А. Frisvoll, A. Elvebakk (1996) с коррективами по N. A. Konstantinova, A. N. Savchenko (2012).

Определение материалов из полярных пустынь проведено с учетом закономерностей изменчивости печеночников, проанализированных и обобщенных А. Д. Потемкиным (Потемкин, 1990; Потемкин, Софронова, 2009).

Анализ флоры

Целью настоящего анализа является демонстрация основных закономерностей, выявленных в ходе сравнения флор. Мы намеренно избегаем детальных флористических сравнений отдельных территорий, во избежание ошибочных интерпретаций, вызванных неполнотой инвентаризации их флор.

На основании обобщения данных для флоры полярных пустынь известно 98 видов, относящихся к 35 родам и 16 семействам (табл. 14). Из них 4 вида из 4 родов и 2 семейств относятся к классу Marchantiopsida и 94 вида из 31 рода и 14 семейств — к классу Jungermanniopsida. Для для Баренцевской провинции известны 65 видов, для Сибирской — 59, для Канадской — 64. Только 30 видов выявлены во всех трех провинциях.

Объективных причин различия таксономического состава печеночников провинций несколько. Большинство печеночников обитают на кислых до слабоосновных субстратах и, как правило, не могут произрастать на основных и ультраосновных. Эта причина, по-видимому, одна из важнейших, обуславливающих бедность флоры группы на о-ве Октябрьской Революции, где, при определении более 120 образцов мохообразных, выявлено только 17 видов печеночников. Разнообразие типов увлажнения субстрата, например, присутствие проточных подгорных болот при соответствующей кислотности субстратов может обуславливать повышение видового разнообразия печеночников. На состав и богатство таксонов оказывают влияние история формирования флор, обусловленная их провинциальным положением, определяющим флорогенетические связи и региональную специфику, а также широтное положение (флоры более южных районов обычно богаче). Размер же территории, нередко являющийся лимитирующим фактором для сосудистых растений, для печеночников не столь важен из-за их более сильной связи с микронизмами, разнообразие которых в значительной

степени и определяет видовое богатство. Действуя вместе, перечисленные факторы обуславливают уровень таксономического разнообразия. Значение их для печеночников может быть отлично от сосудистых растений (ср.: Матвеева, Заноха, 2006), что обусловлено мелкими размерами этих растений и приуроченностью к микронизмам, отчасти нивелирующим «климатический стресс».

Разная степень выявления флоры обусловлена двумя субъективными причинами: полнотой сборов и сложностями определения, вызванными чрезвычайной морфологической пластичностью печеночников в высокой Арктике и их преимущественной стерильностью, ведущей к формированию трудных для идентификации морфотипов.

Сравнение флоры печеночников разных провинций. Результаты анализа флоры в 3 геоботанических провинциях свидетельствуют о наличии в каждой из них специфических видов, отражающих флористические связи провинций с более южными флорами. Специфику Канадской провинции демонстрирует присутствие *Anastrophyllum assimile*, *Apomarsupella revoluta*, *Orthocaulis atlanticus*, выявленных только на о-ве Эллеф-Рингнес, и *Moerckia flotoviana* — на о-ве Элсмир. В Сибирской провинции только на о-ве Большевик найдены *Barbilophozia barbata*, *Orthocaulis cavifolius*, *Scapania curta*, *S. matveyevae*, *S. undulata*; только на мысе Челюскин — единственный арктический вид сем. *Frullaniaceae* — *Frullania subarctica* (как *F. nisquallensis*), преимущественно сибирский вид *Mesoptychia sahlbergii*, а также *Tritomaria exsectiformis*. Своеобразие таксономического состава печеночников Баренцевской провинции на родовом уровне проявляется в находках на Северо-Восточной Земле видов рода *Diplophyllum* (Dumort.) Dumort. и единственного известного из полярных пустынь вида рода *Marchantia* L. — *M. alpestris* как на Северо-Восточной Земле, так и на Земле Франца-Иосифа. Только из этой провинции известны *Barbilophozia hatcheri*, *B. rubescens*, *Cephalozia polystratosa*, *Gymnocolea inflata*, *Lophozia perssonii*, *L. rubrigemma*, *Marsupella boeckii*, *Orthocaulis floerkei*, *Solenostoma* cf. *sphaerocarpum*, *Tritomaria polita*.

Полностью оценить специфику флор отдельных провинций в настоящий момент невозможно, поскольку флора печеночников полярных пустынь требует дальнейших исследований, а близость флор провинций друг к другу обусловлена приполярным расположением исследованных территорий. Есть основания предположить, что при полном выявлении флор провинций их различия будут не столько качественными (присутствию или отсутствию каких-то видов), сколько количественными (разная активность в ландшафте).

Более 90 % видов печеночников полярных пустынь имеют более или менее выраженные циркум-ареалы, в том числе и в более южных широтах. Их нахождение лишь в отдельных секторах высокой Арктики, скорее всего, обусловлено недостаточной изученностью, хотя нельзя исключить и особенности формирования флоры конкретных регионов.

Особенности зонального распространения. Большинство видов относятся к полизональному (46) и арктомонтанному (40) элементам. Собственно арктическими можно считать лишь 12 видов, из которых 10 имеют обширные арктические ареалы, а 2 известны из одного района — *Scapania matveyevae* с о-ва Большевик и *S. perssonii* с о-ва Эллеф-Рингнес.

По сравнению с тундровой зоной флора печеночников полярных пустынь почти в 2.5 раза беднее, в основном из-за более низкого видового и родового разнообразия многовидовых родов и семейств, а также отсутствия большого числа родов, имеющих центры происхождения в тропических широтах (например: *Ascidia* C. Massal., *Lejeunea* Lib., *Porella* L.) и в тундрах представленных 1 видом.

Таблица 14

Распространение печеночников
Distribution of hepatics

в зоне полярных пустынь
within the polar desert zone

Таксон	Геоботаническая					Всего в провинции
	Баренцевская					
	Архипелаг Шпицберген	Архипелаг Земля Франца-Иосифа	Острова Карского моря		Всего в провинции	
о-в Северо-Восточная Земля		о-в Визе	о-в Уединения			
1	2	3	4	5	6	
Aneuraceae	1	.	.	.	1	
<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort.	+	.	.	.	+	
Antheliaceae	1	1	1	1	1	
<i>Anthelia juratzkana</i> (Limpr.) Trevis.	+	+	+	+	+	
Arnelliaceae	.	.	.	1	1	
<i>Arnellia fennica</i> (Gottsche) Lindb.	.	.	.	+	+	
Cephaloziaceae	3	2	1	.	3	
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort. (incl. <i>C. ambigua</i> C. Massal.)	+	+	+	.	+	
<i>C. lunulifolia</i> (Dumort.) Dumort.	
<i>C. pleniceps</i> (Autin) Lindb.	+	+	.	.	+	
<i>Odontoschisma elongatum</i> (Lindb.) A. Evans	
<i>O. macounii</i> (Austin) Underw.	+	.	.	.	+	
Cephaloziellaceae	3	4	2	4	5	
<i>Cephaloziella arctogena</i> (R. M. Schust.) Konstant.	
<i>C. divaricata</i> (Sm.) Schiffn.	.	+	.	+	+	
<i>C. grimsulana</i> (J. B. Jack ex Gottsche et Rabenh.) Lacout.	.	+	+	+	+	
<i>C. polystratosa</i> (R. M. Schust. et Damsh.) Konstant.	+	+	.	.	+	
<i>C. spinigera</i> (Lindb.) Warnst.	
<i>C. uncinata</i> R. M. Schust.	+	.	.	+	+	
<i>C. varians</i> (Gottsche) Steph.	+	+	+	+	+	
Cleveaceae	2	.	.	.	2	
<i>Athalamia hyalina</i> (Sommerf.) S. Hatt.	+	.	.	.	+	
<i>Sauteria alpina</i> (Nees) Nees	+	.	.	.	+	
Frullaniaceae	
<i>Frullania subarctica</i> Vilnet, Borovichev et Bakalin	
Gymnomitriaceae	9	2	.	1	9	
<i>Apomarsupella revoluta</i> R. M. Schust.	
<i>Cryptocolea imbricata</i> R. M. Schust.	+	.	.	.	+	
<i>Gymnomitrium concinnatum</i> (Lightf.) Corda	+	+	.	+	+	
<i>G. corallioides</i> Nees	+	+	.	.	+	
<i>Marsupella apiculata</i> Schiffn	+	.	.	.	+	
<i>M. arctica</i> (Berggr.) Bryhn et Kaal.	+	.	.	.	+	
<i>M. boeckii</i> (Austin) Kaal.	+	.	.	.	+	
<i>M. sprucei</i> (Limpr.) Bernet	+	.	.	.	+	
<i>Prasanthus suecicus</i> (Gottsche) Lindb.	+	.	.	.	+	
<i>Solenostoma cf. sphaerocarpum</i> (Hook.) Steph.	+	.	.	.	+	
<i>S. obovatum</i> (Nees) R. M. Schust. s. l.	

Широтное распространение	провинция									
	Сибирская					Канадская				
	П-ов Таймыр	Архипелаг Северная Земля			Всего в провинции	Канадский арктический архипелаг		Гренландия	Всего в провинции	
Мыс Челюскин	о-в Большевик	о-в Октябрьской Революции	о-в Комсомолец	о-в Элlef-Рингнес		о-в Элсмир (северная часть)	Земля Пири (северная часть)			
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
	1	1	.	.	1	1	1	1	1	
П	+	+	.	.	+	+	+	+	+	
АМ	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
АМ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
АМ	1	1	1	.	1	.	1	1	1	
П	+	+	.	.	+	.	+	+	+	
П	+	.	.	+	
П	+	.	.	.	+	
АМ	.	+	.	.	+	+	+	+	+	
АМ	1	5	2	2	5	5	3	4	6	
АМ	.	+	.	.	+	+	.	.	+	
П	.	+	.	.	+	+	+	+	+	
АМ	.	+	+	+	+	+	+	.	+	
П	
П	
А	1	.	.	.	1	
А	+	.	.	.	+	
П	2	6	1	.	6	6	4	2	7	
П	+	.	.	+	
АМ	+	+	.	+	
АМ	+	+	+	.	+	+	+	+	+	
АМ	+	+	.	.	+	+	+	.	+	
АМ	.	+	.	.	+	
АМ	.	+	.	.	+	.	.	+	+	
АМ	
АМ	
АМ	
АМ	
АМ	+	.	.	+	

Продолжение таблицы 14

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Jungermanniaceae	6	5	3	2	7	4	2	2	.	4	2	6	5	6	
<i>Jungermannia</i> cf. <i>borealis</i> Damsh et Váňa	+	.	.	.	+	AM
<i>J. polaris</i> Lindb.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	AM
<i>J. pumila</i> With.	.	+	.	.	+	+	.	+	П
<i>Mesoptychia badensis</i> (Gottsche ex Rabenh.) L. Söderstr. et Váňa	+	.	+	.	+	+	.	.	.	+	.	+	+	+	П
<i>M. collaris</i> (Nees) L. Söderstr. et Váňa	+	+	+	+	+	+	+	+	П
<i>M. gillmanii</i> (Austin) L. Söderstr. et Váňa	+	+	.	.	+	+	+	+	П
<i>M. heterocolpos</i> (Thed. ex Hartm.) L. Söderstr. et Váňa	+	+	.	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	П
<i>M. sahlbergii</i> (Lindb.) A. Evans	+	.	.	.	+	AM
Marchantiaceae	2	1	.	.	2	1	1	1	
<i>Marchantia alpestris</i> (Nees) Burgeff	+	+	.	.	+	П
<i>Preissia quadrata</i> (Scop.) Nees	+	.	.	.	+	+	+	+	П
Moerckiaceae	1	.	1	
<i>Moerckia hibernica</i> (Hook.) Gottsche	+	.	+	П
Plagiochilaceae	.	1	.	.	1	1	1	.	.	1	1	1	1	1	
<i>Plagiochila asplenoides</i> (L.) Dumort. s. l. (incl. <i>P. porelloides</i> (Torr. ex Nees) Lindenb., <i>P. arctica</i> Bryhn et Kaal.)	.	+	.	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	П
Pseudolepicoleaceae	1	1	.	1	1	1	1	1	.	1	1	1	1	1	
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (L.) Dumort.	+	+	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	П
Ptilidiaceae	1	.	.	.	1	1	1	.	.	1	1	1	.	1	
<i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe	+	.	.	.	+	+	+	.	.	+	+	+	.	+	П
Radulaceae	1	1	.	.	1	
<i>Radula prolifera</i> Arnell	+	+	.	.	+	А
Scapaniaceae	25	22	3	7	31	17	28	9	1	33	23	19	11	31	
<i>Anastrophyllum assimile</i> (Mitt.) Steph.	+	.	.	+	П
<i>Barbilophozia barbata</i> (Schmid. ex Schreb.) Loeske	+	.	.	+	П
<i>B. hatcheri</i> (A. Evans) Loeske	+	.	.	.	+	П
<i>B. rubescens</i> (R. M. Schust. et Damsh.) Kart. et L. Söderstr.	.	+	.	.	+	А
<i>Diplophyllum albicans</i> (L.) Dumort.	+	.	.	.	+	П
<i>D. taxifolium</i> (Wahlenb.) Dumort.	+	.	.	.	+	П
<i>Gymnocolea inflata</i> (Huds.) Dumort. subsp. <i>acutiloba</i> (Schiffn.) R. M. Schust. et Damsh. ex L. Söderstr. et Váňa	.	+	.	.	+	П
<i>Lophozia excisa</i> (Dicks.) Dumort.	+	+	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	П
<i>L. jurensis</i> Müll. Frib.	+	+	+	+	+	+	+	.	+	П
<i>L. pellucida</i> R. M. Schust.	+	.	.	.	+	.	+	.	.	+	.	+	+	+	П
<i>L. perssonii</i> H. Buch et S. W. Arnell	+	.	.	.	+	П
<i>L. polaris</i> (R. M. Schust.) R. M. Schust. et Damsh.	+	+	.	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	А
<i>L. rubrigemma</i> R. M. Schust.	+	+	.	.	+	А
<i>L. savicziae</i> Schljakov	+	.	.	+	AM
<i>L. schusteriana</i> Schljakov	+	.	+	AM
<i>L. sudetica</i> (Nees ex Huebener) Grolle	+	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.	+	.	+	AM
<i>L. ventricosa</i> (Dicks.) Dumort. s. l. (incl. <i>L. longiflora</i> (Nees) Schiffn. var. <i>longiflora</i> sensu Schljakov 1980 non Damsholt 2002)	+	.	.	+	+	+	.	+	П
<i>L. wenzelii</i> (Nees) Steph. (incl. <i>L. groenlandica</i> (Nees) Macoun)	+	+	.	.	+	.	+	.	.	+	П
<i>Orthocaulis atlanticus</i> (Kaal.) H. Buch	+	.	.	+	П
<i>O. cavifolius</i> H. Buch et S. W. Arnell	+	.	.	+	А
<i>O. binsteadii</i> (Kaal.) H. Buch	+	.	.	+	+	.	.	+	AM

Продолжение таблицы 14

1	2	3	4	5	6
<i>O. floerkei</i> (F. Weber et D. Mohr) H. Buch	+	+	.	.	+
<i>O. hyperboreus</i> (R. M. Schust.) Konstant.
<i>O. kunzeanus</i> (Huebener) H. Buch	.	+?	.	.	+?
<i>O. quadrilobus</i> (Lindb.) H. Buch	+	+	.	+	+
<i>Scapania brevicaulis</i> Taylor
<i>S. crassiretis</i> Bryhn
<i>S. curta</i> (Mart.) Dumort.
<i>S. cuspiduligera</i> (Nees) Müll. Frib.
<i>S. gymnostomophila</i> Kaal.	+	+	.	.	+
<i>S. hyperborea</i> Jørg.	+	.	.	.	+
<i>S. kaurinii</i> Ryan	+?	.	.	.	+?
<i>S. ligulifolia</i> (R. M. Schust.) R. M. Schust.	+	+	+	+	+
<i>S. lingulata</i> H. Buch	.	+	.	.	+
<i>S. matveyevae</i> Potemkin
<i>S. mucronata</i> H. Buch subsp. <i>praetervisa</i> (Meyl.) R. M. Schust.
<i>S. obcordata</i> (Berggr.) S. W. Arnell	+	+	.	+	+
<i>S. paludicola</i> Loeske et Müll. Frib.	+	.	.	.	+
<i>S. perssonii</i> R. M. Schust.
<i>S. scandica</i> (Arnell et H. Buch) Macvicar
<i>S. simmonsii</i> Bryhn et Kaal.
<i>S. spitsbergensis</i> (Lindb.) Müll. Frib.	+	+	.	.	+
<i>S. undulata</i> (L.) Dumort.
<i>S. zemliae</i> S. W. Arnell	.	+	.	.	+
<i>Schistochilopsis grandiretis</i> (Lindb. ex Kaal.) Konstant.	.	+	.	.	+
<i>S. hyperarctica</i> (R. M. Schust.) Konstant.
<i>S. opacifolia</i> (Culm. ex Meyl.) Konstant.
<i>Sphenolobus minutus</i> (Schreb.) Berggr.	+	+	.	.	+
<i>Tetralophozia setiformis</i> (Ehrh.) Schljakov	+	+	.	.	+
<i>Tritomaria exsectiformis</i> (Breidl.) Loeske
<i>T. heterophylla</i> R. M. Schust.	.	+	.	.	+
<i>T. polita</i> (Nees) Jørg.	+	.	.	.	+
<i>T. quinqueidentata</i> (Huds.) H. Buch	+	+	+	+	+
<i>T. scitula</i> (Taylor) Jørg.	+	.	.	.	+
Всего:					
видов	54	39	10	17	65
родов	25	17	8	10	32
семейств	10	9	5	7	13

Примечание. А — арктический, АМ — аркто-монтанный, П — полизональный.

Закономерности изменения таксономического состава печеночников с юга на север в пределах зоны полярных пустынь в настоящий момент вряд ли могут быть объяснены должным образом. Различия минералогического состава островов даже в пределах одного архипелага оказывают сильное влияние на богатство и разнообразие состава флоры печеночников. Среди причин, обуславливающих уменьшение таксономического разнообразия, можно назвать краткость вегетационного периода и, вероятно, более высокий уровень ультрафиолетового облучения, а также снижение числа свободных ниш, вызванное кратковременностью освобождения от снега влажных местообитаний и затрудненностью (из-за губительных последствий ветровой эрозии) освоения экотопов, бесснежных в зимнее время.

В связи с неспособностью тундровых видов печеночников успешно проходить полный жизненный цикл с формированием зрелых спорофитов, для поддержа-

7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
.	П
.	+	+	.	+	+	+	+	+	А
+	.	.	.	+	.	+	.	+	П
+	+	+	.	+	+	+	+	+	АМ
+	+	.	.	+	+	.	.	+	П
+	+	.	.	+	+	.	.	+	АМ
.	+	.	.	+	П
.	+	.	+	П
+	+	+	.	+	.	+	+	+	АМ
+	+	.	.	+	А
.	+	.	.	+	А
.	+	.	.	+	П
.	+	.	.	+	А
.	П
+	+	.	.	+	+	+	+	+	АМ
.	АМ
.	+	+	+	+	+	+	.	+	АМ
+	+	.	.	+	.	.	.	+	П
.	+	.	.	+	АМ
.	+	+	+	АМ
.	АМ
+	+	+	.	+	+	+	+	+	П
+?	.	.	.	+?	АМ
34	50	17	4	59	45	43	31	64	
20	22	11	3	22	19	23	16	26	
13	12	7	3	13	10	14	12	14	

ния их высокоарктических популяций важны вегетативное размножение и клонирование. Этим, вероятно, обусловлено преобладание во флоре скапаниевых (53 вида). Клонирование посредством образования столонов и интенсивного ветвления, а также морфо-физиологическая адаптация к произрастанию на подверженных интенсивной инсоляции и ветровой эрозии почвах определяют высокую конкурентоспособность *Gymnomitrium corallioides*, *G. concinnatum* и *Anthelia juratzkana* в сообществах полярных пустынь, что хорошо видно из приведенного ниже анализа.

Распределение видов в ландшафте и участие в сложении растительного покрова. Судить о распределении печеночников в ландшафтах еще труднее, чем об их распространении в пределах зоны полярных пустынь. Фактически только в 4 районах (из 11 исследованных) состав этой группы можно считать выявленным

достаточно полно: Северо-Восточная Земля — 54 вида (Konstantinova, Savchenko, 2008, 2012), о-в Большевик — 50 (Потемкин, Матвеева, 2004), о-в Элlef-Рингнес — 45 (Потемкин, Матвеева, неопубл.), север о-ва Элсмир — 43 (Schuster et al., 1959). Но полноценные данные об их участии в сложении растительного покрова можно получить из геоботанических описаний тех же двух районов, как и в случае со мхами (см. выше). Наиболее детальные сведения имеются для о-ва Большевик (Потемкин, Матвеева, 2004; Матвеева, 2006), по которому и проведен представленный ниже анализ встречаемости, широты экологической амплитуды и обилия видов.

В полярных пустынях по видовому богатству печеночники (98 видов) значительно беднее, чем мхи (270) и напочвенные лишайники (321) и близки к сосудистым растениям (122). Соотношение видового состава печеночников и двух первых групп сходно с таковым в тундрах, в то время как богатство сосудистых растений в тундрах значительно выше. В полярнопустынных ландшафтах (как и в тундровых) подавляющее число печеночников встречается редко. Почти 2/3 из них можно отнести к категории редких, т. е. к видам, встреченным в небольшом обилии в одном или немногих биотопах. Из этого можно сделать вывод, что большинство печеночников имеют узкую экологическую амплитуду. Хотя с уверенностью утверждать это сложно все из-за тех же сомнений по поводу полноты их выявления.

На о-ве Большевик из 50 видов только 12 бывают обильными и даже доминируют в сообществах. Пальму первенства в этом отношении следует отдать *Gymnomitrium coralloides*, который встречается повсеместно: в местах глубокого и до начала августа не тающего снежного покрова на склонах ручьев (рис. 18, 1), на низких водораздельных увалах, на седловинах горных поднятий и плоских сырых суглинистых участках среди камней на выходах гранодиоритов, где образует сплошную корковидную «щеточку» на грунте (рис. 35, 1) на площади в десятки квадратных метров. В зональных полигональных сообществах на суглинистых водораздельных увалах он покрывает пятна грунта. Поражают совместным обитанием видов, в тундрах контрастных по экологическому оптимуму, и сообщества в малоснежных зимой, рано освобождающихся от снега весной и дренированных летом биотопах на сухих песчаных мысах и перегибах водораздельных увалов в долины ручьев, где трещины между полигонами заполнены мхом *Racomitrium lanuginosum*, а поверхность сплошь затянута разными видами печеночников, среди которых доминирует *Gymnomitrium coralloides* (рис. 18, 3; 35, 2). В ряде сообществ этот вид — основной доминант напочвенного покрова, введенный даже в название растительных ассоциаций, в которых наряду с ним обильны напочвенные лишайники (рис. 35). Именно его можно назвать особо активным видом при классификации видов по совокупной характеристике обилие–встречаемость–широта экологической амплитуды по Б. А. Юрцеву (1968).

Вместе с ним часто (и может быть чаще, чем это получилось при определении сборов к описаниям) встречается и *G. concinatum*. В полевых условиях эти виды геоботанику визуально различить сложно, но по числу образцов в коллекции последний попадает реже и бывает менее обильным.

Почти повсеместна и «уплотнитель» растительной дернины *Cephaloziella varians*, пронизывающая и переплетающая моховые подушки и травяные дерновины в самых разнообразных сообществах, особенно в сырых местах: в ручьях и по их мокрым берегам, под тающими снежниками, на горных шлейфах, где образует чистые покровы на грунте и камнях.

Меньшие, но заметные обилие и встречаемость у *Anthelia juratzkana*, особен-

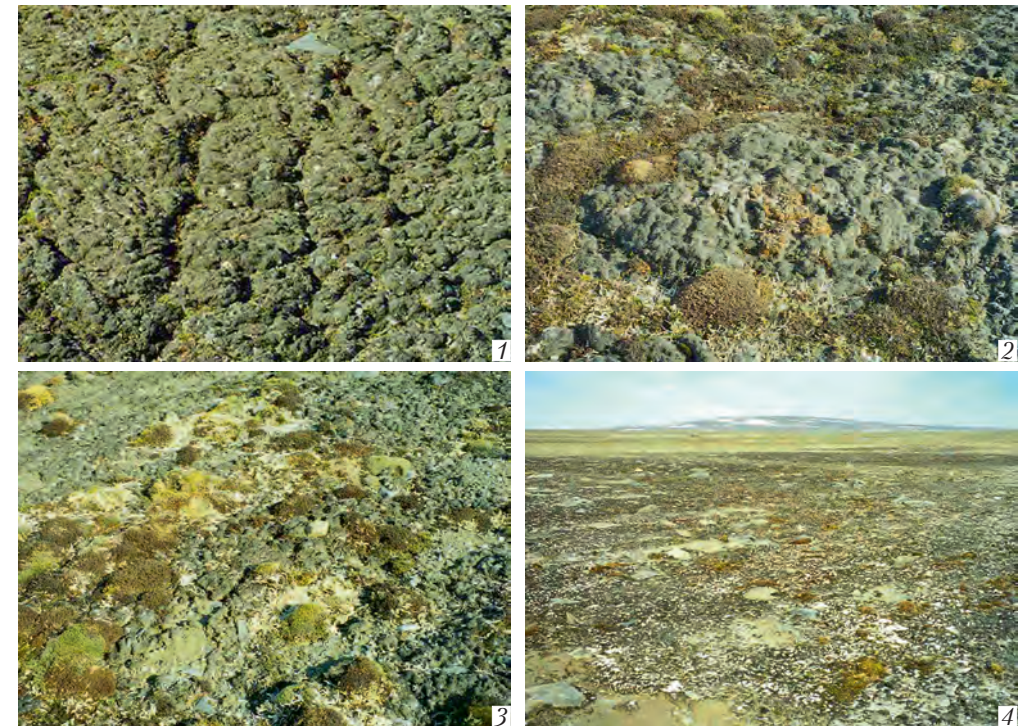


Рис. 35. Сообщества с доминированием *Gymnomitrium coralloides* в напочвенном покрове на о-ве Большевик (Матвеева, 2006).

1 — *Cetrariello delisi*–*Gymnomitrietum coralloidis* Matveyeva 2006, 2 — *Gymnomitrio coralloidis*–*Racomitrietum lanuginosi* Matveyeva 2006, 3 — acc. *Flavocetrario cucullatae*–*Gymnomitrietum coralloidis* Matveyeva 2006, 4 — *Siphulo ceratites*–*Gymnomitrietum coralloidis* Matveyeva 2006.

Communities with dominating *Gymnomitrium coralloides* in the ground layer on Bolshevik Isl. (Matveyeva, 2006).

но в сырых биотопах с текучим грунтом, где она образует небольшие скопления на почве, например, в разреженных нивальных сообществах с доминированием *Phippsia algida* (рис. 22), либо вкраплена в покров *Gymnomitrium coralloides*. Постоянен, хотя и не очень обилён этот вид на сырых подгорных шлейфах с доминированием в верхнем ярусе злака *Dupontia fisheri*, а в напочвенном — печеночников родов *Scapania* и *Lophozia* s. l.

В геоботанических описаниях уже в поле легко фиксируются *Sphenolobus minutus* и *Tritomaria quinqueidentata*, которые редко бывают обильными, но в моховых дернинах встречаются в широком диапазоне условий в разных сообществах на водораздельных увалах, в том числе и в самых дренированных биотопах.

В сырых биотопах на подгорных шлейфах обильны *Lophozia excisa* (растет в виде небольших пучков); *Marsupela arctica* (сплошь покрывает камни и грунт в условиях постоянного подтока воды — рис. 36, 1); *Scapania crassiretis* и *S. simmonsii* (сплошь покрывают почву в сообществах с доминированием в верхнем ярусе *Dupontia fisheri* — рис. 26, 1; 36, 2); *Ptilidium ciliare* (образует небольшие чистые скопления). Последний вид, как редкая примесь, обычен в зональных сообществах на сырых увалах и дренированных песчаных мысах, но в целом его активность значительно ниже, нежели в аналогичных ландшафтах в тундровой зоне. На подгорных шлейфах несколько реже, чем перечисленные виды, встре-

чаются *Aneura pinguis* и *Odontoschisma macounii*. В небольшом обилии в разных типах сообществ растёт *Blepharostoma trichophyllum*.

На Земле Александры сходное распределение имеют *Sphenolobus minutus*, *Blepharostoma trichophyllum* и *Cephaloziella varians*, но значительно реже отмечен *Gymnomitrium corallioides* (Александрова, 1983).



Рис. 36. Сообщества с доминированием печеночников в напочвенном покрове в сообществах на сырых подгорных шлейфах на о-ве Большевик (Матвеева, 2006). 1 — *Marsupela arctica* в асс. *Siphulo ceratites–Marsupelletum arcticae* Matveyeva 2006; 2 — *Scapania crassiretis* и *S. simmonsii* в асс. *Scapanio–Dupontietum fisheri* Matveyeva 2006.

Communities with dominating liverworts in the ground layer in communities on the wet foothill tail on Bolshevik Isl.

На о-ве Эллелф-Рингнес в зональных сообществах на водораздельных увалах растут те же виды, что и на о-ве Большевик, но их обилие ниже (Vohnlanthen et al., 2008). В том числе и *Gymnomitrium corallioides*, обычный на сырых пятнах грунта в зональных сообществах, но протяженных сплошных покровов этого вида мы не видели. На сыром подгорном шлейфе в физиономически похожем сообществе (личное наблюдение Н. В. Матвеевой (2005 г.), но полного описания сделано не было), с доминированием в верхнем ярусе *Dupontia fisheri* и сплошным покровом печеночников в наземном (рис. 12, 3), выявлены те же виды рода *Scapania*, включая доминирующие *S. crassiretis* и *S. simmonsii*.

На о-ве Северо-Восточная Земля на северном берегу фьорда Мурчисона (Murchison) с основным составом пород наиболее часто встречаются кальций-толерантные и кальцефильные виды: *Blepharostoma trichophyllum*, *Cephaloziella varians*, *Jungermannia polaris*, *Orthocaulis quadrilobus* (Konstantinova, Savchenko, 2012).

В сравнении с тундровой зоной снижена активность (обилие+встречаемость+экологическая пластичность) у многих видов печеночников. Особенно заметно меньшее участие *Ptilidium ciliare*, который во всех подзонах тундр является содоминантом в наземном покрове зональных сообществ на всем циркумполярном пространстве. Ниже встречаемость и обилие столь обычных в тундрах *Sphenolobus minutus* и *Tritomaria quinquedentata*, видов рода *Cephalozia*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Печеночники (отдел Marchantiophyta) — древнейшая группа высших растений, характеризующаяся заметной ролью в растительном покрове и флоре полярных пустынь северного полушария, для которой выявлено 98 видов, относящихся к 35 родам, 15 семействам и двум классам — Marchantiopsida и Junger-

manniopsida. Класс Marchantiopsida представлен во флоре полярных пустынь 4 видами и 4 родами из двух семейств *Marchantiaceae* и *Cleveaceae*. Остальные 94 вида, 31 род и 13 семейств относятся к классу Jungermanniopsida. Как наиболее древняя группа наземных организмов печеночники, по-видимому, изначально заселяли минеральный субстрат, таким образом обогащая его органикой и создавая основу для развития на нем других наземных организмов. Именно это они и делают в полярных пустынях. По своей биологии печеночники полярных пустынь не конкуренты, а эксплеренты — т. е. занимают свободные ниши, особенно на обнаженной минеральной почве, в местах долгого лежания снега и на скалах. Сравнительно низкая жизнеспособность протонемы печеночников ограничивает их возможности заселения разнообразных ниш в южных, более насыщенных жизнью биомах. Уже в тундрах таких сплошных покровов печеночников на больших площадях нет.

Флора печеночников полярных пустынь образована в основном видами с циркум-ареалами в более южных широтах. Несмотря на провинциальную дифференциацию их флор в Баренцевской, Сибирской и Канадской провинциях, их географическая структура сходна.

Особенности таксономического состава конкретных флор печеночников полярных пустынь обусловлены химическим и механическим составом субстратов, характером увлажнения, историей формирования флоры, провинциальным и широтным положением территорий.

Флора печеночников полярных пустынь примерно в 2.5 раза беднее флоры тундровой зоны, что связано со снижением видового и родового разнообразия многовидовых родов и семейств, а также отсутствием большого числа родов, имеющих центры происхождения в тропических широтах и представленных во флоре тундровой зоны одним видом.

Уменьшение таксономического разнообразия печеночников при переходе от зоны тундр к полярным пустыням связано с краткостью вегетационного периода и, возможно, с высоким уровнем ультрафиолетового облучения, а также с сокращением числа свободных от снежного покрова ниш на протяжении всего вегетационного периода.

Активность многих видов печеночников и их участие в формировании растительного покрова существенно меняются при переходе от зоны тундр к полярным пустыням. Наибольшую активность в растительных сообществах полярных пустынь проявляют *Gymnomitrium corallioides*, *G. concinatum*, *Anthelia juratzkana*, *Cephaloziella varians* и виды сем. *Scapaniaceae*. Ряд видов, обычных в тундровой зоне (например, *Ptilidium ciliare*, виды рода *Cephalozia* (Dumort.) Dumort., подкласса *Pelliidae* и класса *Marchantiopsida*), редки или отсутствуют в зоне полярных пустынь.

SUMMARY

The paper deals with description of flora of liverworts (Marchantiophyta) of polar desert zone of the northern hemisphere. Liverworts being most ancient land plants play remarkable role in plant cover formation and flora of polar deserts of Northern Hemisphere. Liverworts of polar deserts possess the primary ability to inhabit bare mineral substrates, enrich it by humus and provide the ground for development of the other organisms. The liverworts of polar deserts inhabit free niches on bare soils and rocks. They are considerably more abundant in polar deserts than in tundras. In total 98 liverwort species of 35 genera, 16 families and two classes (Marchantiopsida and Jungermanniopsida) are presently known for the polar deserts. Four species of four genera and two families be-

long to the class Marchantiopsida and 94 species of 14 families and 31 genera to the class Jungermanniopsida. Liverwort flora of the polar deserts is mainly composed of species having circum area distribution in the lower latitudes. Provincial differentiation of liverwort floras of the Barents, Siberian and Canadian provinces is not reflected in their spectra of geographic elements. Peculiarities of taxonomic composition of liverwort local floras of the polar desert zone resulted from chemical and mechanical properties of substrates, their moistening pattern, florogenetic specificity, provincial and latitudinal position of the territories. Liverwort flora of polar deserts is about 2.5 times poorer than their flora in the tundra zone that resulted from lower species and genus diversity and absence of number of genera of southern genesis represented in the flora of tundra zone by one species. The decrease of taxonomic diversity from tundra to polar deserts is connected with the shortness of vegetation period as well as the number of vacant niches free of snow during the whole vegetation period. The impact of high UV-radiation characteristic of high latitudes appears to be significant. Activity of many liverwort species and their role in plant cover formation remarkably change from polar desert to tundra zone. Most abundant are *Gymnomitrium corallioides*, *G. concinatum*, *Anthelia juratzkana*, *Cephaloziella varians* and species of the family *Scapaniaceae* sensu lato. A number of species common in the tundra zone (e. g., *Ptilidium ciliare*, species of the genus *Cephalozia* (Dumort.) Dumort., species of subclass *Pelliidae* and class *Marchantiopsida*) are very rare or absent in the polar deserts.

ИСКЛЮЧЕННЫЕ И СОМНИТЕЛЬНЫЕ ТАКСОНЫ, ИЗБРАННЫЕ СИНОНИМЫ

EXCLUDED AND DOUBTFUL TAXA, SELECTED SYNONYMS

- Anastrophyllum minutum* (Schreb.) R. M. Schust. = *Sphenobolus minutus* (Schreb.) Berggr.
Cephaloziella biloba auct. non (Lindb.) Müll. Frib. — Жукова, 19736 = *C. polystratosa*.
Cephaloziella pearsonii auct. non (Spruce) Douin — Жукова, 19736 — образец утрачен.
 Прочие указания этого вида с территории России как *Sphenobolopsis pearsonii* (Spruce) R. M. Schust. относятся к *Eremonotus myriocarpus* (Carrington) Pearson (Konstantinova, 2001).
Cephaloziella subdentata Warnst. — образец утрачен. Указание, скорее всего, основано на материалах *C. arctogena* (R. M. Schust.) Konstant. или *C. uncinata* R. M. Schust.
Frullania nisquallensis auct. non Sull. = *F. subarctica* Vilnet, Borovichev et Bakalin.
Gymnomitrium obtusum auct. non (Lindb.) Pearson — Жукова, 19736 = *G. corallioides*
Gymnomitrium apiculatum (Schiffn.) Müll. Frib. = *Marsupella apiculata* Schiffn.
Jungermannia crenulata Smith f. *gracillima* auct. non (Smith.) Hook. — Жукова, 1972 = *Jungermannia polaris*.
Leiocolea badensis (Gottsche) Jørg. = *Mesoptychia badensis* (Gottsche ex Rabenh.) L. Söderstr. et Váňa
Leiocolea collaris (Nees) Schljakov = *Mesoptychia collaris* (Nees) L. Söderstr. et Váňa.
Leiocolea gillmanii (Austin) A. Evans = *Mesoptychia gillmanii* (Austin) L. Söderstr. et Váňa.
Leiocolea heterocolpos (Hartm.) M. A. Howe = *Mesoptychia heterocolpos* (Thed. ex Hartm.) L. Söderstr. et Váňa.
Lophozia gillmanii var. *ciliolata* auct. non R. M. Schust. — Жукова, 1973a — указания основано на материалах других видов (Konstantinova, Potemkin, 1996).
Lophozia excisa (Dicks.) Dumort. var. *grandiretis* S. W. Arnell = *L. rubrigemma*.
Odontoschisma denudatum auct. non (Mart.) Dumort. = *O. elongatum*, *O. macounii* (Konstantinova, Potemkin, 1996).
Orthocaulis elongatus auct. non (Lindb.) Evans — Ладыженская, Жукова 1972 — образец утрачен; судя по описанию, определение ошибочное (Konstantinova, Potemkin, 1996).
Scapania calcicola auct. non (Arnell et J. Perss.) Ingham — Жукова, 19736 = *S. ligulifolia*.
Scapania nemorosa (L.) Dumort. — Жукова, 19736 = *S. spitsbergensis*.
Scapania nemorea (L.) Grolle subsp. *crassiretis* (Bryhn) Potemkin = *S. crassiretis* Bryhn.
Tritomaria scitula (Tayl.) Jørg. var. *spinosa* Herzog ex Müll. Frib. = *T. quinqueidentata* f. *gracilis*.

ЦИАНОПРОКАРИОТЫ И ВОДОРОСЛИ

CYANOPROKARYOTES AND ALGAE

Цианопрокариоты (Cyanoprokaryota/Cyanophyta/Cyanobacteria) и эукариотные водоросли — древнейшие фототрофные споровые организмы. Они участвуют в круговоротах кислорода, азота, кремния, фосфора и многих других биогенных элементов в водных и наземных экосистемах. Несмотря на микроскопические размеры, цианопрокариоты и водоросли способны к быстрому размножению и накоплению значительной биомассы. В биогеоценозах полярных и горных экосистем с экстремальными условиями они относятся к основным продуцентам органического вещества, часто доминируют по разнообразию и обилию среди других криптогамных организмов (Еленкин, 1938; Новичкова-Иванова, 1963; Штина, Голлербах, 1976; Metting, 1981; Сдобникова, 1986; Hoffmann, 1989; Broady, 1996; Vincent, 2000; Zakhia et al., 2007).

Цианопрокариоты и водоросли в наземных местообитаниях высоких широт образуют заметные обрастания на поверхности и в толще почвы. В полярных пустынях при сниженной конкуренции со стороны высших растений водорослевые и цианопрокариотные пленки и маты занимают значительные площади. Они заселяют поверхность каменистых субстратов и скальных обнажений, внедряются в трещины (Matthes et al., 2001). Обитание внутри каменистых пород обеспечивает большую защиту от перепадов температур, иссушения и физических внешних воздействий (например, разрушения ветром). Эти группы фототрофных организмов являются первопоселенцами на ледниках и участках обнажающихся морен (Kaštovská et al., 2005, 2007; Turicchia et al., 2005; Давыдов, 2009). Высоко их обилие в моховых синузиях, в увлажненных местообитаниях по берегам озер, ручьев, луж и в зоне брызг водопадов.

Изучение альгофлоры полярных регионов началось в XX веке и осуществлялось в большей степени в окрестностях населенных пунктов и научно-исследовательских станций. В полярных пустынях изученность цианопрокариот и водорослей низка (табл. 15) и неоднородна, что обусловлено труднодоступностью и значительной удаленностью региона исследований. Для большей части территории сведений о видовом разнообразии обеих групп нет.

В Баренцевской провинции альгологические исследования проведены в наземных экосистемах ряда архипелагов, из которых наиболее доступным и, как следствие, самым изученным на сегодняшний день является Шпицберген. Большинство островов этого архипелага расположено в подзоне арктических тундр, где и были осуществлены основные сборы. О. М. Sculberg (1996) составил обобщающий список цианопрокариот и водорослей, включающий 766 таксонов. Однако в этом списке не были учтены материалы, собранные российскими исследователями (Перминова, 1990). В связи с интенсивным развитием в последние десятилетия научных исследований на Шпицбергене сведения о богатстве его альгофлоры значительно пополнились (Zielke et al., 2002, 2005; Давыдов, 2005, 2008, 2009, 2010б; Kaštovská et al., 2005, 2007; Turicchia et al., 2005; Stibal et

al., 2006; Matuła et al., 2007; Королёва и др., 2008; Komárek et al., 2012). Представления о разнообразии цианопрокариот и водорослей полярных пустынь, к которым в архипелаге относятся Северо-Восточная Земля, ограничиваются данными К. Thomasson (1958) по фитопланктону и определениями наземных цианопрокариот, собранных в районе восточного побережья заливов Рийпфиорд и Дувефиорд на Земле Принца Оскара Д. А. Давыдовым (2008, 2010б; Davydov, 2013).

Таблица 15

Изученность цианопрокариоты и эукариотные водоросли в различных районах зоны полярных пустынь
 Knowledge of cyanoprokaryotes and eukaryotic algae in various regions of the polar desert zone

Территория	Число видов	Источник данных
БАРЕНЦЕВСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	182	
<i>Архипелаг Шпицберген</i>	57	Давыдов, 2008, 2010б; Davydov, 2013.
о-в Северо-Восточная Земля		
<i>Архипелаг Земля Франца-Иосифа</i>	136	Косинская, 1933; Ширшов, 1935; Новичкова-Иванова, 1963; Novichkova-Ivanova, 1972.
о-ва Гукера, Земля Александры, Нортбрук, Мак-Клинтока, Скотт-Кельти, Алджер		
<i>Архипелаг Новая Земля</i>	18	Ширшов, 1935.
о-в Северный (от Русской Гавани и севернее)		
<i>Острова Карского моря</i>	9	
о-в Визе	9	Ширшов, 1935.
СИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	73	
<i>Архипелаг Северная Земля</i>	73	
о-в Большевик	73	Андреева, 2002; Патова, Белякова, 2006.
КАНАДСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	140	
<i>Канадский арктический архипелаг</i>	140	
о-в Эллеф-Рингнес	87	Андреева, 2008.
о-в Элсмир (северная оконечность)	54	Elster et al., 1999.

Альгологическим исследованиям на архипелаге Земля Франца-Иосифа посвящено немного работ. Первая из них — публикация О. Borge (1899) по сборам Гарри Фишера, собиравшего пробы в водоемах (экспедиция Джексона — Хармсворта 1894–1897 гг.). Сведения о наземных пресноводных цианопрокариотах и водорослях архипелага приведены в работе Е. К. Косинской (1933), в которой изложены результаты обработки большой коллекции, собранной В. П. Савичем в 1930 г. во время полярной экспедиции Всесоюзного арктического института на ледоколе «Георгий Седов». В статье П. П. Ширшова (1935) об альгофлоре пресноводных водоемов островов Гукера, Нортбрук, Скотт-Кельти, Новая Земля и Визе приведены виды, обитающие в наземных условиях, преимущественно в эфемерных лужах, заболоченных участках и на берегах водоемов. В почвах полярных пустынь эти группы обследованы Л. Н. Новичковой-Ивановой (1963; Novichkova-Ivanova, 1972), которая по сборам В. Д. Александровой описала альгофлору о-ва Земля Александры в северо-западной части архипелага Земля Франца-Иосифа.

Ранние сведения о цианопрокариотах и водорослях архипелага Новая Земля относятся к XIX веку и связаны с именем N. Wille (1879). Альгологические исследования в северной части архипелага проводили И. В. Палибин

(1903), Б. К. Флеров (1925), Е. К. Косинская (по сборам В. П. Савича) (1933), Н. К. Дексбах (цит. по: Ширшов, 1935). Их данные обобщены и дополнены собственными сборами в статье П. П. Ширшова (1935).

С и б и р с к а я п р о в и н ц и я в альгологическом отношении изучена еще слабее. Для более южных территорий, относящихся к тундровой зоне, имеются сведения по почвенным и водным водорослям п-ова Таймыр (Кошелева, Новичкова, 1958; Сдобникова, 1986) и тундровой части Якутии (Флора..., 1991). Информация о цианопрокариотах и почвенных зеленых водорослях полярных пустынь имеется только для о-ва Большевик (архипелаг Северная Земля) (Андреева, 2002; Патова, Белякова, 2006) по сборам Н. В. Матвеевой и О. В. Макаровой, которые работали в его южной части (Матвеева, 2006).

В К а н а д с к о й п р о в и н ц и и достаточно полно исследованы цианопрокариоты и водоросли водоемов. По сведениям S. G. Aiken с соавт. (2007), для Канадского арктического архипелага известно около 800 видов различных таксономических групп. Пресноводные водоросли изучены на островах Элсмир, Уорд Хант, Аксель Хайберг, Девон (Croasdale, 1973; Sheath et al., 1996; Sheath, Muller, 1997; Koivo, Seppala, 1994; Tang et al., 1997; Villeneuve et al., 2001; Antoniadis et al., 2005; Bonilla et al., 2005; Jungblut et al., 2010 и др.), а наземные — на островах Элсмир, Девон, Билот (Henry, Svoboda, 1986; Chapin et al., 1991; Vézina, Vincent, 1997; Elster et al., 1999; Dickson, 2000). В зоне полярных пустынь к настоящему времени изучены только зеленые водоросли о-ва Эллеф-Рингнес (Андреева, 2008). Условно для анализа разнообразия наземных цианопрокариот и водорослей этой провинции были привлечены данные J. Elster с соавт. (1999) по о-ву Элсмир, где авторы брали пробы на гранитном склоне и моренах по вертикальному профилю у тающего ледника. По характеристикам растительности, приведенной в работе, 2 сообщества (номера мест сбора проб 13 и 14) с предельно разреженным покровом (около 1 %) немногих сосудистых растений (*Draba corymbosa*, *D. subcapitata*, *Papaverdahlianum*, *Saxifraga oppositifolia* и др.) можно отнести к полярнопустынным.

Анализ видового разнообразия цианопрокариот и водорослей полярных пустынь северного полушария, обитающих в наземных условиях (на поверхности субстратов, на поверхности и в толще почвы, и ассоциированных со мхами), проведен по всем доступным литературным источникам, а также сборам и определениям авторов.

Идентификация неподвижных одноклеточных и колониальных зеленых водорослей (отдел Chlorophyta, классы Chlamydomphycyceae и Chlorophyceae) проведена В. М. Андреевой в пробах почвы островов Земля Александры (Земля Франца-Иосифа), Большевик (Северная Земля) и Эллеф-Рингнес (Канадский арктический архипелаг), на двух последних образцы были взяты Н. В. Матвеевой.

Анализируя уровень видового и родового разнообразия трех провинций полярных пустынь, необходимо иметь в виду следующее. Если допустить, что взятые пробы почв и грунтов достаточно полно отражают специфику территорий (рельеф, наличие или отсутствие растительности, грунт или хотя бы примитивная почва, степень увлажненности и т. д.), то можно предположить, что альгофлора рассматриваемой группы на каждой из названных территорий выявлена относительно полно. Но не исключено, что она дополнится, если будут учтены не только микро-, но и нанорельеф биотопов. Очень важна и своевременная обработка собранных проб. Идентификация родов почвенных и аэрофильных зеленых микроводорослей относительно проста и доступна в силу того, что они (за небольшим исключением) имеют четкие разграничительные признаки, хорошо

описаны и поэтому сравнительно легко узнаются. А определение видов значительно труднее и не всегда удается, поскольку, как правило, требует использования достаточно трудоемких приемов, большей затраты времени.

Определение видового разнообразия цианопрокариот на Северо-Восточной Земле (Шпицберген) выполнено Д. А. Давыдовым по сборам в двух районах на Земле Принца Оскара: на восточном берегу залива Рийпфиорд и на побережье бухты Иннвика, залива Дувефиорд, где были охвачены все возможные местообитания цианопрокариот. Сборы на восточном берегу залива Рийпфиорд, по всей видимости, не отражают все флористическое разнообразие, так как проведены в течение короткого времени. Цианопрокариоты о-ва Большевик (Северная Земля) идентифицированы Е. Н. Патовой и Р. Н. Беляковой (в пробах Н. В. Матвеевой, О. Л. Макаровой).

Данные по видовому составу и распространению цианопрокариот внесены в базу данных CYANOrго (Мелехин и др., 2013).

Сравнение видового состава цианопрокариот и водорослей разных районов полярных пустынь проведено с использованием коэффициента флористической общности Серенсена – Чекановского (K_{cc}).

Названия известных к настоящему времени таксонов цианопрокариот и водорослей полярных пустынь северного полушария даны (табл. 16) в соответствии со сводкой «Водорості ґрунтів України» (2001) и несколькими определителями (Round et al., 1990; Ettl, Gärtner, 1995; Андреева, 1998; Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; Kusber, Jahn, 2003; Komárek, 2013; и др.). Виды в родах расположены по алфавиту, роды в семействах – по систематическому признаку.

Анализ флоры

Таксономическое богатство. Список почвенных цианопрокариот и водорослей включает 349 видов (49 определены только до рода) из 142 родов, 60 семейств, 6 отделов (табл. 16, 17). По видовому разнообразию лидируют Chlorophyta, на втором месте Cyanoprokaryota, на третьем – Bacillariophyta. Пропорции семейств, родов и видов – 1 : 2.4 : 5.8, что говорит о низкой насыщенности семейств родами и видами (табл. 17). Общий родовой коэффициент – 2.5, и его значения для каждого из отделов указывают на невысокое видовое богатство наземных цианопрокариот и водорослей, что вообще характерно для почв арктических, субарктических и антарктических регионов (Гецен, 1985; Перминова, 1990; Broady, 1996).

По сравнению с другими регионами и мировой флорой видовое богатство цианопрокариот и водорослей наземных местообитаний полярных пустынь невысоко: всего 10 % от числа видов (около 3500) в почвах мира (Водорості ..., 2001) и 29 % – России (около 1200) (Штина и др., 1998; Андреева, 1998, 2007), и почти сопоставимо с альгофлорой лесных фитоценозов – 83 % (420 видов) (Алексахина, Штина, 1984).

Достаточно хорошо исследованы цианопрокариоты и водоросли Антарктиды (Akiyama, 1967; Smith, 1984; Pankow et al., 1991; Vincent et al., 1993; Broady, 1996; Broady, Weinstein, 1998; Cavacini, 2001; Singh et al., 2008; Komárek, Komárek, 2010; и др.). Сообщества этих групп фототрофов Антарктиды и высокой Арктики сходны по видовому составу, таксономической и ценотической структуре. Обобщенные данные для полярных пустынь северного полушария почти сопоставимы с выявленным разнообразием этих групп организмов наземных местообита-

ний Антарктиды с выявленным разнообразием этих групп организмов наземных местообитаний Антарктиды, для которой известно 220 таксонов (Pankow et al., 1991).

Наибольшее число видов цианопрокариот и водорослей выявлено (табл. 16) в наземных условиях для островов Элlef-Рингнес (87 видов), Земля Александры (81) и Большевик (73). Для остальных районов число видов варьирует от 4 до 57. Это сопоставимо с таксономическими списками из разных районов Арктики и Антарктики, содержащими по 4–80 видов (Кошелева, Новичкова, 1958; Akiyama, 1967; Cameron et al., 1978; Сдобникова, 1986; Гецен и др., 1994; Elster et al., 1999), а также с данными по высотным аналогам полярных пустынь на плато Путорана, откуда известно 34 вида неподвижных зеленых водорослей (Андреева, 2005).

Сравнительный анализ распределения цианопрокариот и водорослей по провинциям пока преждевременен, так как в Сибирской и Канадской провинциях они изучены явно недостаточно. К настоящему времени в Баренцевской провинции обнаружено 182 вида, в Канадской – 140 и в Сибирской – 73. Это сопоставимо с данными по альгофлорам арктических тундр: в наземных экосистемах восточной части Шпицбергена (район Хорнсунд) отмечено 150 видов цианопрокариот и водорослей (Matuła et al., 2007), в южной части острова Элсмир – 136 таксонов (Elster et al., 1999).

Основу таксономической структуры альгофлоры полярных пустынь формируют 10 семейств: *Neochloridaceae* (23 вида), *Desmidiaceae* (17), *Phormidiaceae* (16), *Chlorellaceae* (16), *Merismopediaceae* (16), *Pseudanabaenaceae* (15), *Chlorococcaceae* (14), *Microcystaceae* (14), *Palmellopsidaceae* (11) и *Actinochloridaceae* (11) (рис. 37).

Остальные семейства включают 186 видов. Ведущие семейства зеленых водорослей (*Neochloridaceae*, *Chlorellaceae*, *Chlorococcaceae*, *Actinochloridaceae*, *Chlorosarcinaceae* и *Palmellopsidaceae*) представлены почти исключительно видами, обитающими в толще почвы или на поверхности различных субстратов в наземных условиях (кроме *Chlorellaceae* и *Palmellopsidaceae*). В остальных преобладают или присутствуют в небольшом числе роды и виды преимущественно водных местообитаний. Высокое видовое разнообразие семейств *Desmidiaceae* и *Phormidiaceae*, присутствие в списке ведущих семейств *Merismopediaceae* и *Pseudanabaenaceae* подчеркивают арктические черты альгофлоры (Гецен, 1985; Костиков, 1991; Комулайнен, 2004; Патова, 2004; Давыдов, 2010в).

Характерной особенностью высокоширотных флор является большое число одновидовых семейств и родов (Гецен и др., 1994; Ярушина, 2004). Их доля в рассматриваемой совокупности соответственно – 37 и 45 %.

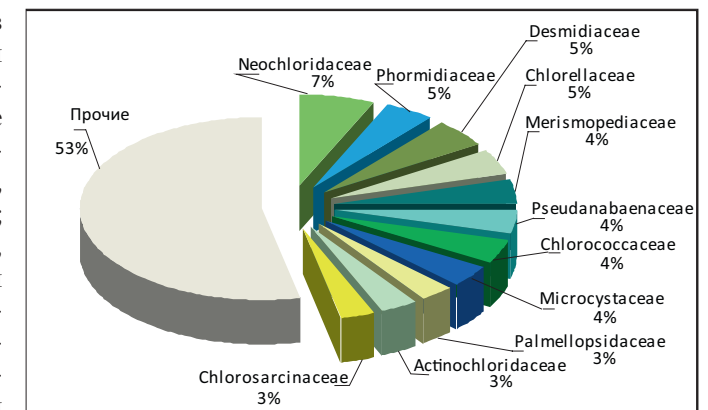


Рис. 37. Соотношение ведущих семейств цианопрокариот и водорослей полярных пустынь по числу видов и внутривидовых таксонов.

The leading families of cyanoprokaryota and algae within the polar desert zone, based upon species and intraspecific taxa numbers.

Таблица 16

Распространение цианопротокарियोтов и водорослей
Distribution of cyanoprokaryotes and algae

в зоне полярных пустынь
within the polar desert zone

Таксон	Геоботаническая						
	Архипелаг Шпицберген	Архипелаг Земля Франца-Иосифа					
		Северо-Восточная Земля	о-в Гукера	о-в Земля Александры	о-в Норт-брук	о-в Мак-Клинтон	о-в Скотт-Кельти
1	2	3	4	5	6	7	8
CYANOPROKARYOTA	57	26	29	4	6	25	1
Chamaesiphonaceae	1
<i>Chamaesiphon polonicus</i> (Rost.) Hansg.	+
Merismopediaceae	3	7	1	.	1	6	.
<i>Aphanocapsa conferta</i> (W. West et G. S. West) Kom.-Legn. et Cronb.	+	.
<i>A. elachista</i> W. West et G. S. West.	.	+	.	.	.	+	.
<i>A. incerta</i> (Lemm.) Cronb. et Komárek	.	+	.	.	.	+	.
<i>A. grevillei</i> (Hass.) Rabenh.	+
<i>A. muscicola</i> (Menegh.) Wille	+
<i>A. testacea</i> Näg.	+
<i>Aphanocapsa</i> sp.
<i>Eucapsis alpina</i> Clem. et Shantz	.	+	.	.	.	+	.
<i>E. minor</i> (Skuja) Elenk.	.	.	+
<i>Merismopedia arctica</i> (Kosinsk.) Komárek et Anagn.	.	+	.	.	.	+	.
<i>M. glauca</i> (Ehrenb.) Kütz.	.	+	.	.	+	+	.
<i>M. punctata</i> Meyen	.	+
<i>M. thermalis</i> Kütz.	.	+
<i>M. tenuissima</i> Lemm.
<i>Synechocystis crassa</i> Voronich.
Synechococcaceae	1	.	1
<i>Anathece minutissima</i> (W. West) Komárek et al.	.	.	+
<i>A. saxicola</i> Näg.
<i>Rhabdoderma irregulare</i> (Naum.) Geitl.
<i>Synechococcus elongatus</i> (Näg.) Näg.	+
<i>Synechococcus</i> sp. 1
<i>Synechococcus</i> sp. 2
<i>Synechococcus</i> sp. 3
Pseudanabaenaceae	5	.	5	.	.	2	.
<i>Geitlerinema splendidum</i> (Grev.) Anagn.	+	.
<i>Geitlerinema</i> sp.
<i>Jaaginema pseudogeminatum</i> (Schmid) Anagn. et Komárek	+	.	+
<i>Leptolyngbia aeruginea</i> (Kütz. ex Hansg.) Komárek	+
<i>L. boryana</i> (Gom.) Anagn. et Komárek
<i>L. foveolarum</i> (Mont. ex Gom.) Anagn. et Komárek	.	.	+
<i>L. gelatinosa</i> (Voronich.) Anagn. et Komárek
<i>L. gracillima</i> (Zopf ex Hansg.) Anagn. et Komárek*	+	.	+
<i>L. nostocorum</i> (Born. ex Gom.) Anagn. et Komárek	.	.	+
<i>L. notata</i> (Schmidle) Anagn. et Komárek	+

Цевская	провинция							Географический элемент		Жизненная форма
	Сибирская			Канадская						
	Архипелаг Новая Земля	Острова Карского моря	Всего в провинции	Архипелаг Северная Земля	Всего в провинции	Канадский арктический архипелаг		Широтный	Долготный	
о-в Северный (4 пункта в северной части)	о-в Визе	о-в Большевик	о-в Эллен-Рингнес	о-в Элсмир (северная часть)	Всего в провинции					
9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
10	4	108	39	39	.	29	29			
.	.	1	-	-	-
.	.	+	-	-	-
4	.	13	3	3	.	1	1			
.	.	+	-	-	-
.	.	+	+	+	.	.	.	К	К	С
.	.	+	К	К	hydr.
.	.	+	+	+	.	.	.	АБ, БП	Ц	С
.	.	+	АБ	ЕА	С
.	.	+	+	-	-	-
.	.	+	-	-	-
.	.	+	А	Ц	hydr.
.	.	+	-	-	-
+	.	+	К	К	hydr.
+	.	+	К	К	hydr.
+	.	+	-	-	-
+	.	+	К	К	hydr.
.	.	.	+	+	.	.	.	Б	ЕА	Х
.	.	+	Б	Е	hydr.
.	.	.	.	+	+	.	.	АБ, БП	Ц	С
.	К	К	hydr.
.	Б	Ц	amph.
.	-	-	-
.	-	-	-
.	-	-	-
.	-	-	-
.	К	К	amph.
.	-	-	-
.	АБ, БП	Ц	Р
.	-	-	-
.	К	К	PF
.	К	К	PF
.	-	-	hydr.
.	АБ	ЕА	Р
.	К	К	Р
.	АБМ, БП	Ц	Р

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>L. tenuis</i> (Gom.) Anagn. et Komárek	.	.	+
<i>Leptolyngbya</i> sp. 1
<i>Leptolyngbya</i> sp. 2
<i>Planktolyngbya limnetica</i> (Lemm.) Kom.-Legn. et Cronb.
<i>Pseudanabaena frigida</i> (Fritsch) Anagn.	+	+	.
Schizotrichaceae	2	.	1
<i>Schizothrix arenaria</i> (Berk.) Gom.	+
<i>Schizothrix</i> sp.
<i>Trichocoleus sociatus</i> (W. West et G. S. West) Anagn.	+
<i>T. tenerrimus</i> (Gom.) Anagn. *	.	.	+
Chroococcaceae	8	4	.	.	2	4	.
<i>Chroococcus cohaerens</i> (Bréb.) Näg.	+
<i>C. dispersus</i> (Keissl.) Lemm.	.	+	.	.	.	+	.
<i>C. minutus</i> (Kütz.) Näg.	+	+	.	.	+	+	.
<i>C. pallidus</i> (Näg.) Näg.	+
<i>C. spelaeus</i> Erceg.	+
<i>C. turgidus</i> (Kütz.) Näg.	+	+	.	.	+	+	.
<i>C. varius</i> A. Braun	+
<i>Chroococcus</i> sp. 1
<i>Chroococcus</i> sp. 2
<i>Chroococcus</i> sp. 3
<i>Chroococcus</i> sp. 4
<i>Cyanosarcina</i> sp.
<i>Gloeocapsopsis magma</i> (Bréb.) Komárek et Anagn.	+
<i>Limnococcus limneticus</i> (Lemm.) Komárková et al. *	+	+	.	.	.	+	.
Cyanobacteriaceae	4	3	1	.	1	3	.
<i>Aphanothece caldariorum</i> Richt.	+
<i>A. castagnei</i> (Bréb.) Rabenh.	+	+	.	.	+	+	.
<i>A. microscopica</i> Näg.	.	.	+
<i>A. saxicola</i> Näg.	+
<i>Cyanothece aeruginosa</i> (Näg.) Komárek	+	+	.	.	.	+	.
<i>C. major</i> (Schröt.) Komárek	.	+	.	.	.	+	.
<i>Gloeothece rupestris</i> (Lyngb.) Born.
<i>Gloeothece</i> sp. 1
<i>Gloeothece</i> sp. 2
<i>Gloeothece</i> sp. 3
Entophysalidaceae
<i>Chlorogloea</i> sp.
Gomphosphaeriaceae	1	2	.	3	1	2	.
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Näg.	.	+	.	.	.	+	.
<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kütz.
<i>Snowella lacustris</i> (Chodat) Komárek et Hindák	+
<i>Woronichinia compacta</i> (Lemm.) Komárek et Hindák	.	+	.	.	+	+	.
<i>W. naegeliana</i> (Unger) Elenk.	.	.	.	+	.	.	.
Microcystaceae	11	2	1
<i>Gloeocapsa alpina</i> (Näg.) Brand	+	+
<i>G. atrata</i> Kütz.	+
<i>G. biformis</i> Erceg.	+
<i>G. compacta</i> Kütz.
<i>G. fusco-lutea</i> (Näg.) Kütz.	+
<i>G. kuetzingiana</i> Näg.	+

9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
.	.	+	—	—	—
.	+	+	—	—	—
.	+	+	—	—	—
.	+	+	К	К	hydr., F
.	.	+	+	+	.	.	.	К	К	hydr.
.	.	3	1	—	—	—
.	.	+	—	—	—
.	.	+	—	—	—
.	.	+	К	К	М
1	.	10	3	3	.	5	5	АБМ, БП	Ц	С
.	.	+	К	К	—
.	.	+	АБМ, БП	Ц	С
.	.	+	+	+	.	.	.	Б	Ц	С
.	.	+	—	—	—
+	.	+	+	+	.	.	.	К	К	С
.	.	+	—	—	—
.	+	+	—	—	—
.	+	+	—	—	—
.	+	+	—	—	—
.	.	+	+	+	.	.	.	АМ	Ц	С
.	.	+	К	К	hydr.
1	.	6	2	2	.	4	4	—	—	—
.	.	+	К	К	—
.	.	+	+	+	.	.	.	АБ	ЕА	С
.	.	+	—	—	—
.	.	+	.	.	.	+	+	АМ, БП	Ц	ChF
+	.	+	АМ, БП	Ц	ChF
.	.	.	+	+	.	.	.	К	К	С
.	—	—	—
.	—	—	—
.	—	—	—
.	+	+	—	—	—
.	+	+	—	—	—
.	1	1	—	—	—
.	—	—	—
2	.	5	К	К	hydr.
.	.	+	Б, БП	Ц	hydr.
.	.	+	К	К	hydr.
.	.	+	—	—	—
+	.	+	АБ	Ц	hydr.
.	.	12	3	3	.	1	1	—	—	—
.	.	+	+	+	.	.	.	АМ	Ц	С
.	.	+	АБМ	Ц	С
.	.	+	—	—	—
.	.	+	+	+	.	.	.	АМ	ЕА	amph.
.	.	+	—	—	—
.	.	+	АМб, БП	Ц	amph.

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>L. tenuis</i> (Gom.) Anagn. et Komárek	.	.	+
<i>Leptolyngbya</i> sp. 1
<i>Leptolyngbya</i> sp. 2
<i>Planktolynghya limnetica</i> (Lemm.) Kom.-Legn. et Cronb.
<i>Pseudanabaena frigida</i> (Fritsch) Anagn.	+	+	.
Schizotrichaceae							
<i>Schizothrix arenaria</i> (Berk.) Gom.	2	.	1
<i>Schizothrix</i> sp.	+
<i>Trichocoleus sociatus</i> (W. West et G. S. West) Anagn.	+
<i>T. tenerrimus</i> (Gom.) Anagn. *	.	.	+
Chroococcaceae							
<i>Chroococcus cohaerens</i> (Bréb.) Näg.	8	4	.	2	4	.	.
<i>C. dispersus</i> (Keissl.) Lemm.	.	+	.	.	+	.	.
<i>C. minutus</i> (Kütz.) Näg.	+	+	.	+	+	.	.
<i>C. pallidus</i> (Näg.) Näg.	+
<i>C. spelaeus</i> Erceg.	+
<i>C. turgidus</i> (Kütz.) Näg.	+	+	.	+	+	.	.
<i>C. varius</i> A. Braun	+
<i>Chroococcus</i> sp. 1
<i>Chroococcus</i> sp. 2
<i>Chroococcus</i> sp. 3
<i>Chroococcus</i> sp. 4
<i>Cyanosarcina</i> sp.
<i>Gloeocapsopsis magma</i> (Bréb.) Komárek et Anagn.	+
<i>Limnococcus limneticus</i> (Lemm.) Komárková et al. *	+	+	.	.	+	.	.
Cyanobacteriaceae							
<i>Aphanothece caldarium</i> Richt.	+	3	1	1	3	.	.
<i>A. castagnei</i> (Bréb.) Rabenh.	+	+	.	+	+	.	.
<i>A. microscopica</i> Näg.	.	.	+
<i>A. saxicola</i> Näg.	+
<i>Cyanothece aeruginosa</i> (Näg.) Komárek	+	+	.	.	+	.	.
<i>C. major</i> (Schröt.) Komárek	.	+	.	.	+	.	.
<i>Gloeothece rupestris</i> (Lyngb.) Born.
<i>Gloeothece</i> sp. 1
<i>Gloeothece</i> sp. 2
<i>Gloeothece</i> sp. 3
Entophysalidaceae							
<i>Chlorogloea</i> sp.
Gomphosphaeriaceae							
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Näg.	1	2	.	3	1	2	.
<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kütz.	.	+	.	.	+	.	.
<i>Snowella lacustris</i> (Chodat) Komárek et Hindák	+
<i>Woronichinia compacta</i> (Lemm.) Komárek et Hindák	.	+	.	.	+	+	.
<i>W. naegeliana</i> (Unger) Elenk.	.	.	.	+	.	.	.
Microcystaceae							
<i>Gloeocapsa alpina</i> (Näg.) Brand	11	2	1
<i>G. atrata</i> Kütz.	+	+
<i>G. biformis</i> Erceg.	+
<i>G. compacta</i> Kütz.	+
<i>G. fusco-lutea</i> (Näg.) Kütz.	+
<i>G. kuetzingiana</i> Näg.	+

9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
.	.	+	-	-	-
.	+	+	-	-	-
.	+	+	-	-	-
.	+	+	К	К	hydr., F
.	.	+	+	+	.	.	.	К	К	hydr.
.	.	3	1	-	-	-
.	.	+	.	.	.	+	+	-	-	-
.	.	+	-	-	-
.	.	+	К	К	М
1	.	10	3	3	.	5	5	АБМ, БП	Ц	С
.	.	+	К	К	-
.	.	+	АБМ, БП	Ц	С
.	.	+	Б	Ц	С
.	.	+	-	-	-
+	.	+	+	+	.	.	.	К	К	С
.	.	+	-	-	-
.	+	+	-	-	-
.	+	+	-	-	-
.	+	+	-	-	-
.	+	+	-	-	-
.	+	+	-	-	-
.	+	+	АМ	Ц	С
.	.	+	К	К	hydr.
1	.	6	2	2	.	4	4	-	-	-
.	.	+	-	-	-
.	.	+	К	К	-
.	.	+	+	+	.	.	.	АБ	ЕА	С
.	.	+	-	-	-
.	.	+	+	АМ, БП	Ц	ChF
+	.	+	АМ, БП	Ц	ChF
.	+	+	К	К	С
.	+	+	-	-	-
.	+	+	-	-	-
.	+	+	-	-	-
.	+	+	-	-	-
.	1	1	-	-	-
.	+	+	-	-	-
.	К	К	hydr.
.	+	.	Б, БП	Ц	hydr.
.	+	.	К	К	hydr.
.	+	.	-	-	-
.	+	.	АБ	Ц	hydr.
.	-	-	-
.	12	3	3	1	1
.	+	+	АМ	Ц	С
.	+	.	АБМ	Ц	С
.	+	.	-	-	-
.	+	.	АМ	ЕА	amph.
.	+	.	-	-	-
.	+	.	АМ6, БП	Ц	amph.

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>G. novacekii</i> Komárek et Anagn.	+	+	—	—	—
<i>G. punctata</i> Näg.	+	+	+	AM	Ц	С
<i>G. ralfsii</i> (Harvey) Kütz.	+	+	—	—	—
<i>G. rupicola</i> Kütz.	+	+	—	—	—
<i>G. sanguinea</i> (C. Ag.) Kütz.	+	+	+	—	—	—
<i>G. violascea</i> (Corda) Rabenh.	+	+	—	—	—
<i>Gloeocapsa</i> sp.	+	+	—	—	—
<i>Microcystis pulverea</i> (Wood) Forti emend. Elenk. f. <i>irregularis</i> (B.-Peters.) Elenk.	.	.	+	+	—	—	—
Ammatoideaceae	1	1
<i>Ammatoidea normanii</i> W. West et G. S. West	+	+	—	—	—
Microcoleaceae	3	2	3	1	.	1	.	.	2	6	2	2	.	3	3	К	К	Р
<i>Microcoleus autumnalis</i> (Trev. ex Gom.) Strunecky, Komárek et J. R. Johansen	+	+	+	+	+	.	.	.	+	+	К	К	Р
<i>M. favosus</i> (Gom.) Strunecky, Komárek et J. R. Johansen	.	+	.	+	.	+	.	.	.	+	—	—	—
<i>M. paludosus</i> Gom. ex Gom.	.	.	+	+	К	К	М
<i>M. tenerrimus</i> Gom.	+	+	—	—	—
<i>M. vaginatus</i> (Vauch.) Gom. ex Gom. f. <i>vaginatus</i>	+	+	+	+	+	.	.	.	К	К	М
<i>M. vaginatus</i> f. <i>monticola</i> (Kütz.) Elenk.	+	+	—	—	—
<i>Symplocastrum aurantiacum</i> (Hansg. ex Hansg.) Anagn.	+	+	—	—	—
<i>S. friesii</i> (C. Ag.) ex Kirchn. *	.	.	+	+	+	+	.	.	.	AM, БП	Ц	М
Oscillatoriaceae	.	.	1	1	.	1	.	.	.	3	1	1	.	3	3	.	.	.
<i>Hormoscilla</i> sp.	+	+	—	—	—
<i>Lyngbya fritschii</i> Anagn. *	.	.	+	+	—	—	—
<i>Lyngbya</i> sp.	+	.	.	.	+	—	—	—
<i>Oscillatoria curviceps</i> C. Ag. ex Gom.	+	+	+	.	.	.	—	—	—
<i>O. sancta</i> Kütz. ex Gom.	.	.	.	+	—	—	—
<i>Oscillatoria</i> sp. 1	+	+	—	—	—
<i>Oscillatoria</i> sp. 2	+	+	—	—	—
Phormidiaceae	5	1	5	.	.	3	.	1	.	12	5	5	.	2	2	.	.	.
<i>Kamptonema formosum</i> (Bory ex Gomont) Strunecký et al.*	+	+	К	К	hydr.
<i>Phormidesmis molle</i> (Gom.) Turicchia et al.	+	.	.	.	+	К	К	—
<i>Phormidium ambiguum</i> Gom. f. <i>ambiguum</i>	+	+	.	.	.	К	К	hydr.
<i>P. ambiguum</i> f. <i>novae-semiliae</i> (Schirsch.) Elenk.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	—	—	—
<i>P. animale</i> [C. Ag.] Trev. ex Gom. Anagn. et Komárek	.	.	+	+	К	К	Р
<i>P. deflexoides</i> (Elenk. et Kosinsk.) Anagn. *	.	.	+	+	—	—	hydr.
<i>P. interruptum</i> Kütz. ex Gom.	+	+	AM	EA	Р
<i>P. inundatum</i> Kütz. ex Gom.	+	+	+	+	.	.	.	AM	Ц	PF
<i>P. jenkelianum</i> G. Schmid	.	.	+	+	—	—	Р
<i>P. lividum</i> Näg.	+	+	—	—	—
<i>P. subfuscum</i> Kütz. ex Gom.	+	.	.	.	+	—	—	hydr.
<i>P. uncinatum</i> Gom. ex Gom.	+	+	+	.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	.	.	К	К	hydr.
<i>Phormidium</i> sp.	+	+	—	—	—
<i>Pseudophormidium</i> sp. 1	+	+	—	—	—
<i>Pseudophormidium</i> sp. 2	+	+	—	—	—
<i>Symploca muscorum</i> (C. Ag.) Gom.	+	+	.	.	.	К	К	Р
Microchaetaceae	3	.	2	5	3	3	.	1	1	.	.	.
<i>Hassalia byssoidea</i> Hass. ex Born. et Flah.	+	+	К	К	—
<i>Microchaete calothrichoides</i> Hansg.	+	+	—	—	—
<i>Tolypotrrix conglutinata</i> Borzi	.	.	+	+	К	К	—
<i>T. distorta</i> Kütz. ex Born. et Flah.	+	+	.	.	.	К	К	amph., F

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>T. fasciculata</i> Gom.	+
<i>T. penicillata</i> Thur. ex Born. et Flah.
<i>T. tenuis</i> Kütz. f. <i>tenuis</i>	+
<i>T. tenuis</i> f. <i>terrestris</i> B.-Peters.	.	.	+
Nostocaceae	1	3	5	1	.	3	1
<i>Anabaena laxa</i> A. Braun ex Born. et Flah.	.	.	+
<i>Anabaena</i> sp.	+	.
<i>Nostoc commune</i> Vauch. ex Born. et Flah.	+	+	+	+	.	+	+
<i>N. edaphicum</i> Kondrateva
<i>N. kihlmanii</i> Lemm.	.	+	.	.	.	+	.
<i>N. linckia</i> Born. ex Born. et Flah.	.	.	+
<i>N. paludosum</i> Kütz. ex Born. et Flah.*	.	.	+
<i>N. parmelioides</i> Kütz. ex Born. et Flah.	.	+
<i>N. punctiforme</i> (Kütz. ex Hariot) Hariot	.	.	+
Rivulariaceae	3	1	1
<i>Calothrix elenkinii</i> Kossinsk.	.	.	+
<i>C. parietina</i> Thur. ex Born. et Flah.	+
<i>Dichothrix compacta</i> Born. et Flah.	.	+
<i>D. gypsophila</i> (Kütz.) Born. et Flah.	+
<i>Rivularia biasolettiana</i> Menegh. ex Born. et Flah.	+
Scytonemataceae	2	.	2
<i>Petalonema alatum</i> Berk. ex Kirchn.	+
<i>P. crustaceum</i> C. Ag. ex Kirchn.	+
<i>Scytonema crispum</i> (C. Ag.) Born.	.	.	+
<i>S. hofmannii</i> C. Ag. ex Born. et Flah.	.	.	+
<i>S. ocellatum</i> Lyngb. ex Born. et Flah.
Stigonemataceae	3	.	.	.	1	.	.
<i>Stigonema hormoides</i> Kütz. ex Born. et Flah.	+
<i>S. minutum</i> (C. Ag.) Hass. ex Born. et Flah.	+	.	.	.	+	.	.
<i>S. ocellatum</i> (Dillw.) Thur. ex Born. et Flah.	+
EUGLENOPHYTA	.	1	2
Euglenaceae	.	1	2
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.	.	.	+
<i>Euglena</i> sp. 1	.	.	+
<i>Euglena</i> sp. 2	.	+
EUSTIGMATOPHYTA
Eustigmataceae
<i>Eustigmatos</i> cf. <i>magnus</i> (J. B. Pet.) Hibberd
XANTHOPHYTA	.	1	9	.	.	1	.
Botrydiopsisidaceae	.	.	2
<i>Botrydiopsis arhiza</i> Borzi	.	.	+
<i>B. cf. intercedens</i> Pasch.
<i>Monodus</i> sp.	.	.	+
Pleurochloridaceae	.	.	1
<i>Chloridella neglecta</i> Pasch.	.	.	+
Characiopsisidaceae	.	.	2
<i>Characiopsis malleus</i> Pasch.	.	.	+
<i>C. minima</i> Pasch.	.	.	+
Heterococcaceae	.	.	1
<i>Heterococcus viridis</i> Chodat *	.	.	+
<i>Heterococcus</i> sp.
Xanthonemataceae	.	.	2
<i>Bumilleria</i> sp.	.	.	+
<i>Xanthonema exile</i> (Klebs) Silva *	.	.	+
<i>X. debile</i> (Visch.) Silva *
<i>Xanthonema</i> sp.

9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
.	.	+	-	-	-
.	.	.	+	+	.	.	.	А, БП	Ц	PF
.	.	+	+	+	.	.	.	АБ, БП	Ц	PF
.	.	+	-	-	-
1	1	8	5	5	.	1	1	АБ, БП	Ц	hydr., F
.	.	+	+	+	.	.	.	-	-	-
+	+	+	+	+	.	.	.	К	К	NF
.	+	+	К	К	NF
.	.	+	АБ	Ц	hydr., F
.	.	+	+	+	.	.	.	К	К	CF
.	.	+	+	+	.	.	.	К	К	CF
.	.	+	+	+	.	.	.	-	-	-
.	.	+	+	+	.	.	.	К	К	hydr., F
.	.	.	5	3	3
.	.	+	+	+	.	.	.	АБ, БП	Ц	CF
.	.	+	+	+	.	.	.	К	К	amph., F
.	.	+	-	-	-
.	.	+	+	+	.	.	.	К	К	hydr., F
.	.	.	+	-	-	-
.	.	4	1	1
.	.	+	-	-	-
.	.	+	АБ	Ц	hydr., F
.	.	+	К	К	-
.	.	+	К	К	hydr., F
.	.	.	+	+	.	.	.	К	К	PF
.	.	.	3	2	2
.	.	+	К	К	MF
.	.	+	+	+	.	.	.	К	К	amph., F
.	.	+	+	+	.	.	.	К	К	amph., F
.	.	.	3
.	.	.	3
.	.	+	К	К	В
.	.	+	-	-	В
.	.	+	-	-	В
.	1	.	.	.
.	1	.	.	.
.	+	.	К	К
.	.	10	.	.	.	4	4	К	К	Ch
.	.	2	.	.	.	1	1	.	.	.
.	.	+	К	К	Ch
.	-	-	Ch
.	-	-	X
.	-	-	X
.	-	-	X
.	К	К	X
.	.	.	1	.	.	.	1	1	.	.
.	.	.	+	-	-	H
.	+	+	-	-
.	.	.	2	.	.	.	2	2	.	.
.	.	.	+	-	-	H
.	.	.	+	-	-	H
.	-	-	H
.	+	+	-	-
.	+	+	-	-

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Tribonemataceae</i>	.	1	1	.	.	1	.
<i>Tribonema bombycinum</i> Derbes et Solier	.	+	.	.	.	+	.
<i>T. utriculosum</i> (Kütz.) Hazen
<i>T. vulgare</i> Pasch.	.	.	+
BACILLARIOPHYTA	.	4	17	.	.	1	.
<i>Eunotiaceae</i>	.	.	2
<i>Eunotia praerupta</i> Ehr. var. <i>praerupta</i>	.	.	+
<i>E. praerupta</i> var. <i>musciicola</i> J. B. Pet.	.	.	+
<i>Achnanthidiaceae</i>	.	2	.	.	.	1	.
<i>Achnanthidium affine</i> (Grun.) Czarneci *	.	+
<i>A. minutissimum</i> (Kütz.) Czarneci *	.	+	.	.	.	+	.
<i>Diadesmidaceae</i>	.	1
<i>Diadesmis contenta</i> (Grun. in V. H.) Mann *
<i>Luticola mutica</i> (Kütz.) Mann ¹⁴	.	+
<i>Sellaphoraceae</i>	.	.	1
<i>Sellaphora pupula</i> (Kütz.) Meresch. *	.	.	+
<i>Pinnulariaceae</i>	.	.	5
<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.	.	.	+
<i>P. interrupta</i> W. Smith f. <i>minutissima</i> Hust	.	.	+
<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl.	.	.	+
<i>P. (Caloneis) molaris</i> Grun. var. <i>lapponica</i> K. Mölder	.	.	+
<i>P. undulata</i> Gregory	.	.	+
<i>Naviculaceae</i>	.	.	8
<i>Mayamaea atomus</i> (Kütz.) Lange-Bert. *	.	.	+
<i>Navicula cincta</i> (Ehr.) Ralfs	.	.	+
<i>N. dicephala</i> Ehr.	.	.	+
<i>N. microcephala</i> Grun.	.	.	+
<i>Geissleria ignota</i> (Krasske) Lange-Bert. et Metzeltin *	.	.	+
<i>G. schoenfeldii</i> (Hustedt) Lange-Bert. et Metzeltin *	.	.	+
<i>Eolimna minima</i> (Grun.) Lange-Bert. *	.	.	+
<i>Kobayasiella subtilissima</i> (Cl.) Lange-Bert. *	.	.	+
<i>Bacillariaceae</i>	.	1	1
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	.	+	+
CHLOROPHYTA	.	17	24	.	.	10	.
<i>Chlamydomonadaceae</i>	.	.	9
<i>Chloromonas clathrata</i> (Pasch.) Korsch. ex Ettl*	.	.	+
<i>C. infirma</i> (Gerloff) P. C. Silva *	.	.	+
<i>C. macroplastida</i> Lund	.	.	+
<i>C. cf. moewusii</i> Gerloff
<i>C. oblongella</i> Lund	.	.	+
<i>C. obtusata</i> Korsh.	.	.	+
<i>C. sectilis</i> Korsh.	.	.	+
<i>C. snowiae</i> Printz. var. <i>snowiae</i>	.	.	+
<i>C. snowiae</i> var. <i>palmelloides</i> Lund	.	.	+
<i>Chlamydomonas</i> sp.	.	.	+
<i>Palmellopsidaceae</i>
<i>Asterococcus superbus</i> (Cienkowski) Scherffel
<i>Chlamydocapsa lobata</i> Broady
<i>Chlamydocapsa</i> sp.
<i>Gloeococcus braunii</i> Lund
<i>G. minutissima</i> King.
<i>Palmellopsis gelatinosa</i> Korsch.

9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
.	.	2	-	-	H
.	.	+	-	-	H
.	.	+	-	-	H
1	1	20	1	1	.	4	4			
.	.	2	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
1	1	2	K	K	B
.	.	+	-	-	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	B	-	B
.	.	8	.	.	.	1	1	K	K	B
.	.	+	.	.	.	+	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
.	.	+	K	K	B
7	4	43	33	33	87	16	102	K	K	B
.	.	9	.	.	.	1	1	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C
.	.	+	-	-	C

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Pseudospaerocystis lacustris</i> (Lemm.) Novák.
<i>P. neglecta</i> (Teil.) Bourr.
<i>Pseudospaerocystis</i> sp.
<i>Sphaerellocystis stellata</i> Ettl
<i>Tetrasporidium javanicum</i> Möbius
Chlorangiellaceae
<i>Cecidichloris adnata</i> (Korsch.) Ettl
<i>Chlorophysema chlorastera</i> Ettl
<i>Stylosphaeridium stipitatum</i> (Bachm.) Geitl. et Gimesi
Actinochloridaceae
<i>Actinochloris terrestris</i> (Vich.) Ettl et Gärtner
<i>Deasonia cohaerens</i> (Deason) Ettl et Komárek
<i>D. gigantea</i> (Deason) Ettl et Komárek
<i>D. multinucleata</i> (Deason et Bold) Ettl et Komárek
<i>D. variabilis</i> (Deason) Ettl et Gärtner
<i>Macrochloris dissecta</i> Korsch.
<i>M. multinucleata</i> (Reisigl) Ettl et Gärtner
<i>M. radiosa</i> Ettl et Gärtner
<i>Macrochloris</i> sp.
<i>Pseudodictyochloris dissecta</i> Vinatzer
<i>P. multinucleata</i> (Broady) Ettl et Gärtner
Characiochloridaceae	.	.	1
<i>Chlamydropodium simplex</i> (Korsch.) Ettl et Komárek *	.	.	+
<i>C. starrii</i> (Fott) Ettl et Gärtner
<i>Chlamydropodium</i> sp.
<i>Rhopalocystis cucumis</i> Reisigl
Chlorococcaceae	.	.	1
<i>Chlorococcum ellipsoideum</i> Deason et Bold
<i>C. infusionum</i> (Schrank) Menegh. *	.	.	+
<i>C. robustum</i> Ettl et Gärtner
<i>Nautococcus solutus</i> Archib.
<i>N. terrestris</i> Archib.
<i>Neospongiococcum concentricum</i> (Anderson et Nichols) Deason
<i>N. excentricum</i> (Deason et Bold) Deason et Cox
<i>N. macropyrenoidosum</i> Deason et Cox
<i>N. mobile</i> Deason et Cox
<i>Radiosphaera minuta</i> Herndon
<i>Radiosphaera</i> sp.
Tetracystidaceae
<i>Borodinelopsis texensis</i> Dykstra
<i>Tetracystis aerea</i> Brown et Bold
<i>T. aggregata</i> Brown et Bold
<i>T. aplanospora</i> (Arce et Bold) Brown et Bold
<i>T. excentrica</i> Brown et Bold
<i>T. fissurata</i> Nakano
<i>T. texensis</i> Brown et Bold
<i>Tetracystis</i> sp.
Gloeodendraceae
<i>Hormotilopsis gelatinosa</i> Trainor et Bold
Characiaceae
<i>Fernandinella alpina</i> Chodat var. <i>semiglobosa</i> Fritsch et John

Продолжение таблицы 16

9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	3	.	3	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	.	.	3	3	8	.	8	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	.	.	1	1	2	.	2	-	-	-
.	.	+	-	-	amph.
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	.	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	.	.	1	2	9	.	9	-	-	Ch
.	+	.	+	-	-	Ch
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	X
.	+	.	+	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	1	.	1	-	-	-
.	1	.	1	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-
.	1	.	1	-	-	-
.	+	.	+	-	-	-

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Chlorellaceae																		
<i>Chlorella saccharophila</i> (Krüger) Migula	.	.	3	3	8	8	7	5	11	-	-	-
<i>C. ellipsoidea</i> Gern.	+	+	+	K	K	Ch
<i>C. terricola</i> Hollerb.	.	.	+	+	-	-	-
<i>C. vulgaris</i> Beijer.	.	.	+	+	.	.	.	+	+	-	-	Ch
<i>Halochlorella rubescens</i> Dang.	+	+	+	.	+	-	-	X
<i>Keratococcus bicaudatus</i> (A. Br.) Boye-Pet.	+	+	.	.	.	-	-	X
<i>Muriella terrestris</i> Boye-Pet.	+	.	+	-	-	-
<i>M. cf. decolor</i> Visch.	+	+	-	-	Ch
<i>Muriella</i> sp.	-	-	-
<i>Muriellopsis pyrenigera</i> Reisingl	+	+	.	.	.	-	-	-
<i>M. sphaerica</i> Broady	+	+	+	.	+	-	-	-
<i>Mychonastes homosphaera</i> (Skuja) Kalina et Punč.	+	+	+	.	+	-	-	Ch
<i>Pseudochlorococcum typicum</i> Archibald	+	+	.	.	.	-	-	X
<i>Pseudococcomyxa simplex</i> (Mainx) Fott	+	+	+	+	+	-	-	Ch
<i>Scotiellopsis levicostata</i> (Hollerb.) Punč. et Kalina	+	+	+	.	+	-	-	X
<i>Scotiellopsis</i> sp.	+	+	-	-	-
Myrmeceaceae																		
<i>Dictyochloropsis splendida</i> Geitl. emend. Tsch.-Woess	2	2	5	1	6	-	-	-
<i>D. symbiontica</i> Tsch.-Woess var. <i>symbiontica</i>	+	.	+	-	-	-
<i>D. symbiontica</i> var. <i>ellipsoidea</i> Tsch.-Woess	+	.	+	-	-	-
<i>Myrmecia incisa</i> Reisingl	+	+	+	.	+	-	-	X
<i>Parietochloris alveolaris</i> (Bold) Watanabe et Floyd	+	+	.	.	.	K	K	-
<i>Trebouxia arboricola</i> Puym.	+	.	+	-	-	-
<i>Trebouxia</i> sp.	+	+	-	-	-
Neochloridaceae																		
<i>Ascochloris multinucleata</i> Bold et Mac Entee	6	6	22	1	23	-	-	-
<i>Bracteacoccus aerius</i> Bischoff et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>B. aggregatus</i> Tereg	+	+	+	.	+	-	-	Ch
<i>B. cohaerens</i> Bischoff et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>B. giganteus</i> Bischoff et Bold	+	+	+	.	+	-	-	Ch
<i>B. grandis</i> Bischoff et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>B. medionucleatus</i> Bischoff et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>B. minor</i> (Chod.) Petrová	+	+	.	+	+	K	K	Ch
<i>B. pseudominor</i> Bischoff et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>Bracteacoccus</i> sp.	+	.	+	-	-	-
<i>Dictyochloris pulchra</i> Deason et Herndon	+	.	+	-	-	-
<i>Dictyococcus pseudovarians</i> Korsch.	+	.	+	-	-	-
<i>D. schumacherensis</i> Metting	+	.	+	-	-	-
<i>Neochloris minuta</i> Arce et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>N. pyrenoidosa</i> Arce et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>N. terrestris</i> Herndon	+	.	+	-	-	-
<i>N. texensis</i> Archib.	+	.	+	-	-	-
<i>Neochloris</i> sp.	+	.	+	-	-	-
<i>Planktosphaeria gelatinosa</i> G. M. Smith	+	.	+	-	-	-
<i>Spongiochloris excentrica</i> Starr	+	+	+	.	+	-	-	X
<i>S. gigantea</i> Bischoff et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>S. incrassata</i> Chant. et Bold	+	+	+	.	+	-	-	X
<i>S. minor</i> Chant. et Bold	+	+	+	.	+	-	-	X
Palmellaceae																		
<i>Palmella miniata</i> Leibl.	.	.	1	1	-	-	C
Radiococcaceae																		
<i>Korschpalmella microscopica</i> (Korsch.) Fott *	.	.	2	2	K	K	Ch
			+							+								

Продолжение таблицы 16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Coccomyxa solorinae</i> Chod.	.	.	+	+	Ch
Chlorosarcinaceae	10	1	11	-	-	-
<i>Chloroplana terricola</i> Hollerb.	+	.	+	-	-	-
<i>Chlorosarcina longispinosa</i> Chant. et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>Chlorosarcinopsis arenicola</i> Groover et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>C. communis</i> Groover et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>C. gelatinosa</i> Chant. et Bold	+	.	+	-	-	-
<i>Chlorosarcinopsis</i> sp.	+	+	-	-	-
<i>Chlorosphaeropsis alveolata</i> Herndon	+	.	+	-	-	-
<i>Desmotetra stigmatica</i> (Deason) Deason et Floyd	+	.	+	-	-	-
<i>Neochlorosarcina deficiens</i> (Groover et Bold) Watanabe	+	.	+	-	-	-
<i>N. minuta</i> (Groover et Bold) Watanabe	+	.	+	-	-	-
<i>Planophila terrestris</i> Groover et Hofstetter	+	.	+	-	-	-
Haematococcaceae	1	1	-	-	-
<i>Ettlia</i> sp.	+	+	-	-	-
Cylindrocapsaceae	1	1	-	-	-
<i>Geminella terricola</i> Boye-Pet.	+	+	-	-	-
<i>Fottea pyrenoidosa</i> Broady	-	-	-
Ankistrodesmaceae	1	1	-	-	-
<i>Monoraphidium</i> cf. <i>terrestre</i> (Brist.) Krienitz	+	+	-	-	-
Desmococcaceae	2	2	-	-	-
<i>Coccobotrys</i> sp.	+	+	-	-	-
<i>Diplosphaera chodatii</i> Bialosuknia emend. Vischer	+	+	K	K	X
Prasiolaceae	.	1	.	.	.	1	.	.	.	2	-	-	N
<i>Prasiola crispa</i> (Lightfoot) Kütz.	+	.	.	.	+	-	-	-
<i>Prasiola</i> sp.	.	+	+	-	-	-
Stichococcaceae	.	.	4	4	3	3	.	2	2	-	-	X
<i>Stichococcus bacillaris</i> Näg.	+	+	.	+	+	K	K	X
<i>S. chodatii</i> (Bial.) Heering	.	.	+	+	+	+	.	.	.	-	-	X
<i>S. exiguus</i> Gern.	+	+	K	K	X
<i>S. minor</i> Näg.	.	.	+	+	-	-	X
<i>S. mirabilis</i> Lagerh.	+	+	.	.	.	-	-	amph.
<i>Gloeotila protogenita</i> Kütz.	.	.	+	+	-	-	H
<i>G. scopulina</i> (Hazen) Heering.	.	.	+	+	-	-	H
Ulothrixaceae	.	.	1	1	-	-	-
<i>Ulothrix variabilis</i> Kütz.	.	.	+	+	K	K	H
Klebsormidiaceae	.	.	2	2	2	2	.	.	.	-	-	-
<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) Silva et Mat. et Black.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	K	K	H
<i>K. subtilissimum</i> (Rabenh.) Pickett-Heaps	.	.	+	+	+	+	.	.	.	K	K	H
Zygnemataceae	.	2	.	.	.	1	.	.	2	2	-	-	C
<i>Cylindrocystis brebissonii</i> (Ralfs) De Bary	.	+	+	+	K	K	C
<i>C. crassa</i> De Bary	-	-	C
<i>Zygnema</i> sp.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+	-	-	-
Mougeotiaceae	.	1	1	-	-	-
<i>Mougeotia</i> sp.	.	+	+	-	-	-
Peniaceae	1	1	-	-	hydr.
<i>Penium curtum</i> (Bréb. ex Ralfs) Kütz. f. <i>majus</i> Wille	+	+	-	-	hydr.
Closteriaceae	.	1	.	.	.	1	.	.	.	2	-	-	hydr.
<i>Closterium cornu</i> Ehr. ex Ralfs	.	+	+	K	K	hydr.
<i>C. striolatum</i> Ehr. ex Ralfs	+	.	.	.	+	hydr.
Desmidiaceae	.	12	.	.	.	7	.	.	6	2	11	-	-	hydr.
<i>Cosmarium biretum</i> Bréb. ex Ralfs var. <i>trigibberum</i> Nordstedt	+	.	.	.	+	-	-	hydr.

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>C. botrytis</i> Menegh. ex Ralfs	+	.
<i>C. crenulatum</i> Näg.	.	+	.	.	.	+	.
<i>C. cyclicum</i> P. Lundell var. <i>arcticum</i> (Nordstedt) Westet G. S. West	.	+	.	.	.	+	.
<i>C. globosum</i> Bulnheim var. <i>compressa</i>
<i>C. holmiense</i> P. Lundell var. <i>holmiense</i>	.	+
<i>C. holmiense</i> var. <i>integrum</i> P. Lundell
<i>C. impressulum</i> Elfving	.	+
<i>C. microsphinctum</i> Nordstedt	.	+	.	.	.	+	.
<i>C. ochthodes</i> Nordstedt	.	+
<i>C. praemorsum</i> Bréb.	.	+	.	.	.	+	.
<i>C. quadratum</i> Ralfs ex Ralfs var. <i>quadratum</i> *	.	+
<i>C. quadratum</i> var. <i>willei</i> (Schmidle) W. Krieger et Gerloff
<i>C. speciosum</i> P. Lundell var. <i>speciosum</i>	.	+
<i>C. speciosum</i> var. <i>biforme</i> Nordstedt
<i>C. spetsbergense</i> Nordstedt	.	+
<i>C. subtumidum</i> Nordstedt	.	+
<i>Cosmarium</i> sp.	.	+	.	.	.	+	.
Всего:							
видов	57	48	81	4	6	37	1
родов	27	24	47	4	5	23	1
семейств	17	19	34	4	5	15	1

Примечание. * — см. список основных синонимов. Географический элемент: АМ — арктомонтанный, Б — бореальный, БП — биполярный, К — космополит; *долготный*: полярный, «-» — распространение не выявлено. Жизненная форма: amph — шифровка форм дана в тексте; символ F обозначает способность видов формы к

Продолжение таблицы 16

9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
.	.	+	К	К	hydr.
.	.	+	-	-	hydr.
.	.	+	АМ	-	hydr.
+	.	+	-	-	hydr.
+	.	+	-	-	hydr.
.	К	К	hydr.
+	+	+	АМ	-	hydr.
.	-	-	hydr.
.	.	+	К	К	hydr.
.	-	-	hydr.
+	.	+	-	-	hydr.
.	А	-	hydr.
.	-	-	hydr.
+	+	+	-	-	-
18	9	182	73	73	87	54	140			
10	7	80	46	46	48	37	76			
9	7	47	26	26	12	29	37			

широтный: А — арктический, АБ — арктобореальный, АБМ — арктобореальномонтанный, Е — европейский, ЕА — евразийский, К — космополитный, М — монтанный, Ц — циркум-амфибиальные, hydr — гидрофильные, В, С, Ch, H, M, N, P, X-формы — эдафотрофные (рас- фиксации молекулярного азота), «-» — экология не изучена.

Таблица 17

Таксономическая структура и пропорции видового состава цианопрокариот и водорослей в зоне полярных пустынь

Taxonomic structure and species composition proportion of cyanoprokaryota and algae within the polar desert zone

Отдел	Семейство		Род		Вид		Род/ Семейство	Вид/ Семейство	Вид/ Род
	а	%	а	%	а	%			
Суанопрокaryota	19	31.7	50	35.2	148	42.4	2.6	7.8	3.0
Euglenophyta	1	1.7	2	1.4	2	0.6	2.0	2.0	1.0
Eustigmatophyta	1	1.7	1	0.7	3	0.8	1.0	3.0	3.0
Xanthophyta	6	10.0	8	5.6	15	4.3	1.3	2.5	1.9
Bacillariophyta	7	11.6	12	8.5	20	5.7	1.7	2.9	1.7
Chlorophyta	26	43.3	69	48.6	161	46.2	2.7	6.1	2.3
Всего	60	100	142	100	349	100	2.4	5.8	2.5

Примечание. а — число таксонов.

В 10 ведущих родов входят *Cosmarium* (17 видов), *Phormidium* (12), *Gloeocapsa* (13), *Chroococcus* (11), *Leptolyngbya* (10), *Chlamydomonas* (10), *Bracteacoccus* (9), *Nostoc* (7), *Aphanocapsa* (7), *Tetracystis* (7), в сумме 31 % флоры (рис. 38). Возрастание к северу числа видов рода *Cosmarium* считают показателем высокой степени арктичности флор (Гецен и др., 1994). Преобладание цианопрокариот из родов *Phormidium*, *Gloeocapsa*, *Leptolyngbya* и зеленых водорослей рода *Chlamydomonas*

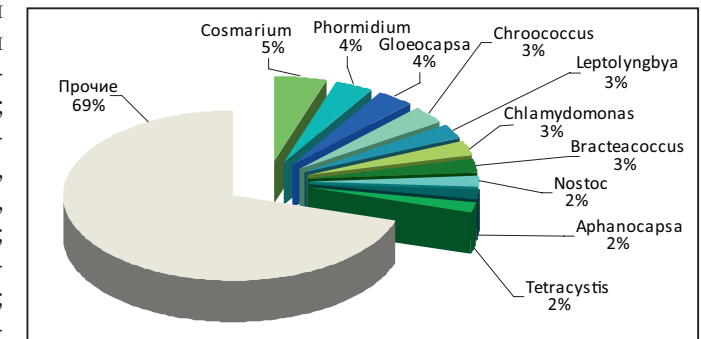


Рис. 38. Соотношение ведущих родов цианопрокариот и водорослей полярных пустынь по числу видов и внутри-видовых таксонов.

The leading genera of cyanoprokaryota and algae within the polar desert zone, based on species and intraspecific taxa numbers.

также характерно для арктических флор и для Антарктиды (Novichkova-Ivanova, 1972; Chapin et al., 1991; Pan- kow et al., 1991; Broady, 1996; Broady, Weinstein, 1998; Elster et al., 1999; Dickson, 2000; Cava- cini, 2001; Патова, 2004; Singh et al., 2008; Да- выдов, 2010а; Komárek, Komárek, 2010). Разнооб- разие видов этих родов приурочено к откры- тым, лишенным расти- тельности грунтам, где они формируют макро- скопические разрастания в виде криптогамных корок, биопленок и матов. Мно- гие цианопрокариоты из родов *Gloeocapsa*, *Chroococcus* и *Aphanocapsa* — типич- ные обитатели горных регионов (Давыдов, 2010а, в), обитающие на скальных и

каменистых субстратах, широко распространенных в высоких широтах. К числу особенностей полярных пустынь, очевидно, следует отнести малое число видов рода *Chlorococcum* (всего 2) в почвах/грунтах, тогда как в других климатических и растительных зонах он более богат видами.

Родовые спектры цианопрокариот и водорослей полярных пустынь и других арктических и субарктических регионов имеют большое сходство (Перминова, 1990; Elster et al., 1999; Патова, 2004; Давыдов, 2010в; Андреева, 2007; Андреева, Чаплыгина, 2007). Большое число моновидовых родов в спектре является характерной чертой арктических альгофлор (Гецен и др., 1994).

Среди цианопрокариот 30 видов (20 %) имеют гетероциты и относятся к азотфиксаторам. Такое соотношение безгетероцитных и гетероцитных форм характерно для большинства исследованных арктических регионов (Патова, 2004; Давыдов, 2010в). Ряд видов (*Nostoc commune*, *Stigonema minutum*, *S. ocellatum*, *Tolypothrix tenuis*, *T. penicillata*, *Dichothrix gypsophila* и *Petalonema alatum*) доминируют (рис. 39), формируют макроскопические разрастания и благодаря способности к азотфиксации способствуют заметному обогащению азотом бедных минеральных почв высокоширотных регионов (Chapin et al., 1991; Lennihan et al., 1994; Liengen, Olsen, 1997; Dickson, 2000; Patova, Sivkov, 2002; Zielke et al., 2002, 2005; Патова, 2004; Давыдов, 2010в).

Географический анализ выполнен для 126 таксонов, сведения о географической характеристике которых были найдены в литературе (Андреева, 1998; Барина и др., 2006; Давыдов, 2010г). Значительная часть видов (22 %) относится к космополитам (рис. 40), что характерно для большинства альгофлор арктической, субарктической и бореальной территорий. Северные черты флоры подчеркивает присутствие арктических, арктомонтанных и арктобореальных видов. Малое число подлинно арктических таксонов (1 %) объясняется широкой экологической амплитудой большинства видов, их пластичностью, что позволяет находить подходящие местообитания в различных климатических условиях. Редкость арктических видов подчеркивалась ранее для водоемов высоких широт (Гецен, 1985; Villeneuve et al., 2001; Jungblut et al., 2010). Среди арктических и арктомонтанных видов: *Eucapsis minor*, *Tolypothrix penicillata*, *Gloeocapsa alpina*, *G. atrata*, *Chroococcus minutus*, *Phormidium interruptum*, *P. inundatum*, *Cosmarium cyclicum* var. *arcticum*, *C. microsphinctum* и др. (табл. 16). Ряд биполярных видов Cyanoprokaryota рассматриваются в пределах группы, к которой они отнесены на основании своего распространения в северном полушарии. Принципиальная схожесть условий микроместообитания в соответствующих зонах обоих полушарий, на наш взгляд, вполне позволяет принять такой подход (Давыдов, 2010г). Биполярные виды: *Anabaena laxa*, *Aphanocapsa muscicola*, *Aphanothece saxicola*, *Calothrix elenkinii*, *Chroococcus cohaerens*, *C. minutus*, *Cyanothece aeruginosa*, *C. major*, *Jaaginema pseudogeminatum*, *Gloeocapsa kuetzingiana*, *Gomphosphaeria aponina*, *Leptolyngbya notata*, *Phormidium autumnale*, *Symplocastrum friesii*, *Tolypothrix penicillata*, *T. tenuis*.

Четкие закономерности в распределении почвенных и аэрофильных зеленых микроводорослей по разным природным зонам до сих пор не установлены. В то же время хорошо известно, что ряд родов и видов относится к широко распространенным, имеющим обширные ареалы. К таким можно отнести роды *Bracteacoccus*, *Chlorella*, *Chlorococcum*, *Chlorosarcinopsis*, *Dictyococcus*, *Mychonastes*, *Myrmecia*, *Neochloris*, *Neosporangiococcus*, *Parietochloris*, *Scotiellopsis*, *Sporogiochloris* и *Tetracystis*. К широко распространенным видам из обнаруженных в зоне полярных пустынь принадлежат в первую очередь *Mychonastes homosphaera* и *Scotiellopsis levicostata*, а также *Bracteacoccus aggregatus*, *B. minor*, *Dictyococcus pseudovaricans*, *Myrmecia*

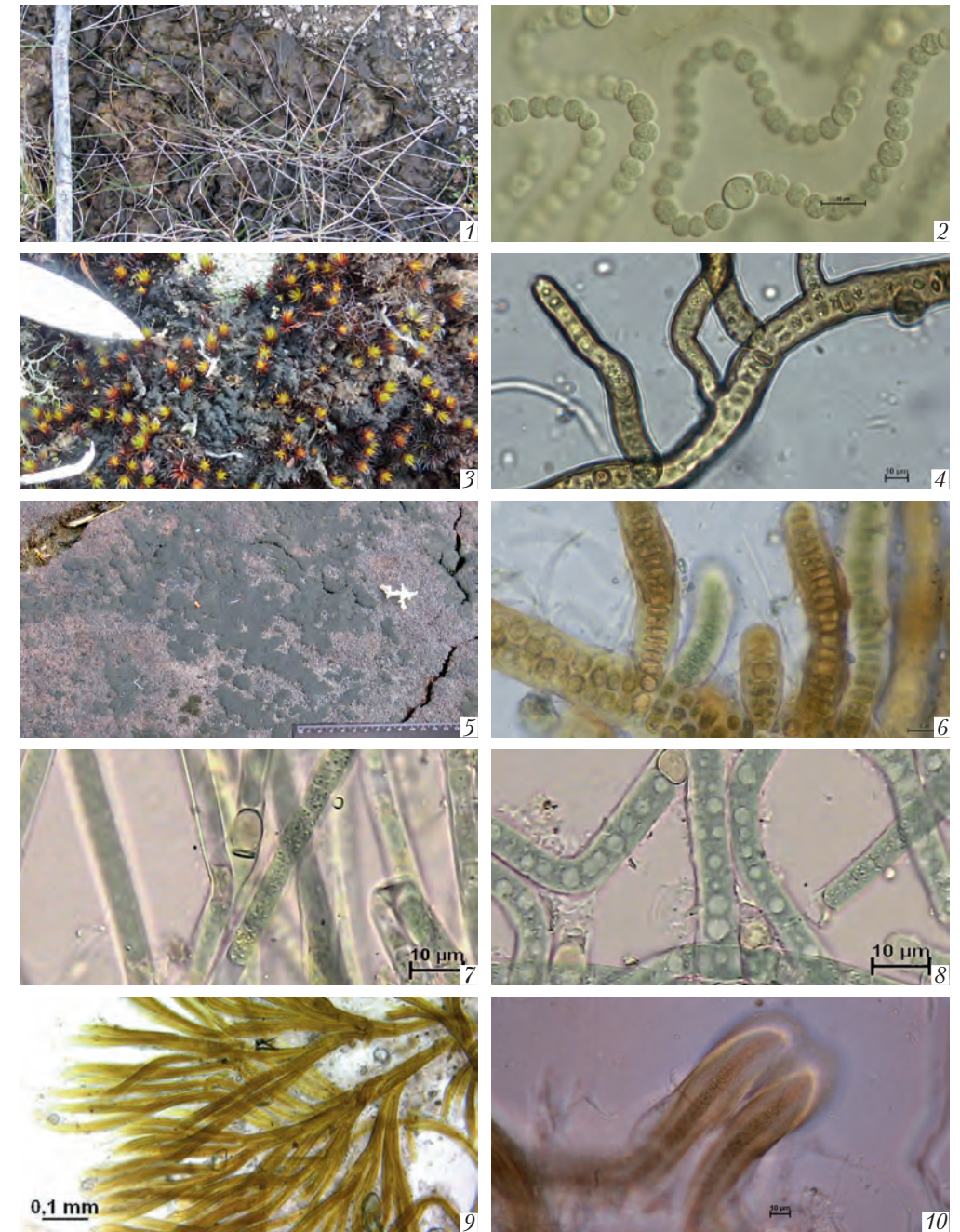


Рис. 39. Азотфиксирующие виды цианопрокариот — доминанты сообществ.
1, 2 — макро- и микроколонии *Nostoc commune*; 3, 4 — пятна с разрастаниями и микрофотография *Stigonema minutum*; 5, 6 — корки с разрастаниями и микрофотография *S. ocellatum*; микрофотографии: 7 — *Tolypothrix tenuis*, 8 — *T. penicillata*, 9 — *Dichothrix gypsophila*, 10 — *Petalonema alatum* (фото: Д. А. Давыдов, Е. Н. Патова).

Nitrogen fixing cyanoprokaryotes are dominant species of the communities.
1, 2 — macro- and microcolony of *Nostoc commune*; 3, 4 — crusts and microphoto of *Stigonema minutum*; 5, 6 — crusts and microphoto *S. ocellatum*; microphoto: 7 — *Tolypothrix tenuis*, 8 — *T. penicillata*, 9 — *Dichothrix gypsophila*, 10 — *Petalonema alatum* (photo: D. A. Davydov, E. N. Patova).

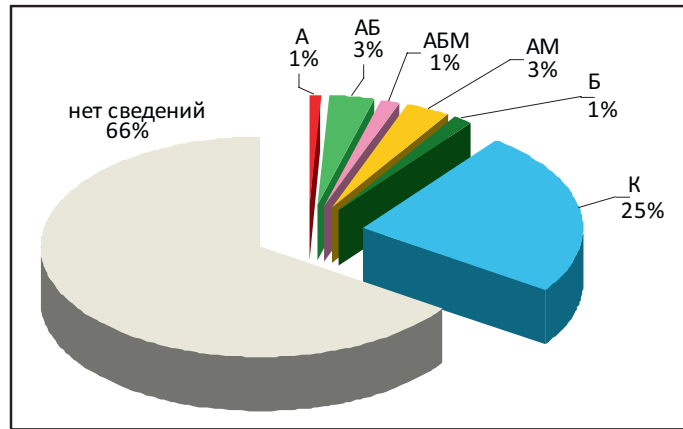


Рис. 40. Соотношение географических групп цианопрокариот и водорослей полярных пустынь.

The proportion of cyanoprokaryotes and algae geographical groups within the polar polar desert zone.

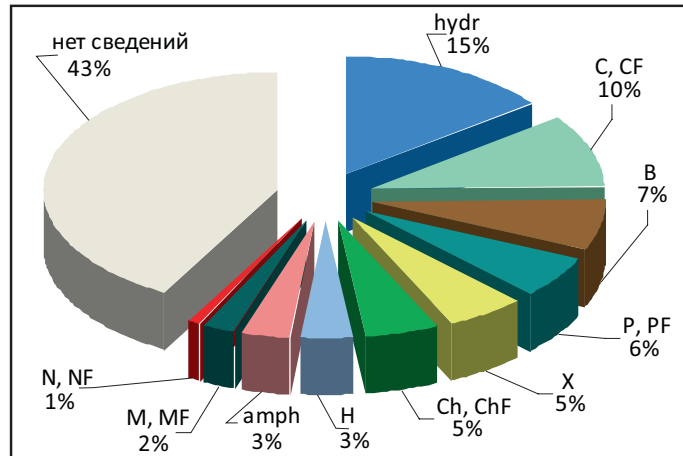


Рис. 41. Соотношение экологических групп цианопрокариот и водорослей полярных пустынь.

Группы: hydr. — гидрофильные, амф. — амфибиальные, С, В, Х, Ch, Р, Н, М, N-формы — эдафические водоросли (расшифровка форм см. в тексте; символ F обозначает способность видов формы к фиксации молекулярного азота).

Proportion of cyanoprokaryotes and algae ecological groups within the polar polar desert zone. Groups: hydr. — hydrophilic, amph. — amphibious (subaerophytic), С, В, Х, Ch, Р, Н, М, N-forms — edaphic algae (interpretation see in text, symbol F is related to ability to nitrogen fixation).

к влажности почвы. Форма объединяет одноклеточные, колониальные и нитчатые теневыносливые цианопрокариоты и водоросли, способные образовывать обильную слизь. Обитают такие одноклеточные и колониальные виды из родов *Chroococcus*, *Aphanothece*, *Gloeocapsa*, *Nostoc*, *Chlamydomonas*, *Chloromonas* и *Cylindrocystis* в толще почвы или на ее поверхности под укрытием высших растений, формируя тонкие слизистые пленки. С-форма наиболее типична для местообитаний с более или менее устойчивым увлажнением и является характерной биоформой для тундровых почв (Штина, Голлербах, 1976). К влаголюбивым формам относят также В-, Х- и Н- жизненные формы (13, 9, 6 %). В-форма объединяет подвижные клетки в основном диатомовых водорослей, живущих в поверхностных слоях влажной почвы. Виды этой формы холодостойки, светолюбивы, солевые выносливы. Х-форма включает одноклеточные желтозеленые и зеленые водоросли, предпочитающие тенистые условия, клетки диффузно распределены среди почвенных частиц и погибают в условиях засухи и экстремальных температур. Водоросли Н-формы избегают засушливых и хорошо освещенных местообитаний, к ним относятся нитевидные зеленые и желтозеленые родов *Xanthonema*, *Tribonema* и *Klebsormidium*.

bisecta, *M. incisa*, *Parietochloris alveolaris*, *Pseudococcomyxa simplex* и некоторые другие.

Экологический анализ проведен с учетом жизненных форм (Штина, Голлербах, 1976), отражающих структурные и физиологические особенности и цианопрокариот, и водорослей, что позволяет различать виды по их приспособленности осваивать местообитания и использовать весь комплекс экологических условий. В спектре жизненных форм (сведения найдены для 188 видов) преобладают эдафические виды, обитающие преимущественно в почве (43 %). Доля гидрофильных видов, встречающихся в переувлажненных условиях, — 15 %, амфибиальных, предпочитающих периодически заливаемых местообитания, — 3 % (рис. 41). Присутствие этих двух групп указывает на устойчивое увлажнение почв полярных пустынь.

В спектре жизненных форм среди эдафических видов преобладают С-формы, также требовательные к влажности почвы.

Представители жизненных форм, устойчивых к неблагоприятным условиям с экстремальными температурами и пониженной влажностью, в сумме составляют 19 %. Это — виды-убииквисты Ch-формы (9 %), отличающиеся исключительной выносливостью к экстремальным условиям и обитающие как в толще почвы, так и на ее поверхности. К форме можно отнести одноклеточные и колониальные зеленые водоросли из родов *Chlorococcum*, *Chlorella*, *Pseudococcomyxa* и *Botrydiopsis*. Благодаря стойкости протопласта, лабильности питания, высокой скорости размножения виды этой группы одними из первых поселяются на материнской породе и минеральной почве. Виды Ch-формы широко представлены в альгофлорах разных природных зон, в том числе и арктических регионов (Штина, Голлербах, 1976). Р-форма включает нитевидные цианопрокариоты, которые не образуют значительной слизи, но способны формировать тонкие кожистые пленки на голом грунте. К ним относятся виды из родов *Phormidium*, *Symploca* и *Leptolyngbya* — типичные обитатели как полярных пустынь, арктических и субарктических тундр, так и аридных почв (Новичкова-Иванова, 1963, 1980; Metting, 1981; Hoffmann, 1989; Гецен и др., 1994; Broady, 1996; Elster et al., 1999; Патова, 2004; Давыдов, Патова, 2009; Давыдов, 2010а, б). М- и N- формы объединяют виды с исключительной устойчивостью против засухи, высоких и низких температур благодаря чехлам из гидрофильных коллоидных полисахаридов. К ним от-

таний с более или менее устойчивым увлажнением и является характерной биоформой для тундровых почв (Штина, Голлербах, 1976). К влаголюбивым формам относят также В-, Х- и Н- жизненные формы (13, 9, 6 %). В-форма объединяет подвижные клетки в основном диатомовых водорослей, живущих в поверхностных слоях влажной почвы. Виды этой формы холодостойки, светолюбивы, солевые выносливы. Х-форма включает одноклеточные желтозеленые и зеленые водоросли, предпочитающие тенистые условия, клетки диффузно распределены среди почвенных частиц и погибают в условиях засухи и экстремальных температур. Водоросли Н-формы избегают засушливых и хорошо освещенных местообитаний, к ним относятся нитевидные зеленые и желтозеленые родов *Xanthonema*, *Tribonema* и *Klebsormidium*.

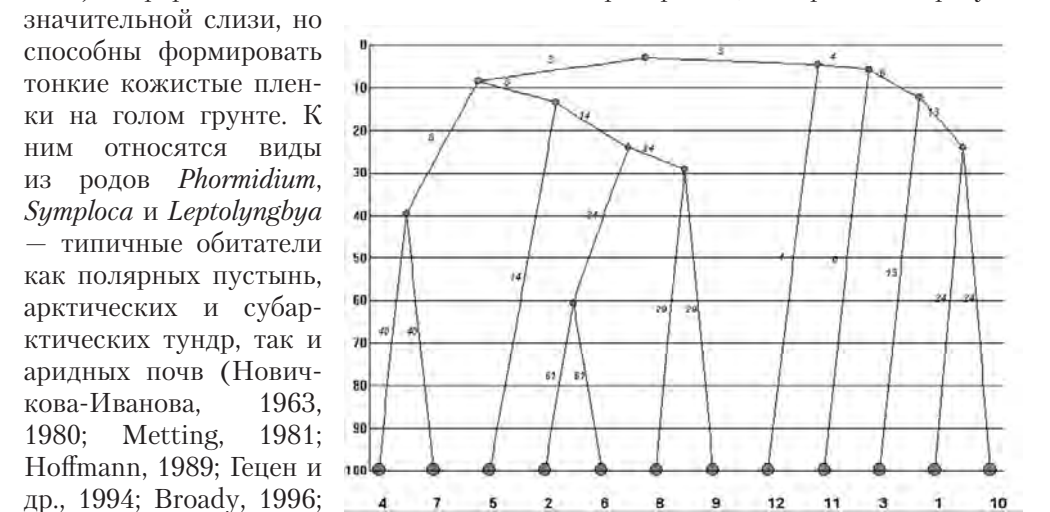


Рис. 42. Сходство видового состава флор цианопрокариот и водорослей на основе коэффициента K_{sch} (среднее расстояние).

Острова: 1 — Северо-Восточная Земля, 2 — Гукера, 3 — Земля Александры, 4 — Нортбрук, 5 — Мак-Клинтока, 6 — Скотт-Келти, 7 — Алджер, 8 — Северный остров (Новая Земля), 9 — Визе, 10 — Большевик, 11 — Эллеф-Рингнес, 12 — Элсмир.

The similarity in species composition of cyanoprokaryotes and algae, based upon K_{sch} coefficient (average distance). Islands: 1 — North-East Land, 2 — Hooker, 3 — Alexandra Land, 4 — Northbrook, 5 — MacKlintok, 6 — Scott-Kelty, 7 — Alger, 8 — Severnyi Isl. (Novaya Zemlya), 9 — Vise, 10 — Bolshevik, 11 — Ellef Ringnes, 12 — Ellesmere.

носят *Microcoleus*, *Symplocastrum* и *Nostoc*. Эти виды постоянно присутствуют в списках почвенных альгофлор Арктики и Антарктики (Cavacini, 2001; Давыдов, Патова, 2009; Komárek, Komárek, 2010).

Распространение видов. Сравнение видового состава цианопрокариот и водорослей разных районов полярных пустынь показало низкое сходство (рис. 42). Наиболее близкими оказались флоры островов архипелага Земля Франца-Иосифа — Гукера и Скотт-Келти ($K_{сч} = 61\%$). Выделяются 2 кластера: один объединяет альгофлоры, в которых изучали преимущественно цианопрокариоты и водоросли почвенных местообитаний (рис. 42, 1, 3, 10–12), и второй — в амфибиальных и субаэрофитных (рис. 42, 2, 4–9).

Качественное сравнение видового состава демонстрирует значительные различия сравниваемых флор. Только 1 вид отмечен во всех 3 провинциях — диатомовая водоросль *Hantzschia amphioxys*. В 2 провинциях встречены 50 таксонов. Среди них в основном широко распространенные *Aphanocapsa muscicola*, *Aphanothece microscopica*, *Calothrix parietina*, *C. elenkinii*, *Dichothrix gypsumphila*, *Gloeocapsa alpina* (рис. 43, 1), *G. punctata*, *G. ralfsii* (рис. 43, 2), *Gloeocapsopsis magma* (рис. 43, 3), *Jaaginema pseudogeminatum*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Microcoleus vaginatus*, *M. autumnalis* (рис. 43, 5), *Nostoc commune*, *N. linckia*, *N. punctiforme*, *Phormidium inundatum*, *P. uncinatum* (рис. 43, 4), *Pseudanabaena frigida*, *Symplocastrum friesii*, *Stigonema minutum*, *S. ocellatum*, *Tolypothrix tenuis* f. *terrestris*, *Chlamydocapsa lobata*, *Chlorococcum ellipsoideum*, *Mychonastes homosphaera*, *Myrmecia incisa*, *Palmellopsis gelatinosa*, *Spongiochloris excentrica*, *S. incrassata*, *S. minor*, *Tetracystis excentrica*, *Pseudococcomyxa simplex* (рис. 43, 8), *Klebsormidium flaccidum* (рис. 43, 6), *Stichococcus bacillaris* (рис. 39, 7), *Geminella terricola*, *Mayamaea atomus*. Преимущественно это — виды-космополиты, встречающиеся в разных типах почв (Штина, Голлербах, 1976; Metting, 1981; Hoffmann, 1989). При дальнейшем изучении вышеперечисленные виды, скорее всего, будут найдены во всех трех провинциях полярных пустынь, так как большинство из них присутствует в списках альгофлор более южных арктических регионов обоих полушарий (Pankow et al., 1991; Elster et al., 1999; Патова и др., 2000; Patova, Sivkov, 2002; Патова, Белякова, 2006; Matula et al., 2007; Давыдов, 2008; Давыдов, Патова, 2009), а также в чек-листах водорослей Антарктиды (Cavacini, 2001; Singh et al., 2008; Komárek, Komárek, 2010).

Обилие видов и их распределение в ландшафтах очень неоднородно и определяется экологическими условиями и конкурентными отношениями с другими растениями. Часто в полярных пустынях только цианопрокариоты и водоросли представляют фототрофные организмы на обнаженных пустынных субстратах, где и доминируют как по разнообразию, так и по обилию, формируя корочки, кожистые пленки и маты. Макроскопические разрастания на поверхности почвы и мелкозема формируют *Nostoc commune*, *Microcoleus vaginatus*, *M. autumnalis*, *Phormidium formosum*, *P. uncinatum*, *Symplocastrum aurantiacum*; на камнях — *Aphanocapsa muscicola*, *A. testacea*, *Chroococcus cohaerens*, *Gloeocapsa alpina*; внутри каменистых субстратов обитают *Microchaete calothrichoides*, *Gloeocapsa fusco-lutea*; амфибиальные местообитания по берегам водоемов и водотоков заняты *Pseudanabaena frigida*, *Scytonema crustaceum*. Все вышеперечисленные виды обычны и в арктических и субарктических тундрах, но с усилением экстремальности условий среды при отсутствии конкуренции с лишайниками и растениями их обилие заметно возрастает, в ряде случаев они становятся эдификаторами наземных сообществ. К таким видам можно отнести цианопрокариоты *Nostoc commune*, *Microcoleus autumnalis*, *Kamptomena formosum* и *Pseudanabaena frigida* (Давыдов, 2008).

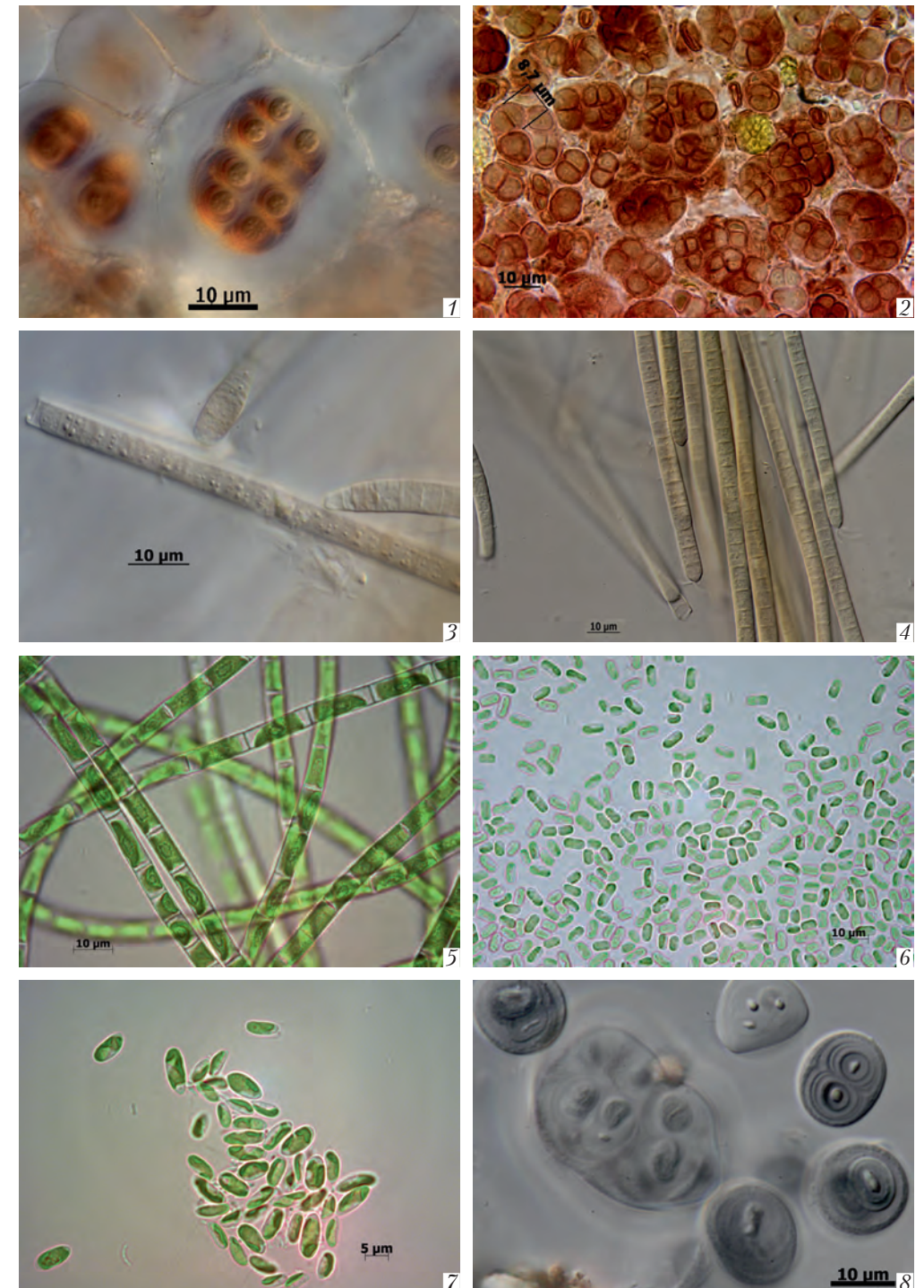


Рис. 43. Виды, широко распространенные в почвах полярных пустынь.
1 — *Gloeocapsa alpina*, 2 — *G. ralfsii*, 3 — *Gloeocapsopsis magma*, 4 — *Phormidium uncinatum*, 5 — *Microcoleus autumnalis*, 6 — *Klebsormidium flaccidum*, 7 — *Stichococcus bacillaris*, 8 — *Pseudococcomyxa simplex* (фото: Д. А. Давыдов, С. С. Шалыгин, И. В. Новаковская).

Species widely distributed in polar desert soils (photo: D. A. Davydov, S. S. Shalygin, I. V. Novakovskaja).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что цианопрокариоты и водоросли наряду с другими споровыми и сосудистыми растениями являются постоянными компонентами наземных сообществ полярных пустынь северного полушария. На обследованных территориях отмечено 349 видов из 142 родов, 60 семейств, 6 отделов. К настоящему времени в таксономическом списке Баренцевской провинции приведены 182 вида, Канадской — 140, Сибирской — 73. Для разных районов число видов колеблется от 4 до 87. Больше всего цианопрокариот и водорослей обнаружено для островов Элlef-Рингнес (87 видов) и Земля Александры (81).

Обилие видов и их распределение в ландшафтах неоднородно. Большая часть таксонов отмечена с низким обилием, но часть видов способна формировать на поверхности почв и субстратов массовые разрастания и входит в состав доминантов сообществ полярных пустынь. Основу доминирующих комплексов формируют цианопрокариоты из родов *Nostoc*, *Microcoleus*, *Phormidium*, *Symplocastrum*, *Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Gloeocapsa*, *Microchaete*, *Gloeocapsa*, *Pseudanabaena*, *Scytonema*; из водорослей — *Bracteacoccus*, *Chlorella*, *Chlorococcum*, *Chlorosarcinopsis*, *Dictyococcus*, *Mychonastes*, *Myrmecia*, *Neochloris*, *Neosporangiococcum*, *Parietochloris*, *Scotiellopsis*, *Spongiochloris* и *Tetracystis*.

Выявленное разнообразие составляет около 10 % от мировой почвенной альгофлоры. Невысокое флористическое богатство почвенных цианопрокариот и водорослей полярных пустынь обусловлено как их слабой изученностью, так и суровыми климатическими условиями. Негативными для их развития являются очень короткий вегетационный период, неблагоприятные свойства почвенных субстратов — низкое содержание важных биогенных элементов, резкие колебания влажности и температуры, местами высокая концентрация ряда тяжелых металлов (Новичкова-Иванова, 1963; Elster et al., 1999; Патова, Белякова, 2006). По географическому распространению доминирующей группой в почвенной альгофлоре являются космополиты, что характерно для альгофлор северных регионов. Специфика условий обитания подчеркивается присутствием арктических, арктомонтанных и арктобореальных видов. В холодных и постоянно увлажненных почв основу спектра жизненных форм составляют цианопрокариоты и водоросли, рассеянные среди почвенных частиц, обитающие рядом с высшими растениями или образующие слизистые маты и пленки на поверхности оголенного грунта.

Поскольку на значительной территории полярных пустынь альгологические исследования не проводились, степень выявления разнообразия цианопрокариот и водорослей невысока. К тому же полнота выявления видового состава разных групп неоднородна: относительно хорошо изучены зеленые неподвижные водоросли и цианопрокариоты, а диатомеи, эвгленовые и желтозеленые — явно недостаточно. Пополнение сведений о разнообразии цианопрокариот и водорослей следует ожидать за счет расширения географии исследований, спектра изучаемых наземных местообитаний с учетом микро- и нанорельефа, обследования прибрежной зоны водных объектов, ледниковых морен, эпилитных комплексов, эпифитов мохового покрова и др. Важным моментом в изучении цианопрокариот и водорослей, собранных в наземных условиях, является своевременная обработка собранных проб, поскольку многие виды не переносят длительного хранения (Андреева, 2005).

SUMMARY

Cyanoprokaryota and eukaryotic algae diversity in terrestrial habitats in the polar deserts of the northern hemisphere is summarized. The information includes both original and reference data. The researches on polar desert cyanoprokaryota and algae are rare and heterogeneous due to the problem to access the region that is why the species diversity of these spore organisms is so far unknown for the great part of the territory. There are 349 species belonging to 142 genera, 60 families, 6 departments in studied areas that is about 10% of the global soil algal flora. The poor floristic richness of soil cyanoprokaryota and algae in polar deserts could be explained by lack of studies as well as the harsh climatic conditions. The best of all studied area is the Barents province with 182 species, while 140 species are found in Canadian province and 73 in Siberian one. The highest number of cyanoprokaryota and algae is recorded for Ellef Ringnes (87 species) and Alexandra Land (81) islands. The comparison of cyanoprokaryota and algae species composition of different regions of polar deserts showed low similarity. The most similar is algal flora of few islands of Franz Josef Land archipelago. Particular feature of the studied flora is the large number of single-species families and genera. As in most of the world's flora the cosmopolitan species predominate in the polar desert algal flora and constitute 22 % of species number among taxa with known area distribution. Within the spectrum of life forms the edaphic species predominate (43 %). The proportion of hydrophilic species found in waterlogged conditions is 15 % while that of amphibial ones preferring periodically flooded habitats is 3 %. Qualitative comparison of species composition shows significant differences in compared floras. Only the diatom *Hantzschia amphioxys* was found in all three provinces. 50 taxa are common for some two provinces. Cyanoprokaryota and algae in terrestrial habitats of polar deserts form a noticeable fouling on soil surface and upper layers. With reduced competition from plants and lichens, algal mats and cyanoprokaryotic films are formed, occupying large areas. These groups are often the first phototrophic colonizers on various substrates. High abundance of cyanoprokaryota and algae is observed in moss mats, humid habitats along the shores of lakes, streams, pools and waterfalls splash zone. The base of the dominant complexes is formed by *Nostoc*, *Microcoleus*, *Phormidium*, *Symplocastrum*, *Aphanocapsa*, *Chroococcus*, *Gloeocapsa*, *Microchaete*, *Gloeocapsa*, *Pseudanabaena*, *Scytonema*; of eukaryotic algae *Bracteacoccus*, *Chlorella*, *Chlorococcum*, *Chlorosarcinopsis*, *Dictyococcus*, *Mychonastes*, *Myrmecia*, *Neochloris*, *Neosporangiococcum*, *Parietochloris*, *Scotiellopsis*, *Spongiochloris*, *Tetracystis*. The information on diversity of cyanoprokaryota and algae will be supplemented with the expansion of study geography and diversity of habitat types.

Основные синонимы

Main synonyms

Plectonema gracillimum Zopf ex Hansg. = *Leptolyngbia gracillima*
Microcoleus tenerrimus Gom. = *Trichocoleus tenerrimus*
Chroococcus limneticus Lemm. = *Limnococcus limneticus*
Schizothrix friesii (C. Ag.) Gom. = *Symplocastrum friesii*
Lyngbya aestuarii var. *antarctica* Fritsch = *Lyngbya fritschii*
Oscillatoria deflexoides Elenk. et Kosinsk. = *Phormidium deflexoides*
P. formosum (Bory ex Gom.) Anagn. et Komárek = *Kamptonema formosum*
Nostoc entophyllum Born. et Flah. = *Nostoc paludosum*
Heterococcus chodatii Visch. = *Heterococcus viridis*
Heterothrix exilis Pasch. = *Xanthonema exile*
Heterothrix debilis Visch. = *Xanthonema debile*
Achnanthes (Microneis) affinis Grun. = *Achnantheidium affine*
Microneis linearis (W. Smth) Meister = *Achnantheidium minutissimum*
Navicula contenta (Grun in Van) Heurck = *Diadesmis contenta*

Navicula mutica Kütz. = *Luticola mutica*
Navicula pupula Kütz. = *Sellaphora pupula*
Navicula atomus (Kütz.) Grun. = *Mayamaea atomus*
Navicula lagerstedtii Cleve = *Geissleria ignota*
Navicula schoenfeldii Hust. = *Geissleria schoenfeldii*
Navicula minima var. *atomoides* (Grun.) Cl. Grun. = *Eolimna minima*
Navicula subtilissima Cl. = *Kobayasiella subtilissima*
Chlamydomonas clathrata (Korsch.) Pascher. = *Chloromonas clathrata*
Chlamydomonas oblonga Anachin = *Chloromonas infirma*
Characium simplex Korsch. = *Chlamydropodium simplex*
Chlorococcum humicola (Näg.) Rabenh. = *Chlorococcum infusionum*
Palmella microscopica Korsch. = *Korschpalmella microscopica*
Cosmarium quadratum (F. Gay) De Toni = *Cosmarium quadratum* var. *quadratum*

НАПОЧВЕННЫЕ ЛИШАЙНИКИ

TERRESTRIAL LICHENS

Напочвенные лишайники⁹ как Арктики в целом, так и зоны полярных пустынь северного полушария (далее — полярных пустынь) нередко являлись предметом специальных исследований в контексте изучения растительного покрова этих территорий (см. например: Пийн, 1979; Журбенко, Матвеева, 2006; Zhurbenko et al., 2006). В результате их видовой состав выявлен здесь гораздо лучше, чем у лишайников других субстратных групп, например, эпилитов, которые достаточно хорошо изучены только на архипелаге Шпицберген и в Гренландии. Учитывая, что ряд конкретных напочвенных лихенофлор¹⁰ полярных пустынь изучен достаточно полно, а подавляющее большинство видов лишайников имеют циркумполярные ареалы, выявление их видового состава в этой зоне можно оценить на уровне 80–90 %. Находки новых видов наиболее вероятны в районах с аномальным геохимическим экофоном.

Число видов лишайников, известных для различных географических выделов полярных пустынь, и использованные источники данных представлены в табл. 18.

Таксономическое богатство и структура напочвенной лихенофлоры.

К настоящему времени в полярных пустынях известен 321 вид напочвенных лишайников из 121 рода и 44 семейств (табл. 19). Для сравнения отметим, что напочвенные лишайники полярных пустынь составляют 56 % от общего числа видов этой группы в Арктике в целом (576 видов; по: Dahlberg et al., 2013); всего же в составе всей панарктической лихенофлоры известно около 1750 видов из 284 родов (Kristinsson et al., 2010).

Напочвенные лишайники — самая богатая по числу видов группа автотрофных организмов полярных пустынь, где их в 2.7 раза больше, чем сосудистых растений (122 вида), в 1.2 раза больше, чем мхов (270 видов) и в 3.9 раза больше, чем печеночников (83 вида) (см. соответствующие разделы в настоящем сборнике). Вероятно, такая успешность обусловлена симбиотической природой этих организмов, их способностью впадать в анабиотическое состояние в течение длительного холодного периода, а также с отсутствием конкуренции со стороны быстрорастущих организмов.

Наиболее богатая из выявленных региональных напочвенных лихенофлор — флора Сибирской провинции (83 % от флоры зоны), из локальных — о-ва Большевик (74 %), из конкретных — окрестностей мыса Баранова на том же острове (52 %; Журбенко, Матвеева, 2006). Обращает на себя внимание высокая концентрация видов напочвенных лишайников в конкретных флорах, включающих до половины зонального видового богатства.

⁹ Вслед за Т. Х. Пийн (1979) мы рассматриваем напочвенные лишайники в самом широком смысле, относя к ним также виды, в целом характерные для других типов субстрата, но отмечавшиеся в полярных пустынях на почве, например, эпилиты, растущие на щебне в составе сортированных грунтов.

Таблица 17

Изученность напочвенных лишайников в различных районах
зоны полярных пустынь

Knowledge of terrestrial lichens in different regions of the polar desert zone

Территория	Число видов	Источник данных
БАРЕНЦЕВСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	205	
<i>Архипелаг Шпицберген</i> Северо-Восточная Земля	179	Lynge, 1938; Zhurbenko, 2009a, b; Øvstedal et al., 2009; Конорева, 2013, неопубл. данные; неопубл. данные М. П. Журбенко и Н. В. Матвеевой
<i>Архипелаг Земля Франца-Иосифа</i> о-ва Алджер, Белл, Гукера, Хохштеттера, Мак-Клинтока, Нортбрук, Скотт-Келти	100	Еленкин, Савич, 1912; Урбанавичюс, 2001; Halonen et al., 2009; Lichens of the Russian Arctic, 2011; Zhurbenko, 2009a; Kukwa, Zhurbenko, 2010; неопубл. данные М. П. Журбенко
<i>Архипелаг Новая Земля</i> о-в Северный острова (северная часть от Русской Гавани и севернее)	9	Журбенко, Вехов, 2001; Zhurbenko, 2009a
<i>Острова Карского моря</i> о-в Визе	41	Zhurbenko, 1996, 2009a; неопубл. данные М. П. Журбенко
СИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	268	
<i>П-ов Таймыр</i> п-ов Челюскина (северная часть)	144	Almquist, 1879; Еленкин, 1909; Lynge, 1929; Malme, 1932; Magnusson, 1944, 1947; Пийн, 1979
<i>Архипелаг Северная Земля</i> о-в Большевик	244	
	238	Андреев и др., 1993; Котлов, 1993; Kotlov, 1993, 1994; Jørgensen, Zhurbenko, 2002; Zhurbenko, Ahti, 2005; Журбенко, Матвеева, 2006; Tønnsberg, Zhurbenko, 2006; Lohtander et al., 2007; Halonen et al., 2009; Zhurbenko, 2009a, b; Kukwa, Zhurbenko, 2010; неопубл. данные М. П. Журбенко
о-в Октябрьской Революции	103	Короткевич, 1958; Андреев, 1983; Ходачек, 1986; Журбенко, Гаврило, 2005; Zhurbenko, Ahti, 2005; Zhurbenko, 2009a, b; неопубл. данные М. П. Журбенко и М. В. Гаврило
о-в Комсомолец острова Седова	6	Андреев и др., 1993
	5	Zhurbenko, Santesson, 1996; Zhurbenko, 2009a; неопубл. данные М. П. Журбенко
<i>Архипелаг Де-Лонга:</i> о-в Жохова	111	
	73	Самарский и др., 1997; Zhurbenko, Ahti, 2005; Halonen et al., 2009; Zhurbenko, 2009a; неопубл. данные М. П. Журбенко
о-в Беннетта	65	Еленкин, 1909; Söchtng et al., 1992; Zhurbenko, Hansen, 1992; Zhurbenko, Ahti, 2005; Zhurbenko, 2009a; неопубл. данные М. П. Журбенко
КАНАДСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	172	
<i>Канадский Арктический архипелаг</i> о-в Амунд-Рингнес	140	
о-в Амунд-Рингнес	44	Zhurbenko, 2009a; неопубл. данные М. П. Журбенко
о-в Эллеф-Рингнес	120	Thomson, 1990; Zhurbenko et al., 2006; Kukwa, Zhurbenko, 2010; Zhurbenko, 2009a, 2013
о-в Лохид	3	Thomson, 1990
о-в Миен	6	Thomson, 1990
о-в Борден	2	Thomson, 1990
о-в Элсмир (северная оконечность)	27	Hansen, 2000; Zhurbenko, 2009a, b
Гренландия Земля Пири (северная часть)	90	Hansen, 1995, 2008, 2013

Спектры ведущих по числу видов родов и семейств напочвенной лишайнофлоры полярных пустынь и Арктики в целом весьма схожи (рис. 44, 45). Среди родов с большим отрывом лидирует *Cladonia* — 43 вида (13 % всех видов) в полярных пустынях и 80 видов (14 %) в Арктике. На втором месте находится род *Peltigera*, соответственно 17 (5 %) и 37 видов (6 %). Среди семейств лидируют *Cladoniaceae*, включающее 45 видов (14 %) в полярных пустынях и 83 вида (16 %) в Арктике, и *Parmeliaceae*, соответственно 44 (14 %) и 62 вида (11 %).

Географический анализ напочвенной лишайнофлоры. Виды напочвенных лишайников, не выходящие за пределы полярных пустынь, не известны; 26 % рассматриваемых видов распространены вплоть до Антарктики (по: Øvstedal, Lewis Smith, 2001). В то же время ряд «негативных маркеров», таких как *Cladonia stellaris* (весьма активная в южной части тундровой зоны) и виды *Asahinea*, *Cetrelia*, *Coccocarpia*, *Heppia*, *Lichenomphalia*, *Masonhalea*, *Normandina*, *Psorula*, *Pycnothelia*, *Ramalina*, *Spilonema* и *Steinia* дифференцирует эту зону от зоны тундр своим отсутствием (Kristinsson et al., 2010).

Очевидная неравномерность изученности напочвенной лишайнофлоры полярных пустынь не позволяет объективно судить о ее региональных биогеографических особенностях. В качестве рабочей гипотезы можно предположить, что для Баренцевской провинции характерно отсутствие *Arctocetraria andrejevii*, *Brodoa oroarctica*, *Cladonia alaskana*, *C. thomsonii*, а также видов *Sticta* и *Vulpicida*. В целом же видовой состав данной лишайнофлоры представляется почти одинаковым по всему полярному кольцу.

Зональный анализ напочвенной лишайнофлоры (рис. 46) дан на основе представлений А. Н. Окснера (1974), в соответствии с которыми вид относится к тому или иному географическому элементу по преобладающей активности в соответствующих растительно-климатических зональных выделах. Для большинства

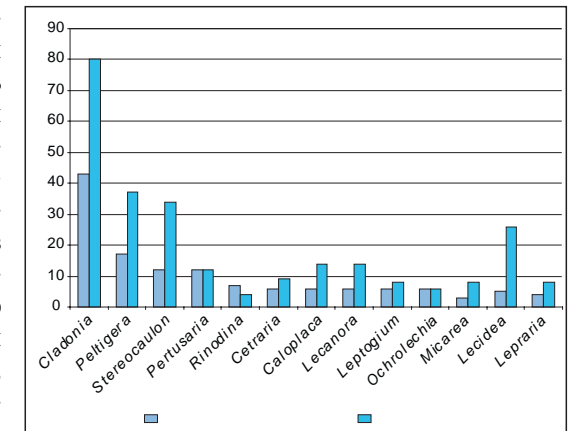


Рис. 44. Ведущие по числу видов роды напочвенных лишайников зоны полярных пустынь и Арктики в целом (по: Dahlberg et al., 2013; табл. 19).

Leading by the species number lichen genera within the polar desert zone and the whole Arctic (after: Dahlberg et al., 20; table 19).

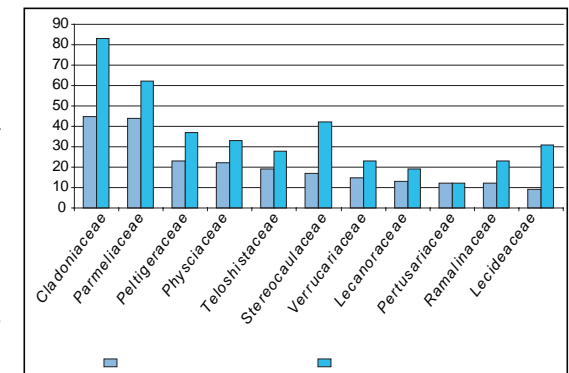


Рис. 45. Ведущие по числу видов семейства напочвенных лишайников зоны полярных пустынь и Арктики в целом (по: Dahlberg et al., 2013; табл. 19).

Leading by the species number families of the terrestrial lichens within the polar desert zone and the whole Arctic (after: Dahlberg et al., 2013; table 19).

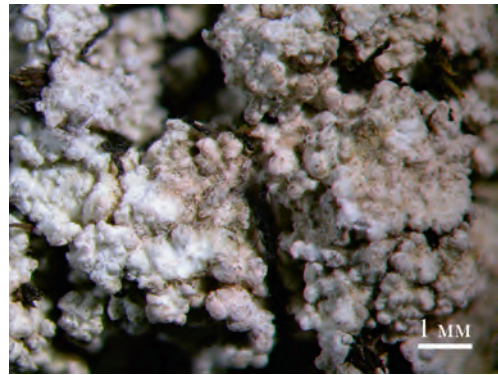


Рис. 47. *Lepraria gelida* — единственный возможный представитель «полярно-пустынного» географического элемента лишенофлоры. Образец: М. П. Журбенко 96535, LE.

Lepraria gelida — the only possible representative of the «polar desert» geographical element of the lichen flora. Specimen: M. P. Zhurbenko 96535, LE.

почвенных лишайников, такие как *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Cladonia pocillum*, *C. pyxidata*, *C. stricta* s. l., *Flavocetraria cucullata*, *Ochrolechia frigida*, *Protopannaria pezizoides*, *Stereocaulon rivulorum* и *Thamnolia vermicularis*, очень активны в полярных пустынях (Журбенко, Матвеева, 2006), затруднительно выделить какой-нибудь «полярнопустынный» вид, наиболее активный именно в данной зоне. Возможным исключением является *Lepraria gelida* (рис. 47), обильное развитие которой отмечалось в приморских экотопах о-ва Большевик Северной Земли (Куква, Zhurbenko, 2010).

Встречаемость. Напочвенные лишайники полярных пустынь распределяются по классам встречаемости следующим образом (табл. 19): очень часто отмечались 7 % видов (*Cetrariella delisei*, *Bryocaulon divergens*, *Cladonia coccifera*, *C. gracilis* s. l., *C. pyxidata*, *Ochrolechia frigida*, *Peltigera canina*, *P. rufescens*, *Pseudophebe minuscula*, *P. pubescens*, *Sphaerophorus fragilis*, *S. globosus*, *Stereocaulon alpinum*, *Thamnolia vermicularis* и др.), часто — 15 % (*Cladonia deformis*, *C. fimbriata*, *C. pleurota*, *Collema tenax*, *Leptogium lichenoides*, *Lecidea ramulosa*, *Parmelia omphalodes* и др.), спорадически — 34 % (*Agonimia gelatinosa*, *Fulgensia bracteata*, *Japewia torniensis*, *Psora decipiens*, *Stereocaulon depressum*, *S. glareosum*, *S. vesuvianum*, *Xanthomendoza borealis* и др.), редко — 37 % (*Bacidia illudens*, *Caloplaca saxifragarum*, *Catapyrenium cinereum*, *Diploschistes muscorum*, *Endocarpon pusillum*, *Pertusaria atra*, *Rinodina conradii*, *Toninia squalida*, *Thrombium epigaeum* и др.), очень редко — 6 % видов (*Biatorella contigua*, *Cladonia turgida*, *Fulgensia desertorum*, *Gypsoplaca macrophylla*, *Gyalecta peziza*, *Psora vallesiaca*, *Squamarina cartilaginea*, *Tuckermannopsis inermis* и др.).

Субстратная приуроченность. Только 85 % анализируемых видов являются собственно напочвенными, т. е. растут исключительно или преимущественно на минеральной почве, грунте или мелкозем (*Arthruraphis vacillans*, *Baeomyces placophyllus*, *Pilophorus dovrensis*, *Protoblastenia terricola*, *Psora decipiens* и др.), на «приземных» сосудистых растениях (*Amandinea punctata*, *Caloplaca cerina*,

lyngei, *Pertusaria dactylina*, *Rinodina mniaraea*, *Sphaerophorus globosus*, *Sticta arctica*, *Thamnolia vermicularis* и *Toninia arctica*. Достаточно весома (19 %) группа видов, активных более чем в двух природных зонах, — это *Bacidia bagliettoana*, *Bilimbia sabuletorum*, *Caloplaca cerina*, *Candelariella aurella*, *C. vitellina*, *Cladonia chlorophaea*, *Gyalecta xanthostigmoidea*, *Leptogium lichenoides*, *Parmelia sulcata*, *Peltigera canina*, *Physcia caesia*, *Xanthoparmelia somloënsis*. Интересна группа из 11 видов (3 %), представляющих пустынно-степной и аркто-пустынный элементы (*Collema polycarpon*, *C. substellatum*, *C. tenax*, *Gypsoplaca macrophylla*, *Fulgensia desertorum*, *Lobothallia alphoplaca*, *Psora vallesiaca*, *Rinodina terrestris*, *Squamarina cartilaginea*, *Toninia sedifolia* и *Xanthocarpia tominii*).

Несмотря на то, что многие виды на-

C. phaecarpella, *Lecanora hagenii* var. *fallax*, *Parvooplaca tirolensis*, *Rinodina olivaceobrunnea* и др.), бриофитах (*Agonimia tristicula*, *Anaptychia bryorum*, *Arctomia interfixa*, *Bacidia bagliettoana*, *Leciophysma finmarkicum*, *Parmeliella triptophylla*, *Schadonia fecunda* и др.), других напочвенных лишайниках (*Caloplaca psoricida*, *Diplotomma nivale*, *Thelocarpon epibolum*) и/или на растительных остатках (*Lecidea ementiens*, *Protothelenella sphinctrinoidella* и др.). Остальные 15 % видов относятся к эпилитам, которые эпизодически поселяются на сортированных щебнистых грунтах (*Dermatocarpon miniatum*, *Melanelia commixta*, *M. stygia*, *Melanohalea infumata*, *Pilophorus robustus*, *Placopsis gelida*, *Polyblastia theleodes*, *Sphaerophorus fragilis*, *Stereocaulon botryosum*, *S. depressum* и *Xanthoparmelia somloënsis*) и бриофитах, особенно на плотных корках печеночников (*Arctoparmelia centrifuga*, *A. incurva*, *Brodoa oroarctica*, *Lobothallia melanaspis*, *Melanelia agnata*, *M. hepatizon*, *Pannaria hookeri* и *Pseudophebe pubescens*). Интересно, что на почвенных субстратах в полярных пустынях также найдены и некоторые, в целом более южные, эпифитные виды, например, *Bryoria fuscescens*.

Жизненные формы и размеры. В составе анализируемой лишенофлоры 42 % видов относятся к накипным лишайникам, 25 % — к кустистым, 20 % — к листоватым, 11 % — к чешуйчатым и 2 % — к лопастным (табл. 19). Для многих видов лишайников в полярных пустынях характерно формирование подушечных форм (рис. 48). Макролишайники составляют 44 % рассматриваемых видов, мезолишайники (*Baeomyces placophyllus*, *Collema substellatum*, *Fulgensia bracteata*, *Fuscopannaria viridescens*, *Gypsoplaca macrophylla*, *Leptogium lichenoides*, *Lobothallia*

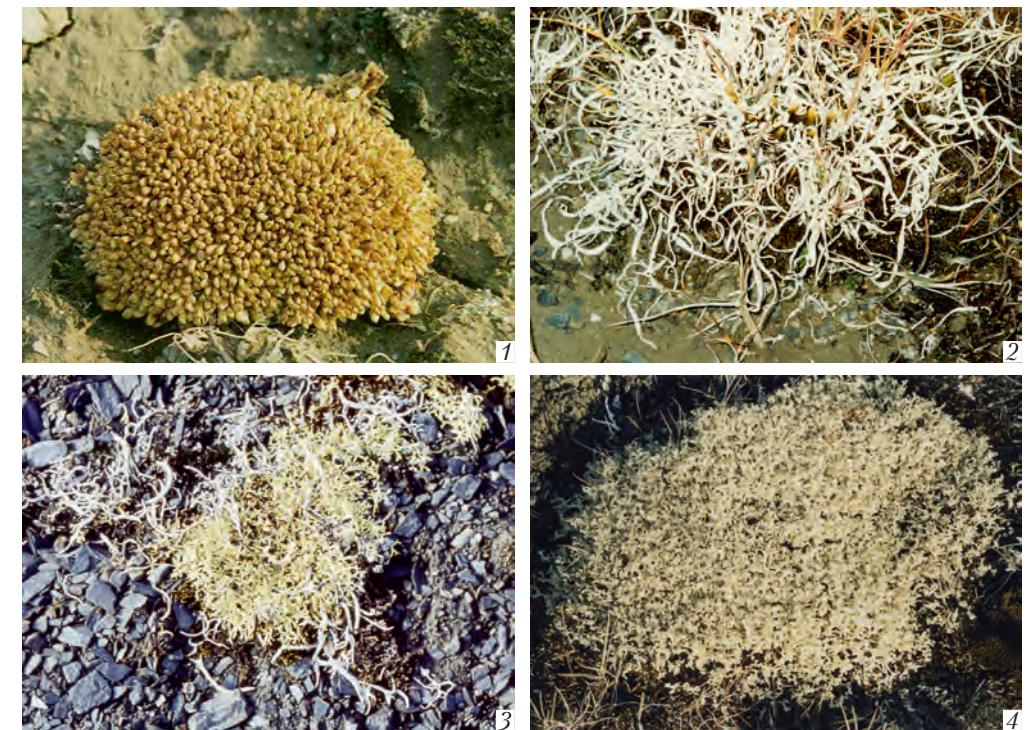


Рис. 48. Подушечные формы лишайников.
1 — *Dactylina arctica*, 2 — *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis*, 3 — *Alloctraria madreporiformis*, 4 — *Flavocetraria nivalis*.

Cushion forms of lichens.

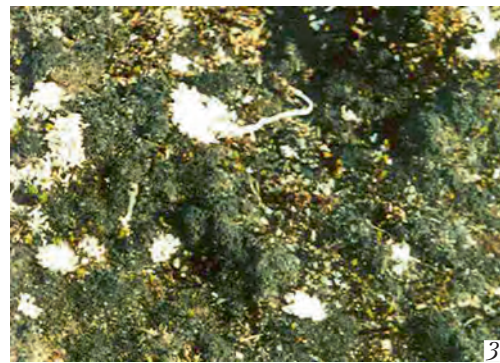
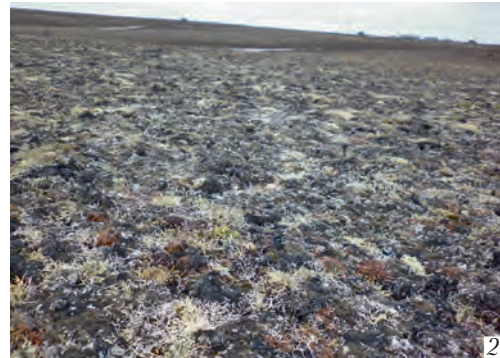
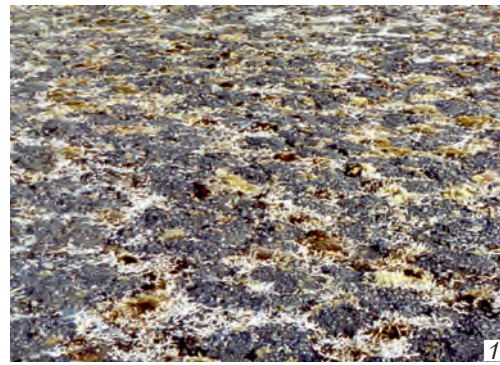


Рис. 49. Сообщества с доминированием *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis* на мысе Челюскин п-ова Таймыр (1) и с *Cetrariella delisei* (2) и *Siphula ceratites* (3) в окрестностях бухты Солнечная на о-ве Большевик.

Stands with dominance of *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis* on Cape Chelyuskin, Taimyr Peninsula (1), *Cetrariella delisei* (2) and *Siphula ceratites* (3) in the vicinity of Solnechnaya Bay on Bolshevik Island.

видов), локальная — на о-ве Большевик мыса Баранова на том же острове (52 %); наименее полно — в Канадской провинции (54 %). В полярных пустынях лишайников

alphoplaca, *Peltigera venosa*, *Pertusaria dactylina*, *Phaeorrhiza nimbosa*, *Placidium lachneum*, *Psora rubiformis*, *Psoroma hypnorum*, *Solorina bispora*, *Toninia arctica*, *Xanthomendoza borealis* и др.) — 15 % и микролишайники — 41 %.

Роль в растительных сообществах. Хотя в тундровой зоне напочвенные лишайники — постоянный компонент всех зональных и многих интразональных сообществ, их обилие в них довольно низко. Только в полярных пустынях в зональных позициях встречаются сообщества с доминированием *Thamnolia vermicularis* var. *subuliformis*, которые известны с мыса Челюскин п-ова Таймыр (рис. 49, 1) и о-ва Хейса в архипелаге Земля Франца-Иосифа. Сообщества с доминированием в покрове *Siphula ceratites* описаны на юге о-ва Большевик в архипелаге Северная Земля (рис. 49, 2). Во многих районах зоны полярных пустынь в местах долгого лежания снега обычны сплошные ковры либо многочисленные изолированные крупные подушки *Cetrariella delisei* (рис. 49, 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В полярных пустынях северного полушария к настоящему времени известен 321 вид напочвенных лишайников из 121 рода и 44 семейств; у 4 видов семейство не определено. Учитывая, что ряд конкретных напочвенных лишайнофлор полярных пустынь изучен достаточно полно, а подавляющее большинство видов лишайников имеют циркумполярные ареалы, выявленность видового состава можно оценить на уровне 80–90 %. Находки новых для зоны видов наиболее вероятны в районах с аномальным геохимическим экотопом. Наиболее полно региональная напочвенная лишайнофлора выявлена в Сибирской провинции (83 % всех

видов), локальная — на о-ве Большевик (74 %), а конкретная — в окрестностях

растений (122 вида), в 1.2 раза — чем мхов (270 видов) и в 3.9 раза — чем печеночников (83 вида). У лишайников, в отличие от остальных групп, нет такого заметного обеднения по числу видов, родов и семейств в полярных пустынях по сравнению с тундровой зоной. Спектры ведущих родов и семейств (по числу видов) напочвенной лишайнофлоры полярных пустынь в целом очень схожи с таковыми тундровой зоны. Во всех родовых спектрах с большим отрывом лидирует род *Cladonia*, а в спектрах семейств — *Cladoniaceae* и *Parmeliaceae*. Виды напочвенных лишайников, специфичные для полярных пустынь, не известны. 26 % рассматриваемых видов отмечались в Антарктике. Лишайнофлора полярных пустынь дифференцируется от тундровой отсутствием *Cladonia stellaris* и видов *Asahinea*, *Cetrelia*, *Coccocarpia*, *Heppia*, *Lichenomphalia*, *Masonhalea*, *Normandina*, *Psorula*, *Pycnothelia*, *Ramalina*, *Spilonema* и *Steinia*. Подавляющее большинство (88 %) видов активны в Арктике, однако собственно арктическими являются только 36 %. *Lepraria gelida*, возможно является единственным «полярнопустынным» видом, или одним из немногих, наиболее активных в данной зоне. Очень часто отмечались 7 % видов, часто — 15 %, спорадически — 34 %, редко — 37 % и очень редко — 6 %. К собственно напочвенным относятся 85 % анализируемых видов, остальные 15 % представлены эпилитами, эпизодически переходящими на сортированные щебнистые грунты и корки бриофитов. В составе данной лишайнофлоры 42 % видов относятся к накипным лишайникам, 25 % — к кустистым, 20 % — к листоватым, 11 % — к чешуйчатым и 2 % — к лопастным; 44 % — к макролишайникам, 15 % — к мезолишайникам, 41 % — к микролишайникам. Многие виды формируют в полярных пустынях подушечные формы.

SUMMARY

There are 321 species of terrestrial lichens from 121 genera and 44 families known from the polar deserts zone of the northern hemisphere. The species diversity is presumably revealed for 80–90 %. Finds of the additional species are most likely in areas with abnormal geochemistry. The best studied regional lichen flora is that of the Siberian Province (includes 83% of all species), local lichen flora — of Bolshevik Island (74 %), “spot lichen flora” — of the vicinities of Cape Baranov on the same island (52%); the least studied — lichen flora of the Canadian Province (54 %). In polar deserts number of lichen species is 2.7 times greater than flowering plants (122 species), 1.2 times greater than mosses (270 species), and 3.9 times greater than liverworts (83 species). Unlike the other plant groups, there is no significant reduction of the number of lichen species, genera and families in polar deserts compared to tundra zone. The spectra of the most species-rich lichen genera and families of polar deserts are generally very similar to those of the tundra zone. The most spacious genus is *Cladonia*, the most spacious families are Cladoniaceae and Parmeliaceae. 26 % of the analyzed species occur in the Antarctic. Lichen species specific for the polar deserts are not known. The latter zone differs from tundra zone in the absence of such taxa as *Cladonia stellaris*, *Asahinea*, *Cetrelia*, *Coccocarpia*, *Heppia*, *Lichenomphalia*, *Masonhalea*, *Normandina*, *Psorula*, *Pycnothelia*, *Ramalina*, *Spilonema* and *Steinia*. The vast majority (88 %) of the species are prospering in the Arctic, however, only 36 % of them are prospering only there. The only species prospering exclusively in the polar deserts is possibly *Lepraria gelida*. 7 % of the analyzed species occurred in polar deserts very frequent, 15 % — frequent, 34 % — sporadically, 37 % — rare and 6 % — very rare. 85 % of the species are genuine terricolous lichens, the remaining are epilithic lichens occurring on gravelly soils and bryophytes. 42 % of the species are crustose lichens, 25 % — fruticose, 20 % — foliose, 11 % — squamulose and 2 % — lobate; 44 % — macrolichens, 15 % — mesolichens, and 41 % — microlichens. Many lichen species form cushion shape in polar deserts.

КОММЕНТАРИИ

COMMENTS

1. *Candelariella kuusamoensis* Räsänen — нахождение этого вида в зоне полярных пустынь нуждается в проверке. В последующем анализе лишенофлоры подобные сомнительные данные не учитывались.
2. *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. em. Ruoss s. l. — приводится по литературным данным, где не указано, к какому подвиду относится находка.
3. *Dacampia hookeri* (Borrer) A. Massal. — возможно, является лишенофильным грибом, развивающимся на видах рода *Solorina*.
4. *Dibaeis baeomyces* (L. fil.) Rambold et Hertel — нахождение этого вида в зоне полярных пустынь нуждается в проверке.
5. *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer. s. l. — приводится по литературным данным, где не указано, к какому подвиду относится находка.
6. *Lecanoromycetes* inc. sedis — здесь собраны виды с неопределенным положением в пределах данного таксона.
7. *Lecidea epiphyaea* Nyl. — принадлежность вида к роду *Lecidea* требует проверки.
8. *Mycobilimbia pilularis* (Körb.) Hafellner et Türk — все местонахождения этого вида являются сомнительными, его наличие в зоне полярных пустынь нуждается в проверке.
9. *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lyngby s. l. — часть образцов была определена как *O. inaequatula* (Nyl.) Zahlbr., которая в настоящее время синонимизирована с *O. frigida* (Kukwa, 2011).
10. *Gowardia* sp. — здесь отмечены все указанные в литературе находки *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl., которая теперь разделена на *Gowardia nigricans* (Ach.) P. Halonen et al. и *G. arctica* P. Halonen, L. Myllys, S. Velmala et H. Hyvärinen.
11. *Solorina bispora* Nyl. s. l. — приводится по литературным данным, где не указано, к какому подвиду относится находка.
12. *Solorina spongiosa* (Ach.) Anzi — возможно, в основном *S. bispora* var. *subsp. spongiosa*.
13. *Phaeophyscia constipata* (Norrl. et Nyl.) Moberg — возможно, неправильное определение *Anaptychia bryorum*.
14. *Rinodina mniaraea* (Ach.) Körb. s. l. — приводится по литературным данным, где не указано, к какому варианту относится находка.
15. *Toninia subaromatica* (Vain.) H. Olivier — принадлежность вида к роду *Toninia* требует проверки.
16. *Leparia membranacea* (Dickson) Vain. — нахождение этого вида в зоне полярных пустынь нуждается в проверке.
17. *Leparia vouauxii* (Hue) R. C. Harris — возможно, частично *L. gelida*.
18. *Rusavskia subfruticulosa* (Elenkin) Kondratyuk et Kärnefelt — возможно, является *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr. var. *splendens* (Darb.) M. S. Christ. ex Poelt.

ИСКЛЮЧЕННЫЕ ТАКСОНЫ

EXCLUDED TAXA

Brodoa intestiniiformis (Vill.) Goward — указания для Земли Франца-Иосифа (Александрова, 1983; Lichens of the Russian Arctic, 2011) и Северной Земли (Андреев и др., 1993) сомнительны. Вероятно, неправильное определение *B. oroarctica* (Урбанавичюс, 2001).

Candelariella citrina B. de Lesd. (syn. *C. terrigena* Räsänen) — на о-ве Эллеф-Рингнес

(Zhurbenko et al., 2006) и мысе Челюскин как «*C. terrestris* Räsänen» (Пийн, 1979: 64). Возможно, неправильное определение *C. aggregata* M. Westb., *C. canadensis* H. Magn., *C. placodizans* (Nyl.) H. Magn. или *C. borealis* M. Westb. (Westberg, 2007).

Cetraria ericetorum Opiz — указание для п-ова Таймыр (Пийн, 1979) сомнительно.

Physcia stellaris (L.) Nyl. — указание для района мыса Челюскин на п-ове Таймыр (см.: Zhurbenko, 1996) сомнительно.

Platismatia lacunosa (Ach.) W. L. Culb. et C. F. Culb. — указание для Земли Франца-Иосифа (Lichens of the Russian Arctic, 2011) сомнительно.

Stereocaulon paschale (L.) Hoffm. — указание для Земли Франца-Иосифа (Lichens of the Russian Arctic, 2011) сомнительно.

Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. — указания для Земли Франца-Иосифа (Lichens of the Russian Arctic, 2011), района мыса Челюскин на п-ове Таймыр (Пийн, 1979) и Северной Земли (Андреев и др., 1993) сомнительны. Вероятно, неправильное определение *Xanthomendoza borealis*.

ОСНОВНЫЕ СИНОНИМЫ

MAIN SYNONYMS

- Alectoria chalybeiformis* (L.) Röhl. = *Bryoria chalybeiformis* (L.) Brodo et D. Hawksw.
Alectoria jubata auct. var. *chalybeiformis* Ach. = *Bryoria chalybeiformis* (L.) Brodo et D. Hawksw.
Alectoria minuscula Nyl. = *Pseudephebe minuscula* (Arnold) Brodo et D. Hawksw.
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl. = *Gowardia nigricans* (Ach.) P. Halonen, L. Myllys, S. Velmala et H. Hyvärinen
Alectoria nitidula (Th. Fr.) Vain. = *Bryoria nitidula* (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.
Bacidia pubescens (L.) R. Howe = *Pseudephebe pubescens* (L.) M. Choisy
Bacidia subfuscata (Nyl.) Th. Fr. = *Lecania subfuscata* (Nyl.) S. Ekman
Biatora sphaeroides (Dicks.) Körb. = *Mycobilimbia pilularis* (Körb.) Hafellner et Türk
Buellia nivalis (Bagl. et Carestia) Hertel in Hafellner = *Diplotomma nivale* (Bagl. et Carestia) Hafellner
Buellia papillata (Sommerf.) Tuck. = *Tetramelas papillatus* (Sommerf.) Kalb
Caloplaca ammiospila (Ach.) H. Olivier = *Blastenia ammiospila* (Wahlenb.) Arup, Søchting et Frödén
Caloplaca elegans (Link) Th. Fr. = *Rusavskia elegans* (Link) S. Y. Kondr. et Kärnefelt
Caloplaca jungermanniae (Vahl) Th. Fr. = *Bryoplaca jungermanniae* (Vahl) Søchting, Frödén et Arup
Caloplaca sinapisperma (Lam.) Maheu et A. Gillet = *Bryoplaca sinapisperma* (Lam. et DC.) Søchting, Frödén et Arup
Caloplaca stillicidiorum (Vahl) Lyngby = *Caloplaca cerina* (Hedw.) Th. Fr. var. *chloroleuca* (Sm.) Th. Fr.
Caloplaca subolivacea (Th. Fr.) Lyngby = *Parvoplaca tirolensis* (Zahlbr.) Arup, Søchting et Frödén
Caloplaca tetraspora (Nyl.) H. Olivier = *Bryoplaca tetraspora* (Nyl.) Søchting, Frödén et Arup
Caloplaca tirolensis Zahlbr. = *Parvoplaca tirolensis* (Zahlbr.) Arup, Søchting et Frödén
Caloplaca tominii (Savicz) Ahlner = *Xanthocarpia tominii* (Savicz) Frödén, Arup et Søchting
Cetraria cucullata (Bell.) Ach. = *Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell
Cetraria delisei (Bory) Th. Fr. = *Cetrariella delisei* (Schaer.) Kärnefelt et A. Thell
Cetraria hepatizon (Ach.) Vain. = *Melanelia hepatizon* (Ach.) A. Thell
Cetraria nivalis (L.) Ach. = *Flavocetraria nivalis* (L.) Kärnefelt et A. Thell
Cladonia alpicola (Flot.) Vain. = *Cladonia macrophylla* (Schaer.) Stenh.
Cladonia cornutoradiata (Coem.) Vain. = *Cladonia subulata* (L.) F. H. Wigg.
Cladonia degenerans (Flk.) Spreng. = *Cladonia phyllophora* Hoffm.
Cladonia delessertii (Nyl.) Vain. = *Cladonia subfurcata* (Nyl.) Arnold
Cladonia elongata auct. = *Cladonia gracilis* (L.) Willd. subsp. *elongata* (Wulfen) Vain. или *Cladonia macroceras* (Delise) Hav.
Cladonia lepidota Nyl. = *Cladonia stricta* (Nyl.) Nyl.
Cladonia mitis Sandst. = *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. em. Ruoss subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss
Coenogonium nigrum (Huds.) Ehrenb. = *Cystocoleus ebeneus* (Dillwyn) Thwaites

- Collema arcticum* Lynge = *Collema ceraniscum* Nyl.
Collema pulposum (Bernh.) Ach. = *Collema tenax* (Sw.) Ach.
Cornicularia aculeata (Schreb.) Ach. = *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr.
Cornicularia divergens Ach. = *Bryocaulon divergens* (Ach.) Kärnefelt
Dermatocarpon arnoldianum Degel. = *Dermatocarpon miniatum* (L.) W. Mann var. *miniatum*
Dermatocarpon intestiniforme (Körb.) Hasse = *Dermatocarpon miniatum* (L.) W. Mann var. *complicatum* (Lightf.) Th. Fr.
Dermatocarpon polyphyllum (Wulfen) Dalla Torre et Sarnth. = *Dermatocarpon miniatum* (L.) W. Mann var. *complicatum* (Lightf.) Th. Fr.
Diplotomma alboatrum (Hoffm.) Flot. = *Diplotomma nivale* (Bagl. et Carestia) Hafellner
Caloplaca xanthostigmoidea (Räsänen) Zahlbr. = *Gyalolechia xanthostigmoidea* (Räsänen) Söchting, Frödén et Arup
Hypogymnia intestiniiformis (Vill.) Räsänen = *Brodoa intestiniiformis* (Vill.) Goward
Lecanora hagenii (Ach.) Ach. var. *saxifragae* (Anzi) R. Sant. = *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach. var. *fallax* Hepp
Lecidea colloidea (Th. Fr.) Leight. = *Lecidea epiphaea* Nyl.
Lepraria cacuminum (A. Massal.) Loht. = *Lepraria alpina* (de Lesd.) Tretiach et Baruffo
Leproloma vouauxii (Hue) J. R. Laundon = *Lepraria vouauxii* (Hue) R. C. Harris
Leptogium pulvinatum (Hoffm.) Cromb. = *Leptogium lichenoides* (L.) Zahlbr. var. *pulvinatum* (Hoffm.) Zahlbr.
Mycobilimbia lurida (Ach.) Hafellner et Türk = *Romjularia lurida* (Ach.) Timdal
Ochrolechia inaequatula (Nyl.) Zahlbr. = *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge s. l.
Pannaria pezizoides (Weber) Trevis. = *Protopannaria pezizoides* (Weber) P. M. Jørg. et S. Ekman
Parmelia alpicola Th. Fr. = *Allantoparmelia alpicola* (Th. Fr.) Essl.
Parmelia centrifuga (L.) Ach. = *Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale
Parmelia incurva (Pers.) Fr. = *Arctoparmelia incurva* (Pers.) Hale
Parmelia infumata Nyl. = *Melanohalea infumata* (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. et Lumbsch
Parmelia minuscula Nyl. = *Pseudophebe minuscula* (Arnold) Brodo et D. Hawksw.
Parmelia physodes (L.) Ach. = *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.
Parmelia pubescens (L.) Vain. = *Pseudophebe pubescens* (L.) M. Choisy
Parmelia skultii Hale = *Parmelia omphalodes* (L.) Ach. subsp. *glacialis* Skult
Parmelia stygia (L.) Ach. = *Melanelia stygia* (L.) Essl.
Parmelia subobscura Vain. = *Hypogymnia subobscura* (Vain.) Poelt
Parmeliella lepidiota (Sommerf.) Vain. = *Fuscopannaria praetermissa* (Nyl.) P. M. Jørg.
Peltigera erumpens (Taylor) Lange = *Peltigera didactyla* (With.) J. R. Laundon
Peltigera rufescens var. *incusa* (Flot.) Körb. = *Peltigera neckeri* Hepp ex Müll. Arg.
Pertusaria bryophaga Erichsen = *Ochrolechia bryophaga* (Erichsen) K. Schmitz et Lumbsch
Pertusaria freyi Erichsen = *Megaspora verrucosa* (Ach.) Hafellner et V. Wirth
Physcia intermedia Vain. = *Physcia dubia* (Hoffm.) Lettau
Physcia muscigena (Ach.) Nyl. = *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt
Physcia sciastra (Ach.) Du Rietz = *Phaeophyscia sciastra* (Ach.) Moberg
Protoblastenia siebenhaariana (Körb.) J. Steiner var. *terricola* (Anzi) Hafellner et Türk = *Protoblastenia terricola* (Anzi) Lynge
Teloschistes contortuplicatus (Ach.) Clauzade et Rondon = *Seiophora contortuplicata* (Ach.) Frödén
Xanthoria borealis R. Sant. et Poelt = *Xanthomendoza borealis* (R. Sant. et Poelt) Söchting, Kärnefelt et S. Y. Kondr.
Xanthoria elegans (Link) Th. Fr. = *Rusavskia elegans* (Link) S. Y. Kondr. et Kärnefelt
Xanthoria subfruticulosa (Elenkin) Piin = *Rusavskia subfruticulosa* (Elenkin) Kondratyuk et Kärnefelt

ЛИХЕНОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ

LICHENICOLOUS FUNGI

Лихенофильными грибами называют эколого-трофическую группу нелихенизированных грибов, облигатно обитающих на лишайниках. К настоящему времени известно не менее 1800 видов этих грибов из более 350 родов (Lawrey, Diederich, 2014), однако их истинное таксономическое разнообразие, вероятно, гораздо выше. Детальное описание этой группы грибов можно найти в работах М. П. Журбенко (1998) или J. D. Lawrey и P. Diederich (2003).

Почти все сведения о лихенофильных грибах зоны полярных пустынь (табл. 20) северного полушария основаны на определениях М. П. Журбенко собственных сборов с островов Большевик (1996 г.) и Беннетта (1989 г.), сборов В. П. Савича 1930 г. с Земли Франца-Иосифа, о-ва Визе и островов Седова, Н. В. Матвеевой — с о-ва Большевик (1996–1998 и 2000 гг.) и ее же и D. A. Walker — с о-ва Эллеф-Рингнес (2005 г.).

К настоящему времени в полярных пустынях известны 108 видов и 48 родов лихенофильных грибов из 23 семейств и 8 порядков (табл. 21), что составляет около 30 % от их видового и 45 % от их родового разнообразия в Арктике, а в мире — около 5 % и 15 % соответственно (рис. 50). Наиболее изучена в этом отношении российская часть полярных пустынь, где найдено 87 % от общего числа видов этой зоны.

Опыт наших исследований лихенофильных грибов полярных пустынь позволяет предположить, что их истинное видовое богатство в этой зоне намного выше. Трудность выявления лихенофильных грибов во многом обусловлена малозаметностью, подавляющее большинство их видов различимы только вооруженным глазом. Наиболее заметны виды, вызывающие у хозяев галлы (например, *Thamnogalla crombiei*) или крупные локальные обесцвечивания тканей (например, *Corticifraga peltigerae*), а также виды с крупными, обильно развитыми плодовыми телами (такие как *Geltingia associata*, *Rhagadostoma lichenicola* и *Stigmidium conspurcans*) или те, у которых плодовые тела контрастируют с окраской хозяина (например, *Lichenostigma alpinum*, растущая на белых слоевищах видов

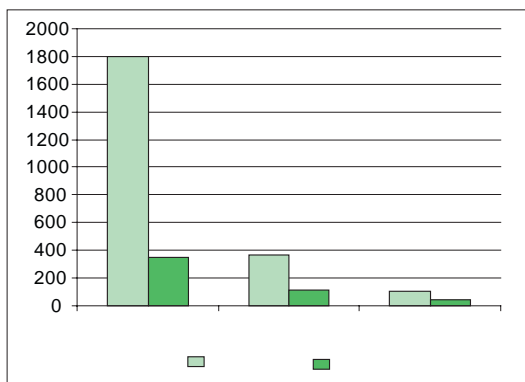


Рис. 50. Число видов и родов лихенофильных грибов в зоне полярных пустынь, в Арктике и на земном шаре (по: Dahlberg et al., 2013; Lawrey, Diederich, 2014; табл. 21).

Number of species and genera of lichenicolous fungi of the polar desert zone, of the Arctic and of the world (after: Dahlberg et al., 2013; Lawrey, Diederich, 2014; Table 21).

Таблица 20

Изученность лихенофильных грибов в различных районах зоны полярных пустынь
Knowledge of lichenicolous fungi in different regions of the polar desert zone

Территория	Число видов	Источник данных
БАРЕНЦЕВСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	51	
Архипелаг Шпицберген (Северо-Восточная Земля)	18	Fries, 1860, 1867; Hagen, 1950; Zhurbenko, 2009b, c, 2010a; Zhurbenko, Brackel, 2013.
Архипелаг Земля Франца-Иосифа		
о-ва Земля Александры, Алджер, Белл, Гукера, Мак-Клинтока, Нортбрук, Скотт-Келти, Огорд	44	Zhurbenko, Santesson, 1996; Diederich et al., 2002; Zhurbenko, Alstrup, 2004; Zhurbenko, 2007, 2009a, 2010a, 2013; Zhurbenko, Triebel, 2008; Zhurbenko, Grube, 2010.
Архипелаг Новая Земля	5	Zhurbenko, Alstrup, 2004; Zhurbenko, 2008, 2010b.
о-в Северный (северная часть)		
Острова Карского моря	5	Zhurbenko, Santesson, 1996; Каратыгин и др., 1999; Zhurbenko, 2009a.
о-в Визе		
СИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	75	
П-ов Таймыр	2	Zhurbenko, Santesson, 1996; Каратыгин и др., 1999.
п-ов Челюскин (северная часть)		
Архипелаг Северная Земля	75	
о-в Большевик	69	Diederich, Zhurbenko, 1997, 2001; Каратыгин и др., 1999; Diederich, Etayo, 2000; Diederich et al., 2002; Zhurbenko, Triebel, 2003, 2008; Alstrup, 2004; Zhurbenko, Alstrup, 2004; Zhurbenko, 2008, 2009a, b, c, d, 2010a, b, 2012, 2013; Navarro-Rosinés et al., 2010; Zhurbenko, Grube, 2010.
о-в Октябрьской Революции	14	Zhurbenko, Santesson, 1996; Zhurbenko, Triebel, 2005; Zhurbenko, 2008, 2009a, 2012.
острова Седова	8	Zhurbenko, Santesson, 1996; Zhurbenko, 2012.
Архипелаг Де-Лонга	13	
о-в Жохова	8	Zhurbenko, Santesson, 1996; Самарский и др., 1997; Каратыгин и др., 1999; Zhurbenko, 2012
о-в Беннетта	10	Zhurbenko, Santesson, 1996; Zhurbenko, 2009d, 2010a.
КАНАДСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	44	
Канадский арктический архипелаг	44	
о-в Амунд-Рингнес	4	Zhurbenko, 2009a, 2013.
о-в Эллеф-Рингнес	43	Zhurbenko, 2009a, 2010a, 2012, 2013.

из родов *Ochrolechia* и *Pertusaria*). Труднее всего обнаружить виды с полностью погруженными плодовыми телами, которые не вызывают видимых изменений в тканях хозяина (например, *Cercidospora lobothealliae*). По степени заметности лихенофильные грибы полярных пустынь можно грубо разделить на 3 класса.

1. Виды, достаточно хорошо заметные невооруженным глазом (11 %), например, *Arthonia pannariae*, *A. peltigerea*, *A. peltigerina*, *Corticifraga peltigerae*, *Geltingia associata*, *Phacopsis oroarcticae*, *Rhagadostoma brevisporum*, *R. lichenicola*, *Stigmidium conspurcans* и *Thamnogalla crombiei*.

2. Виды, хорошо заметные только при 10-кратном увеличении (51 %), например, *Arthonia clemens*, *A. fuscopurpurea*, *A. stereocaulina*, *Carbonea aggregantula*, *C. vitellinaria*, *Catillaria stereocaulorum*, *Cercidospora punctillata*, *Dacampia engeliana*,

Dactylospora deminuta, *Endococcus propinquus*, *E. rugulosus*, *Intralichen christiansenii*, *Lasiosphaeriopsis stereocaulicola*, *Lichenochora coppinsii*, *Lichenocodium erodens*, *Muellerella pygmaea*, *Odontotrema santessonii*, *Polycoccum tryphethelioides*, *Pronectria robergei*, *Pseudopyrenidium tartaricola*, *Pyrenidium actinellum*, *Rhymbocarpus stereocaulorum*, *Sagediopsis pertusariicola*, *Scutula tuberculosa*, *Sphaerellothecium araneosum*, *S. cladoniae*, *Stigmidium cerinae*, *S. peltideae*, *Taeniolella beschiana*, *T. rolfi* и *Xenonectriella lutescens*.

3. Виды, хорошо заметные только при 20–40-кратном увеличении (38 %), например, *Acanthonitschkea peltigericola*, *Arthonia excentrica*, *Cercidospora lobothealliae*, *C. ochrolechia*, *Dactylospora rhyparizae*, *Didymellopsis pulposi*, *Epibryon conductrix*, *Epithamnolia karatyginii*, *Graphium aphthosae*, *Merismatium heterophractum*, *Nanostictis peltigerae*, *Phaeospora peltigericola*, *Pronectria lecideicola*, *Rhymbocarpus neglectus*, *Skyttea dacampiae*, *Stigmidium mitchellii*, *S. stereocaulorum*, *Unguiculariopsis refractive* и *Zwackhiomyces macrosporus*.

В десятку наиболее часто отмечавшихся в полярных пустынях видов лихенофильных грибов (табл. 21) входят *Dactylospora deminuta* (63 находки), *Cercidospora punctillata* (58), *Catillaria stereocaulorum* (39), *Lasiosphaeriopsis stereocaulicola* (37), *Cercidospora stereocaulorum* (33), *Muellerella pygmaea* (33), *Stigmidium peltideae* (29), *Merismatium heterophractum* (16), *Arthonia peltigerina* (15) и *Merismatium nigritellum* (14). Примечательно, что все они, кроме *Lichenostigma alpinum*, *Sphaerellothecium araneosum* и *S. cladoniae*, также входят в число 10 лидирующих по этому показателю видов в Российской Арктике, а один — *Dactylospora deminuta* — в мире (Журбенко, 2010). Отметим, что данные о встречаемости и географическом распространении видов (табл. 21), описанных недавно и по единичным или немногим находкам, таких как *Lichenochora arctica*, *Llimoniella catapyrenii*, *Opegrapha buelliae* (Zhurbenko 2013), *Cercidospora epithamnolia* (Zhurbenko, 2012), *Phacopsis oroarcticae* (Zhurbenko, 2010b) и *Pronectria lecideicola* (Zhurbenko, 2009c), заведомо предварительны.

При анализе ведущих по числу видов родов лихенофильных грибов полярных пустынь, Арктики и земного шара (табл. 22) обращает на себя внимание, что: 1) во всех случаях наиболее богатые роды — *Arthonia* и *Stigmidium*; 2) входящие в пятерку лидирующих в мире роды *Opegrapha* и *Tremella* в Арктике представлены очень слабо — известны всего 3 вида *Opegrapha* и 2 вида *Tremella* (Dahlberg et al., 2013).

Сравнивая спектры распределения видов лихенофильных грибов по порядкам в полярных пустынях и в Арктике в целом (рис. 51), можно отметить следующее: 1) оба спектра возглавляют порядки Verrucariales, Arthoniales и Lecanorales s. l.; 2) в обоих спектрах анаморфные аскомицеты составляют около 15 % всех видов; 3) в полярных пустынях не выявлены лихенофильные базидиомицеты (порядки Corticiales и Tremellales, роды *Marchandiomyces*, *Syzygospora* и *Tremella*), а также лихенофильные аскомицеты из порядков Abrothallales (род *Abrothallus*), Mycocaliciales (род *Chaenothecopsis*), Chaetothyriales (род *Capronia*), Pleosporales (род *Leptosphaerulina*) и Trichosphaeriales (род *Trichosphaeria*).

Подавляющее большинство (90 %) видов лихенофильных грибов полярных пустынь встречаются также за пределами Арктики. Примечательно, что из 11 «сугубо арктических» видов — *Acanthonitschkea peltigericola*, *Cercidospora epithamnolia*, *C. ochrolechia*, *C. thamnoliae*, *Lichenochora arctica*, *Opegrapha buelliae*, *Phacopsis oroarcticae*, *Pronectria lecideicola*, *P. walkerorum*, *Sagediopsis pertusariicola* и *Stigmidium stereocaulorum* (Alstrup, Olech, 1993; Zhurbenko et al., 2005; Zhurbenko, Triebel, 2008; Zhurbenko, 2009d, 2010b, 2012, 2013) — 10 описаны сравнительно недавно, и их распространение, вероятно, просто недостаточно изучено.

Распространение лихенофильных грибов в зоне полярных пустынь
Distribution of lichenicolous fungi within the polar desert zone

Таксон	Геоботаническая Баренцевская										
	Архипелаг Земля Франца-Иосифа										Архипелаг Новая Земля
	Северо-Восточная Земля	о-в Земля Александры	о-в Алджер	о-в Белл	о-в Гукера	о-в Мак-Клинтока	о-в Нортбрук	о-в Скотт-Келли	о-в Огорд	о-в Северный (северная оконечность)	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Acanthonitschkea peltigericola</i> (Alstrup et Olech) O. E. Erikss. et R. Sant.	+
<i>Arthonia almquistii</i> Vain.
<i>A. clemens</i> (Tul.) Th. Fr.	+	.	+	+	.	.	.
<i>A. digitatae</i> Hafellner
<i>A. epiphyscia</i> Nyl.	+
<i>A. excentrica</i> Th. Fr.	+	.	.	.	+
<i>A. fuscopurpurea</i> (Tul.) R. Sant.
<i>A. pannariae</i> Zhurb. et Grube	+	.	.	.
<i>A. peltigerea</i> Th. Fr.	+
<i>A. peltigerina</i> (Almq.) H. Olivier
<i>A. stereocaulina</i> (Oehlert) R. Sant.	+	.	.	.
<i>Carbonea aggregantula</i> (Müll. Arg.) Diederich et Triebel	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.
<i>C. supersparsa</i> (Nyl.) Hertel	+	+	.	+	.	.	.
<i>C. vitellinaria</i> (Nyl.) Hertel	+	.	.	.	+	.	+
<i>Catillaria stereocaulorum</i> (Th. Fr.) H. Olivier	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.
<i>Cercidospora epithammolia</i> Zhurb.
<i>C. lobothalliae</i> Nav.-Ros. et Calat.
<i>C. ochrolechia</i> Zhurb.	+	.
<i>C. punctillata</i> (Nyl.) R. Sant.	+	.	+	.	+
<i>C. soror</i> Obermayer et Triebel
<i>C. stereocaulorum</i> (Arnold) Hafellner	+
<i>C. thammolia</i> Zhurb.
<i>C. trypteliza</i> (Nyl.) Hafellner et Obermayer	+
<i>C. verrucosaria</i> (Linds.) Arnold
<i>Corticifraga peltigerae</i> (Fuckel) D. Hawksw. et R. Sant.	+
<i>Dacampia engeliana</i> (Saut.) A. Massal.	+
<i>D. thammoliicola</i> Zhurb. ad int.
<i>Dactylospora deminuta</i> (Th. Fr.) Triebel	+	.	.	.	+
<i>D. cf. lobariella</i> (Nyl.) Hafellner
<i>D. rhyparizae</i> Arnold
<i>Didymellopsis pulposi</i> (Zopf) Grube et Hafellner
<i>Endococcus nanellus</i> Oehlert
<i>E. propinquus</i> (Körb.) D. Hawksw. s. l.	+	.	.	+	+
<i>E. rugulosus</i> Nyl.	.	.	.	+
<i>Epibryon conductrix</i> (Norman) Nik. Hoffm. et Hafellner

грибов в зоне полярных пустынь
within the polar desert zone

Острова Карского моря	провинция												Заметность	Встречаемость (в скобках число находок)	Распространение по фито-хориям				
	Сибирская						Канадская												
	о-в Визе	Всего в провинции	П-ов Челюскин	Архипелаг Северная Земля	Архипелаг острова Де Лонга	Всего в провинции	Канадский арктический архипелаг		Всего в провинции	о-в Амунд-Рингнес	о-в Эллеф-Рингнес	Всего в провинции							
							П-ов Таймыр	о-в Большевик								о-в Октябрьской Революции	острова Седова	о-в Жохова	о-в Беннетта
12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26					
.	+	× 20–40	OP (1)	Г					
.	+	+	× 20–40	С (6)	Г					
.	+	× 10	Р (4)	Г, А-С					
.	+	+	× 20–40	OP (1)	Г, А-С					
.	+	× 20–40	OP (1)	Г, П, А-С					
.	.	.	+	+	+	× 20–40	С (10)	Г, П, А-С					
.	× 10	OP (1)	Г, А-С					
.	+	× 0	С (9)	Г					
.	× 0	Р (4)	Г					
.	× 0	Ч (15)	Г, А-С					
.	+	× 10	Ч (11)	Г, А-С					
.	+	× 10	Р (4)	Г, П, А-С					
.	× 10	Р (4)	Г, А-С					
.	+	× 10	Р (3)	Г, А-С					
.	+	+	× 10	ОЧ (39)	Г, А-С					
.	× 20–40	Р (3)	Г					
.	× 20–40	Р (3)	Г					
.	+	+	× 20–40	Ч (12)	Г					
.	× 10	ОЧ (58)	Г					
.	× 20–40	OP (1)	Г, П					
.	× 20–40	ОЧ (32)	Г					
.	+	.	.	× 20–40	С (11)	Г					
.	+	× 20–40	OP (2)	Г, А-С					
.	× 20–40	Р (5)	Г, А-С					
.	+	× 0	Р (5)	Г, П, А-С					
.	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	× 10	С (9)	Г					
.	× 10	OP (1)	Г					
.	+	.	.	.	× 10	OP (63)	Г					
.	+	.	.	× 10	OP (1)	Г, П, А-С					
.	× 20–40	OP (1)	Г					
.	× 20–40	OP (1)	Г, П					
.	× 10	OP (1)	Г					
.	+	.	.	+	+	× 10	Р (5)	Г, А-С					
.	.	.	.	+	× 10	OP (2)	Г, П, А-С					
.	× 20–40	OP (2)	Г					

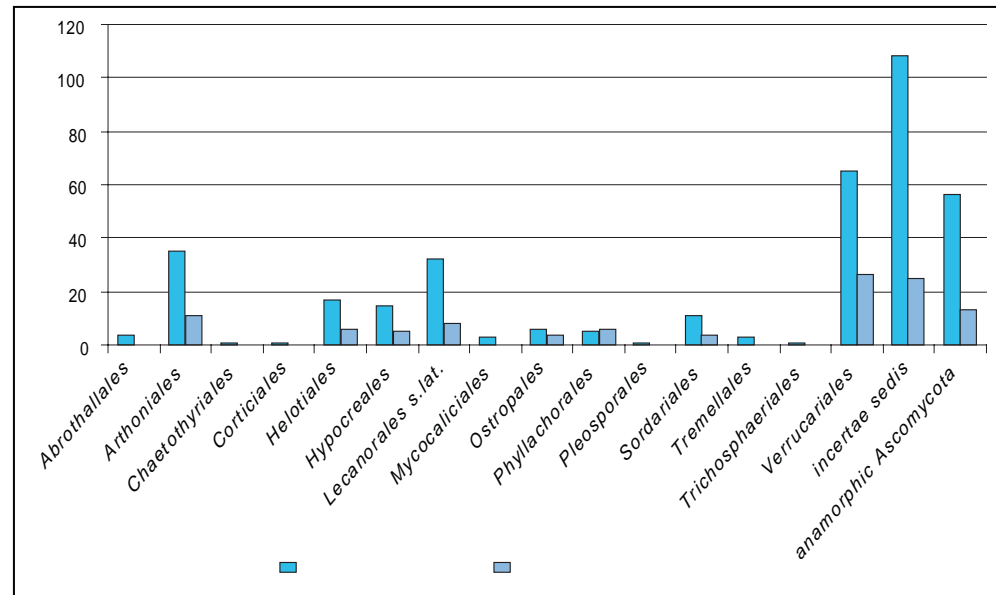


Рис. 51. Распределение видов лишенофильных грибов по порядкам в зоне полярных пустынь и в Арктике (видовой состав по: Dahlberg et al., 2013; табл. 21; классификация в основном по: Lawrey, Diederich, 2014).

Distribution of lichenicolous fungi species by orders within the polar desert zone and the Arctic (species lists after: Dahlberg et al., 2013; Table 21; classification mainly after: Lawrey, Diederich, 2014).

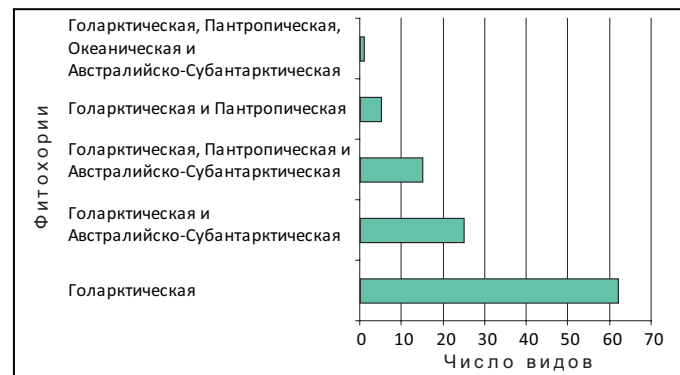


Рис. 52. Распределение видов лишенофильных грибов, найденных в зоне полярных пустынь, по мировым фитохориям (по: табл. 21).

Distribution of lichenicolous fungi found within the polar desert zone by world's phytocoria (after: Table 21).

спектры лишайников-хозяев отличаются от мирового отсутствием более южного рода *Pseudocyphellaria* и высоким положением родов *Solorina*, *Stereocaulon* и *Thamnolia*. К самым «гостеприимным» арктическим родам лишайников относятся как многовидовые роды, такие как *Cladonia*, *Peltigera* и *Stereocaulon*, так и маловидовые, например, род *Thamnolia*, представленный в Арктике всего одним

Cercidospora punctillata (18), *Merismatium nigritellum* (11), *Muellerella pygmaea* (10), *Arthonia peltigerina* (8), *Stigmidium peltideae* (8), *Catillaria stereocaulorum* (7) и *Cercidospora stereocaulorum* (7).

В спектры родов лишайников земного шара, Российской Арктики и полярных пустынь, ведущих по числу видов ассоциированных лишенофильных грибов (табл. 24), входят *Peltigera*, *Cladonia* и *Pertusaria*.

видом. Примечательно, что число видов грибов (108) практически равно числу видов их хозяев-лишайников (111).

Из-за небольших размеров лишенофильные грибы, мало заметные даже для лихенологов, не попадают в поле зрения геоботаников и не отмечаются ими в геоботанических описаниях при характеристике сообществ. Но при более пристальном рассмотрении этот микромир оказывается очень красочным (рис. 53–56).

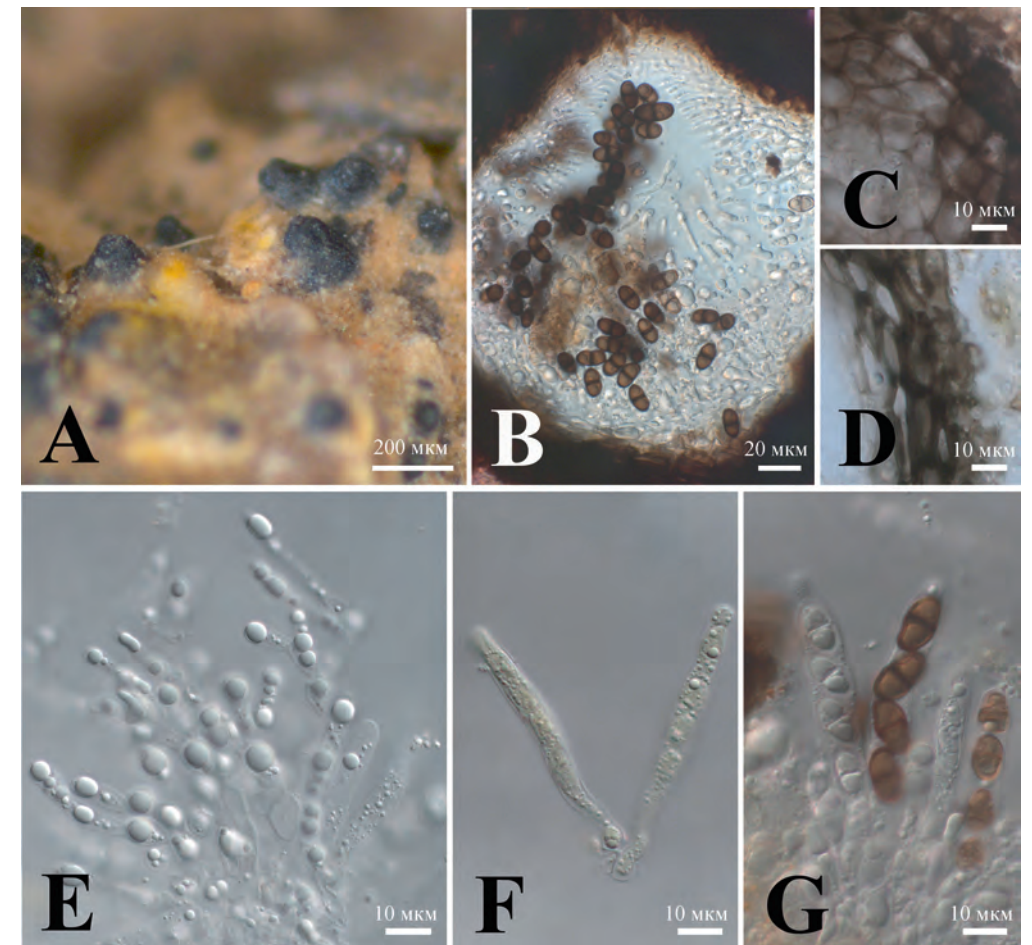


Рис. 53. *Lichenochora arctica*.

А – внешний вид аскам (LE 260874). В – срез аскам в воде (LE 260874). С – вид сверху на эксципул в К/И (голотип). D – срез эксципула в К (голотип). E – парафизы в К (голотип). F – незрелые сумки в I (LE 260874). G – зрелые сумки в воде (LE 260874). Здесь и на рис. 49–51: I – раствор Люголя, К – 10 % KOH, К/И – раствор Люголя добавленный после 10 % KOH. (по: Zhurbenko, 2013)

А – ascomata habitus (LE 260874). В – ascoma in cross section in water (LE 260874). С – exciple in surface view in K/I (holotype). D – exciple in cross section in K (holotype). E – paraphyses in K (holotype). F – immature asci in I (LE 260874). G – mature asci in water (LE 260874). (After: Zhurbenko, 2013).

Таблица 23

Распределение видов лихенофильных грибов полярных пустынь
по видам лишайников-хозяев

Distribution of lichenicolous fungi species of polar deserts by the species of host lichens

Лишайники-хозяева	Лихенофильные грибы
<i>Allocetraria madreporiformis</i> <i>Biatora subduplex</i>	<i>Phaeospora arctica</i> <i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Dactylospora deminuta</i> , <i>Merismatium nigritlellum</i>
<i>Allocetraria madreporiformis</i> <i>Arthrorhaphis vacillans</i> <i>Arthrorhaphis</i> sp. <i>Aspicilia hyperboreorum</i> <i>Aspicilia</i> sp. <i>Biatora cuprea</i> <i>B. subduplex</i>	<i>Phaeospora arctica</i> <i>Cercidospora trypetheliza</i> <i>Cercidospora trypetheliza</i> , <i>C. soror</i> <i>Endococcus rugulosus</i> <i>Endococcus rugulosus</i> <i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Dactylospora deminuta</i> <i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Dactylospora deminuta</i> , <i>Merismatium nigritlellum</i>
<i>B. vernalis</i> <i>Bilimbia lobulata</i> <i>B. sabuletorum</i> <i>Brodoa oroarctica</i> <i>Bryocaulon divergens</i> <i>Bryodina rhypariza</i> <i>Bryonora castanea</i> <i>Caloplaca cerina</i> <i>Caloplaca</i> sp. <i>Candelariella aurella</i> <i>C. canadensis</i> <i>C. placodizans</i> <i>C. vitellina</i> <i>Candelariella</i> sp. <i>Catapyrenium cinereum</i> <i>Catapyrenium</i> sp. <i>Cetraria islandica</i> <i>C. nigricans</i> <i>Cladonia chlorophaea</i> <i>C. coccifera</i> <i>C. macroceras</i> <i>C. pocillum</i>	<i>Dactylospora deminuta</i> <i>Stigmidium mycobilimbiae</i> , <i>Unguiculariopsis refractiva</i> <i>Muellerella pygmaea</i> <i>Phacopsis oroarcticae</i> <i>Lichenocodium usneae</i> <i>Dactylospora rhyparizae</i> <i>Merismatium nigritlellum</i> <i>Stigmidium cerinae</i> <i>Muellerella pygmaea</i> <i>Intralichen lichenicola</i> <i>Lichenochora arctica</i> <i>Carbonea vitellinaria</i> <i>Carbonea vitellinaria</i> , <i>Intralichen lichenicola</i> <i>Arthonia almquistii</i> <i>Llimoniella catapyrenii</i> <i>Epibryon conductrix</i> <i>Lichenocodium erodens</i> , <i>Taeniolella rolffii</i> <i>Taeniolella rolffii</i> <i>Lichenocodium pyxidatae</i> <i>Arthonia digitatae</i> <i>Lichenocodium pyxidatae</i> <i>Dactylospora deminuta</i> , <i>Protothelenella santessonii</i> , <i>Sphaerellothecium cladoniae</i>
<i>C. pyxidata</i> <i>C. stricta</i> <i>Cladonia</i> sp. <i>Fulgensia bracteata</i> <i>Fuscopannaria praetermissa</i>	<i>Lichenocodium pyxidatae</i> , <i>Merismatium nigritlellum</i> <i>Taeniolella beschiana</i> <i>Cercidospora punctillata</i> <i>Lichenochora constrictella</i> , <i>Muellerella lichenicola</i> <i>Stigmidium mitchellii</i> , <i>Xenonectriella lutescens</i> , <i>Zwackhiomyces macrosporus</i>
<i>Lecanora albescens</i> <i>L. epibryon</i> <i>L. geophila</i> <i>L. polytropa</i> <i>Lecanora</i> sp. <i>Lecidea confluens</i> <i>L. epiphaea</i> <i>L. fuscoatra</i> <i>L. ramulosa</i> <i>Lecidea</i> sp. <i>Lecidella wulfenii</i>	<i>Muellerella pygmaea</i> <i>Dactylospora deminuta</i> , <i>Intralichen christiansenii</i> <i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Dactylospora deminuta</i> <i>Carbonea supersparsa</i> , <i>Muellerella pygmaea</i> <i>Endococcus propinquus</i> s. l., <i>Muellerella pygmaea</i> <i>Muellerella erratica</i> <i>Dactylospora deminuta</i> , <i>Merismatium nigritlellum</i> <i>Muellerella pygmaea</i> <i>Pronectria lecideicola</i> <i>Endococcus propinquus</i> s. l., <i>Muellerella pygmaea</i> <i>Arthonia almquistii</i> , <i>Merismatium heterophractum</i> , <i>Skyttea dacampiae</i>
<i>Lecidoma demissum</i> <i>Lepraria gelida</i> <i>L. neglecta</i>	<i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Dactylospora deminuta</i> <i>Arthonia excentrica</i> , <i>Rhymbocarpus neglectus</i> <i>Merismatium nigritlellum</i>

Продолжение таблицы 23

Лишайники-хозяева	Лихенофильные грибы
<i>Leptogium gelatinosum</i> <i>Lobothallia melanaspis</i> <i>Lopadium coralloideum</i> <i>L. pezizoideum</i> <i>Megalaria jemtlandica</i>	<i>Didymellopsis pulposi</i> <i>Cercidospora lobothalliae</i> <i>Dactylospora deminuta</i> <i>Dactylospora deminuta</i> <i>Arthonia almquistii</i> , <i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Dactylospora deminuta</i>
<i>Megaspora verrucosa</i> <i>Micarea assimilata</i> <i>M. incrassata</i> <i>Miriquidica garovaglii</i> <i>Mycobilimbia hypnorum</i> <i>M. tetramera</i> <i>Ochrolechia androgyna</i> <i>O. frigida</i>	<i>Cercidospora verrucosaria</i> , <i>Merismatium nigritlellum</i> <i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Merismatium nigritlellum</i> <i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Dactylospora deminuta</i> <i>Muellerella ventosicola</i> <i>Cercidospora punctillata</i> <i>Dactylospora deminuta</i> <i>Lichenostigma alpinum</i> , <i>Sphaerellothecium araneosum</i> <i>Cercidospora ochrolechia</i> , <i>Geltingia associate</i> , <i>Lichenostigma alpinum</i> , <i>Pronectria walkerorum</i> , <i>Pseudopyrenidium tartaricola</i> , <i>Sphaerellothecium araneosum</i>
<i>O. upsaliensis</i> <i>Ochrolechia</i> sp.	<i>Cercidospora ochrolechia</i> <i>Geltingia associate</i> , <i>Pronectria walkerorum</i> , <i>Pseudopyrenidium tartaricola</i>
<i>Parmelia omphalodes</i> <i>Peltigera aphthosa</i> <i>P. canina</i> <i>P. didactyla</i> <i>P. elisabethae</i> <i>P. frippii</i> <i>P. leucophlebia</i>	<i>Lichenocodium erodens</i> <i>Graphium aphthosae</i> , <i>Stigmidium peltideae</i> <i>Arthonia peltigerina</i> , <i>Stigmidium peltideae</i> , <i>Xenonectriella lutescens</i> <i>Arthonia peltigerina</i> <i>Arthonia peltigerina</i> , <i>Stigmidium peltideae</i> , <i>S. pseudopeltideae</i> <i>Stigmidium peltideae</i> <i>Arthonia peltigerina</i> , <i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Graphium aphthosae</i> , <i>Merismatium decolorans</i> , <i>Nanostictis peltigeriae</i> , <i>Niesslia peltigericola</i> , <i>Phaeospora peltigericola</i> , <i>Stigmidium peltideae</i>
<i>P. malacea</i> <i>P. polydactylon</i> agg. <i>P. rufescens</i> <i>P. scabrosa</i> <i>P. venosa</i> <i>Peltigera</i> sp. <i>Pertusaria coriacea</i> <i>P. dactylina</i> <i>P. glomerata</i> <i>P. octomela</i> <i>Pertusaria</i> sp. <i>Phaeorrhiza nimbosea</i> <i>P. sareptana</i> var. <i>sphaerocarpa</i> <i>Physcia caesia</i> <i>P. dubia</i> <i>Physconia muscigena</i> <i>Pilophorus dovrensis</i> <i>Polyblastia terrestris</i> <i>Protoblastenia rupestris</i> <i>Protopannaria pezizoides</i>	<i>Arthonia peltigerina</i> , <i>Stigmidium peltideae</i> <i>Arthonia peltigerina</i> <i>Acanthonitschkea peltigericola</i> , <i>Arthonia fuscopurpurea</i> <i>Stigmidium peltideae</i> <i>Merismatium nigritlellum</i> <i>Cercidospora ochrolechia</i> , <i>Sagediopsis pertusariicola</i> <i>Sphaerellothecium araneosum</i> <i>Minutoexcipula mariana</i> , <i>Muellerella lichenicola</i> <i>Dactylospora deminuta</i> , <i>Lichenodiplis lecanorae</i> <i>Sagediopsis pertusariicola</i> <i>Cercidospora punctillata</i> <i>Dactylospora deminuta</i> <i>Tetramelas pulverulentus</i> <i>Arthonia epiphyscia</i> <i>Lichenochora weillii</i> , <i>Tetramelas pulverulentus</i> <i>Dactylospora deminuta</i> <i>Merismatium nigritlellum</i> <i>Muellerella pygmaea</i> <i>Arthonia pannariae</i> , <i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Dactylospora deminuta</i> , <i>Lichenochora coppinsii</i> , <i>Lichenochora lepidiotae</i> , <i>Merismatium nigritlellum</i> , <i>Stigmidium mitchellii</i>
<i>Psora rubiformis</i> <i>Psoroma hypnorum</i>	<i>Dactylospora deminuta</i> , <i>Stigmidium conspurcans</i> <i>Arthonia clemens</i> , <i>A. pannariae</i> , <i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Dactylospora deminuta</i> , <i>Merismatium nigritlellum</i> , <i>Stigmidium mitchellii</i>
<i>P. tenue</i> var. <i>boreale</i> <i>Rhizocarpon geographicum</i> <i>Rhizoplaca chrysoleuca</i> <i>Rinodina mniaratae</i> <i>R. roscida</i>	<i>Cercidospora punctillata</i> <i>Muellerella pygmaea</i> <i>Arthonia clemens</i> <i>Lichenochora rinodinae</i> <i>Intralichen christiansenii</i> , <i>Lichenochora rinodinae</i> , <i>Stigmidium congestum</i>

Продолжение таблицы 23

Лишайники-хозяева	Лихенофильные грибы
<i>R. terrestris</i>	<i>Arthonia almquistii</i> , <i>Lichenochora arctica</i>
<i>R. turfacea</i>	<i>Dactylospora deminuta</i> , <i>Lichenochora rinodinae</i> , <i>Merismatium heterophractum</i>
<i>Solorina bispora</i>	<i>Dacampia engeliana</i> , <i>Pronectria robergei</i> s. l., <i>Pyrenidium actinellum</i> s. l.
<i>S. crocea</i>	<i>Arthonia peltigera</i> , <i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Rhagadostoma lichenicola</i> , <i>Stigmidium croceae</i>
<i>S. saccata</i>	<i>Arthonia peltigerea</i> , <i>Dacampia engeliana</i> , <i>Rhagadostoma brevisporum</i> , <i>R. lichenicola</i> , <i>Scutula tuberculosa</i> , <i>Stigmidium croceae</i> , <i>S. solorinarium</i>
<i>S. spongiosa</i>	<i>Dacampia engeliana</i>
<i>Sphaerophorus fragilis</i>	<i>Sphaerellothecium minutum</i>
<i>S. globosus</i>	<i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Sphaerellothecium minutum</i>
<i>Sporastatia polyspora</i>	<i>Endococcus propinquus</i> s. l.
<i>Stereocaulon</i> cf. <i>alpestre</i>	<i>Catillaria stereocaulorum</i>
<i>S. alpinum</i>	<i>Catillaria stereocaulorum</i> , <i>Taeniolella christiansenii</i>
<i>S. arcticum</i>	<i>Catillaria stereocaulorum</i> , <i>Cercidospora stereocaulorum</i> , <i>Lasio-sphaeriopsis stereocaulicola</i>
<i>S. botryosum</i>	<i>Arthonia stereocaulina</i> , <i>Catillaria stereocaulorum</i> , <i>Cercidospora stereocaulorum</i> , <i>Endococcus nanellus</i> , <i>Lasio-sphaeriopsis stereocaulicola</i>
<i>S. depressum</i>	<i>Arthonia stereocaulina</i> , <i>Catillaria stereocaulorum</i> , <i>Cercidospora stereocaulorum</i> , <i>Lasio-sphaeriopsis stereocaulicola</i> , <i>Niesslia peltigericola</i> , <i>Taeniolella christiansenii</i>
<i>S. glareosum</i>	<i>Arthonia stereocaulina</i> , <i>Cercidospora stereocaulorum</i> , <i>Polycoccum tryptethelioides</i> , <i>Taeniolella christiansenii</i>
<i>S. groenlandicum</i>	<i>Arthonia stereocaulina</i> , <i>Catillaria stereocaulorum</i> , <i>Cercidospora stereocaulorum</i> , <i>Dactylospora deminuta</i> , <i>Lasio-sphaeriopsis stereocaulicola</i> , <i>Polycoccum tryptethelioides</i> , <i>Rhymbocarpus stereocaulorum</i> , <i>Stigmidium stereocaulorum</i> , <i>Taeniolella christiansenii</i>
<i>S. rivulorum</i>	<i>Arthonia stereocaulina</i> , <i>Catillaria stereocaulorum</i> , <i>Cercidospora stereocaulorum</i> , <i>Lasio-sphaeriopsis stereocaulicola</i> , <i>Polycoccum tryptethelioides</i> , <i>Rhymbocarpus stereocaulorum</i> , <i>Sphaerellothecium araneosum</i> , <i>Stigmidium stereocaulorum</i>
<i>S. vesuvianum</i>	<i>Sphaerellothecium araneosum</i>
<i>Sticta arctica</i>	<i>Dactylospora</i> cf. <i>lobariella</i>
<i>Tetramelas insignis</i>	<i>Cercidospora punctillata</i> , <i>Merismatium heterophractum</i> , <i>Opegrapha buelliae</i>
<i>T. papillatus</i>	<i>Cercidospora punctillata</i>
<i>Thamnolia vermicularis</i>	<i>Cercidospora epithamnolia</i> , <i>Cercidospora thamnoliae</i> , <i>Dacampia thamnoliicola</i> ad int., <i>Epithamnolia karatyginii</i> , <i>Geltingia associate</i> , <i>Merismatium thamnoliicola</i> , <i>Odontotrema santessonii</i> , <i>Odontotrema thamnoliae</i> , <i>Sphaerellothecium thamnoliae</i> var. <i>taimyricum</i> , <i>Stigmidium frigidum</i> , <i>Thamnogalla crombiei</i>
<i>Xanthoria elegans</i>	<i>Muellerella erratica</i> , <i>M. lichenicola</i> , <i>M. pygmaea</i>

Таблица 24

Роды лишайников земного шара, Российской Арктики и полярных пустынь, ведущие по числу растущих на них видов лихенофильных грибов

Lichen genera of the world, Russian Arctic and polar deserts leading by the number of supported lichenicolous fungi species

Земной шар	Российская Арктика	Полярные пустыни
<i>Lecanora</i> (133)	<i>Peltigera</i> (36)	<i>Peltigera</i> (15)
<i>Pseudocyphellaria</i> (100)	<i>Lecanora</i> (22)	<i>Stereocaulon</i> (12)
<i>Peltigera</i> (94)	<i>Cladonia</i> , <i>Stereocaulon</i> (по 21)	<i>Solorina</i> , <i>Thamnolia</i> (по 11)
<i>Cladonia</i> (89)	<i>Pertusaria</i> (18)	<i>Cladonia</i> (8)
<i>Pertusaria</i> (86)	<i>Solorina</i> , <i>Thamnolia</i> (по 16)	<i>Biatora</i> , <i>Pertusaria</i> , <i>Protopannaria</i> , <i>Rinodina</i> (по 7)

Примечание. В скобках — число видов лихенофильных грибов, обитающих на данном роде лишайников; жирным шрифтом выделены роды хозяев, общие для всех 3 регионов (по: Журбенко, 2010; Zhurbenko, 2012; лит. данные в табл. 19).

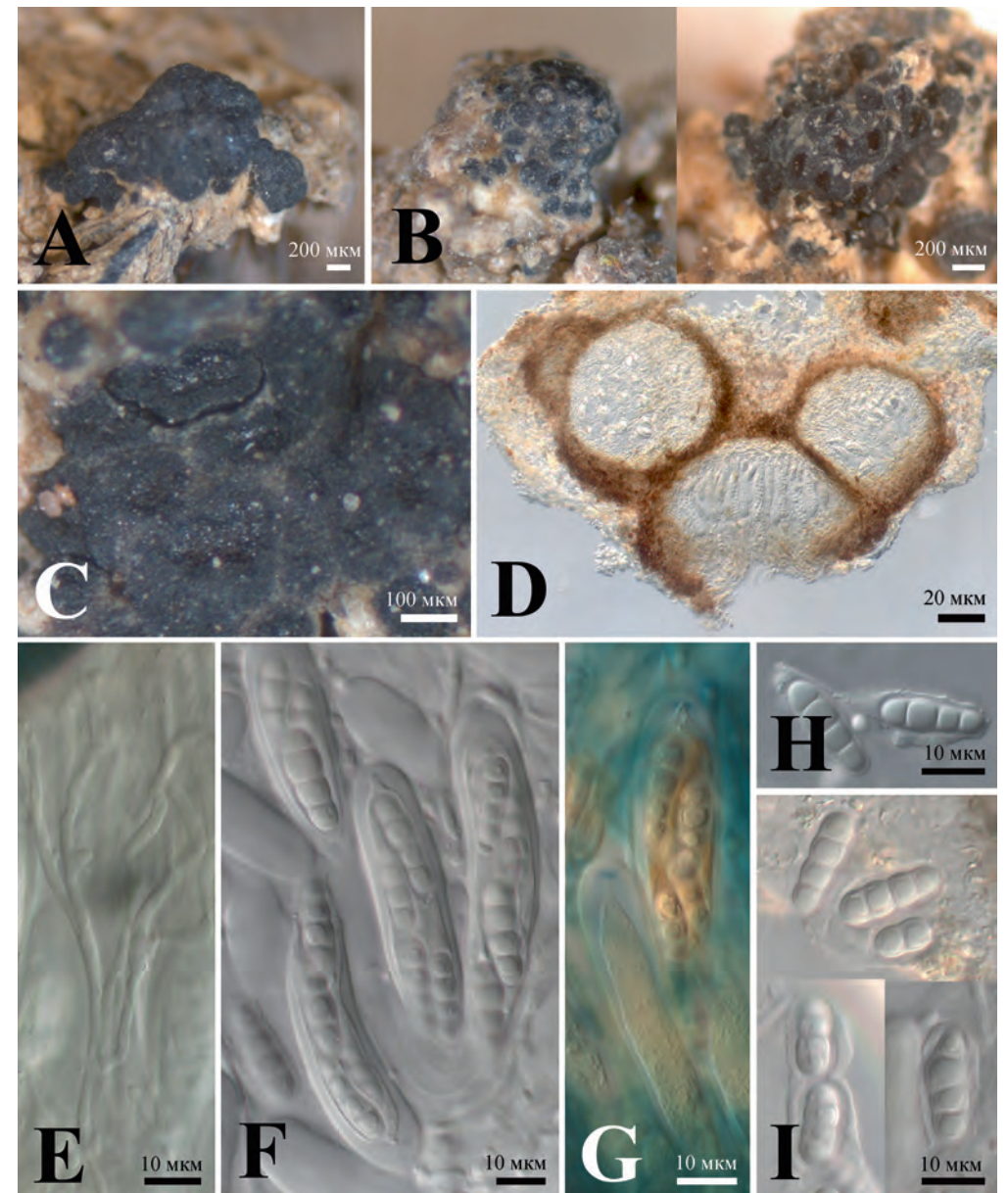


Рис. 54. *Opegrapha buelliae*.

A — аскомы, собранные в строматическом вздутии (LE 260754). B — скученные аскомы с вкраплениями остатков слоевища хозяина (LE 260864 — слева, LE 260824 — справа). C — зрелые аскомы с открытым диском (LE 260754). D — срез слившихся аском в воде (LE 260754). E — межсумочные нити в К (LE 260754). F — сумки в К (LE 260864). G — сумки в К/И (LE 260864). H — споры в воде (LE 260754). I — споры в К (LE 260864). (по: Zhurbenko, 2013).

A — ascomata aggregated in stromatic swelling (LE 260754). B — clustered ascomata interspersed with remnants of host thallus (LE 260864 — left, LE 260824 — right). C — mature ascomata with exposed discs (LE 260754). D — confluent ascomata in cross section in water (LE 260754). E — interascal filaments in K (LE 260754). F — asci in K (LE 260864). G — asci in K/I (LE 260864). H — ascospores in water (LE 260754). I — ascospores in K (LE 260864). (after: Zhurbenko, 2013).

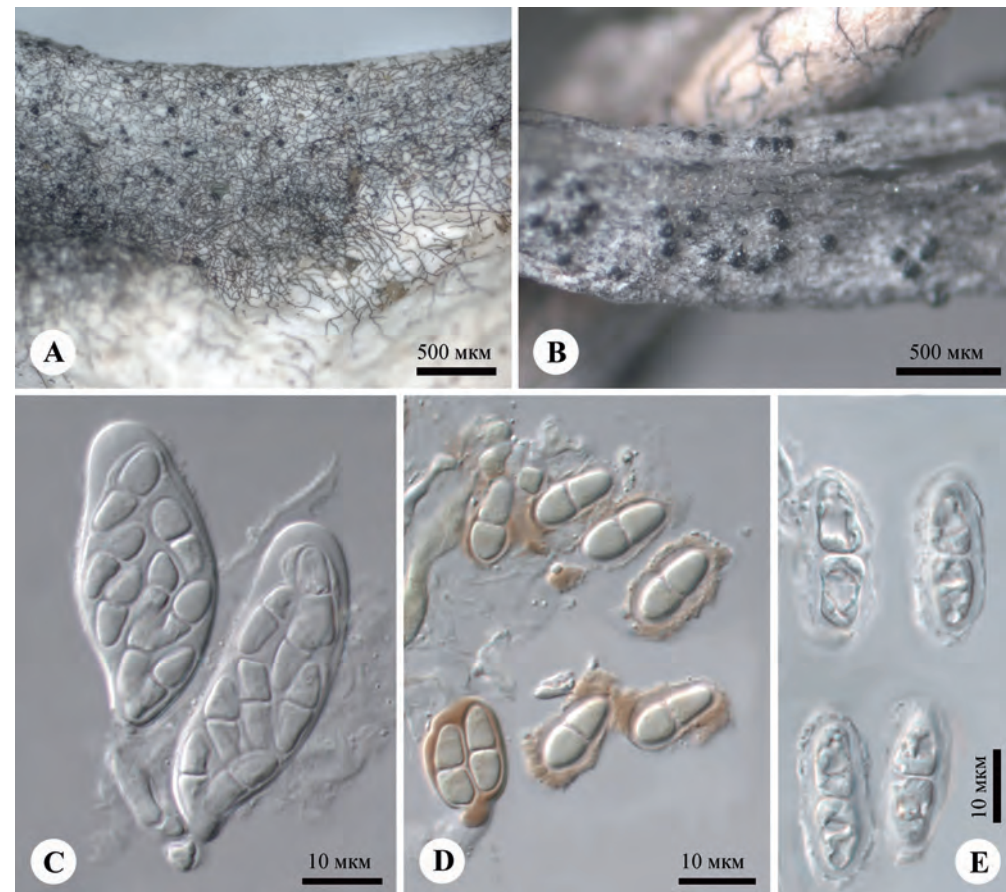


Рис. 55. *Sphaerellothecium thamnoliae*.

A, C, D – var. *thamnoliae*; B, E – var. *taimyricum*. A – внешний вид инфекции (голотип). B – внешний вид инфекции (LE 232894). C – сумки в воде (LE 260558). D – споры в I (голотип). E – споры в воде (голотип). (по: Zhurbenko, 2012).

A, C, D – var. *thamnoliae*; B, E – var. *taimyricum*. A – infection habitus (holotype). B – infection habitus (LE 232894). C – asci in water (LE 260558). D – ascospores in I (holotype). E – ascospores in water (holotype). (after: Zhurbenko, 2012).

* * *

В заключение уместно сказать, что лишенофильные грибы в полярных пустынях повсеместно сопутствуют лишайникам и встречаются достаточно часто. Отметим в этой связи, что представленность в Арктике как лишайников (около 10 % известных в мире видов; Dahlberg et al., 2013), так и лишенофильных грибов (около 20 % известных в мире видов; Dahlberg et al., 2013), гораздо выше, чем у большинства классов животных и растений (0.3–3.0 %; Чернов, 2008). Нет сомнений, что видовое разнообразие лишенофильных грибов как в Арктике в целом, так и в полярных пустынях выявлено далеко не полно. Так, тщательное обследование напочвенной лишенофлоры окрестностей единичного географического пункта (бухты Исаксен на о-ве Элlef-Рингнес в Канадском арктическом архипелаге) выявило 119 видов лишайников и 39 видов лишенофильных грибов (соотношение 3:1) (Zhurbenko et al., 2006; Zhurbenko, 2013), что составляет 35 % всех видов этих грибов, известных в полярных пустынях.

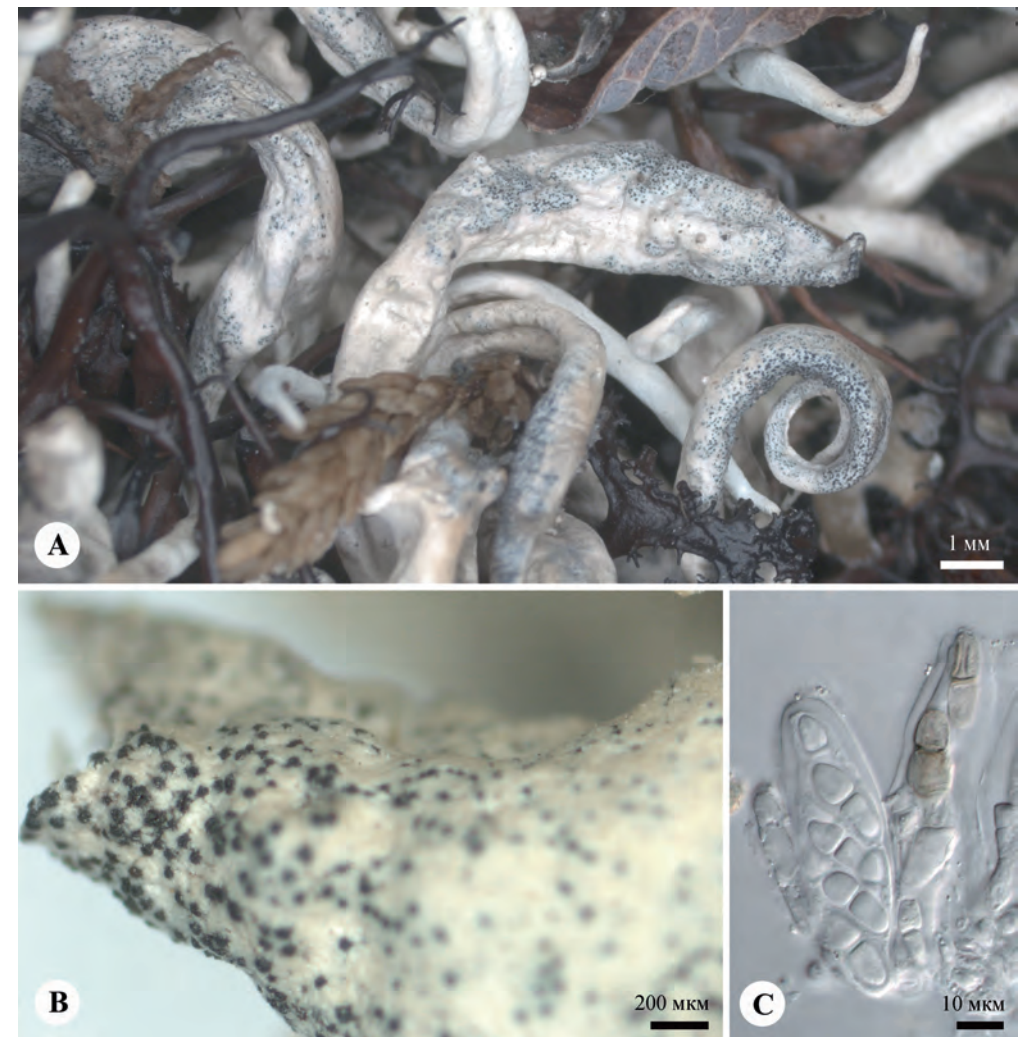


Рис. 56. *Stigmidium frigidum*.

A – внешний вид инфекции (LE 260444). B – аскоматы (LE 232994). C – сумки со спорами в воде (LE 260354). (по: Zhurbenko, 2012).

A – infection habitus (LE 260444). B – ascocmata (LE 232994). C – asci with spores in water (LE 260354). (after: Zhurbenko, 2012).

SUMMARY

108 species of lichenicolous fungi from 48 genera, 23 families and 8 orders are known from the polar desert zone, which comprises correspondingly 30 % and 5 % of their species richness in the Arctic and in the world. 11 % of these species are well visible by the naked eye, 51 % – only under 10^x and 38 % – only under 20–40^x magnification. Seven of 10 most frequent species are also leading in this indicator in the Russian Arctic, and one species (*Dactylospora deminuta*) in the world. Genera *Arthonia* and *Stigmidium* are most rich in species in the polar deserts, as well as in the Arctic and in the world. Orders Verucariales, Arthoniales and Lecanorales s. l. lead in this indicator both in the polar deserts and in the Arctic. Lichenicolous basidiomycetes as well as ascomycetes from orders Abrothallales, Mycocaliciales, Chaetothyriales, Pleosporales and Trichosphaeriales occurring in southern parts of the Arctic have not been found within the polar deserts. 90 % of

the polar desert lichenicolous fungi species occur outside the Arctic, 43 % – outside the Holarctic, 38 % – in the Australian-Subantarctic region, and one species (*Pyrenidium ac-tinellum*) – in all main regions. About 80 % of the species have been registered only on one host lichen genus, and 54 % only on one host species. Number of lichenicolous fungi species (108) is almost equal to their host lichen species number (111). The lichen genera *Peltigera*, *Lecanora* and *Cladonia* lead by number of the associated fungi species in the polar deserts, in the Russian Arctic and in the world. Arctic spectra of the most «hospitable» lichen genera differ from the world spectrum by the absence of *Pseudocyphellaria* and the high rank of *Solorina*, *Stereocaulon* and *Thamnolia*. The most «hospitable» arctic lichen genera comprise both the specious genera and the non-specious ones, such as *Thamnolia* represented in the Arctic by one species.

ИСКЛЮЧЕННЫЕ ТАКСОНЫ

EXCLUDED TAXA

Illosporium carneum Fr. var. *macrosporium* Keissl. Приведен для Северо-Восточной Земли на *Dermatocarpon miniatum* (Hagen, 1950). Данное указание требует проверки, поскольку *I. carneum* – хорошо изученный анаморфный аскомицет, отмечавшийся другими авторами только на видах рода *Peltigera*.

Polysporina subfuscescens (Nyl.) K. Knudsen et Kosourk. Этот аскомицет обычно паразитирует на плодовых телах и слоевищах накипных эпилитных лишайников из различных родов, однако иногда отмечался на камне без непосредственного контакта с лишайниками и поэтому, возможно, не является строго лихенофильным (Knudsen, Kosourkova, 2008). По мнению К. Knudsen (личное сообщение, 2013) не лихенизирован. Широко распространен в северном полушарии, включая Северо-Восточную Землю, где найден на видах рода *Acarospora* (Nordin, 2010).

Pronectria solorinae Lowen et R. Sant. ined. Это биномиал впервые приведен в работе R. Santesson (1993). Однако соответствующий ему вид никогда не был описан, поскольку его отличия от *P. robergei* впоследствии не подтвердились (R. Santesson, личное сообщение, 2000; Zhurbenko, 2009b). Материал, опубликованный под этим названием с о-ва Гукера (Земля Франца-Иосифа) и о-ва Визе в Карском море (Zhurbenko, Santesson, 1996) в настоящей работе приведен как *P. robergei*.

Sagediopsis campsteriana (Linds.) D. Hawksw. et R. Sant. Материал, опубликованный под этим именем с о-ва Беннетта архипелага Де-Лонга (Zhurbenko, Santesson, 1996) относится к *S. pertusariicola* (Zhurbenko, 2009d).

Sphaerellothecium reticulatum (Zopf) Etayo. Отмечен на слоевище *Arctoparmelia separata* на о-ве Большевик (Северная Земля) (Zhurbenko, 2009a), однако данное определение требует верификации.

СИНОНИМЫ

SYNONYMS

Cercidospora lecidomae Zhurb. et Triebel = *Cercidospora punctillata* (Nyl.) R. Sant.
Cercidospora lichenicola (Zopf) Hafellner = *Cercidospora punctillata* (Nyl.) R. Sant.
Dactylospora rinodinicola Alstrup et D. Hawksw. = *Dactylospora deminuta* (Th. Fr.) Triebel
Echinothecium reticulatum Zopf = *Sphaerellothecium reticulatum* (Zopf) Etayo
Phaeosporobolus alpinus R. Sant., Alstrup et D. Hawksw. = *Lichenostigma alpinum* (R. Sant., Alstrup et D. Hawksw.) Ertz et Diederich
Raciborskomyces peltigericola (D. Hawksw.) M. E. Barr = *Niesslia peltigericola* (D. Hawksw.) Etayo
Scutula stereocaulorum (Anzi) Körb. = *Catillaria stereocaulorum* (Th. Fr.) H. Olivier
Sphaerellothecium araneosum (Arnold) Zopf var. *cladoniae* Alstrup et Zhurb. = *Sphaerellothecium cladoniae* (Alstrup et Zhurb.) Hafellner
Stigmatidium leucophlebiae Cl. Roux et Triebel ined. = (?) *Stigmatidium peltideae* (Vain.) R. Sant. (Zhurbenko, 2009b).

АГАРИКОИДНЫЕ ГРИБЫ (BASIDIOMYCOTA, AGARICOMYCETES)

AGARICOID FUNGI (BASIDIOMYCOTA, AGARICOMYCETES)

В данном разделе речь идет о группе макромицетов, относимых ныне к классу Agaricomycetes, представители которой характеризуются агарикоидным морфотипом плодовых тел (дифференциацией на шляпку и ножку у большинства видов, отчего другим неформальным названием группы стало «шляпочные грибы», и пластинчатым, либо губчатым гименофором). Долгое время эти грибы рассматривались в искусственном порядке Agaricales s. l. К этой группе относятся грибы различного трофического статуса — сапротрофы, биотрофы, симбиотрофы (Cooke, Whipps, 1980), причем виды каждой из перечисленных трофических групп в большем или меньшем количестве облигатно включены в наземные экосистемы.

Различные группировки сапротрофных шляпочных грибов осуществляют деструкцию древесины и одревесневших частей травянистых растений, ее делигнификацию, а также (вместе с микромицетами) деградацию полифенольных соединений в составе торфянистого или гумусового почвенных горизонтов. Севернее границы леса возрастает роль сапротрофов, адаптированных к развитию в нижней части моховой дернины, и биотрофов, колонизирующих побеги мхов.

Среди симбиотрофов выделяется группа эктомикоризообразователей, на важную роль которой в жизни гипоарктических и арктических экосистем указывал Б. А. Юрцев (1966). Другой группой симбиотрофов, важной в функционировании экосистем Севера, являются «базидиолишайники» (виды рода *Lichenomphalia* и некоторые другие). Ряд исследователей отказывает этой группе в собственно лишайниковом статусе в силу того, что многие виды растут в симбиозе не только с водорослями и цианобактериями, но и с протонемами мхов, их плодовые тела не несут признаков лишайниковой трансформации, а слоевища (ранее охарактеризованные лихенологами в родах *Botrydina* и *Coriscium*) образуются не всегда.

Включены агарикоидные базидиомицеты и в экосистемы полярных пустынь, где в наиболее благоприятных условиях морских террас развиваются полигональные почвы с приуроченными к ним группировками водорослей, мхов, лишайников, сосудистые растения (полярный мак, крупки, камнеломки), создающие при отмирании определенный запас мортмассы; при хорошем дренаже и прогревании встречается полярная ива, облигатно зависимая в своем развитии от грибного симбионта. Целью настоящей главы является сведение воедино данных об агарикоидных базидиомицетах полярных пустынь, интерпретация известной на данный момент картины их субстратной приуроченности и распространения по территории.

История изучения агарикоидных базидиомицетов Арктики исчерпывающе отражена в ряде работ (Каратыгин и др., 1999; Knudsen, 2006; Dahlberg et al., 2013). В данном разделе кратко представлены сведения об агарикологических исследованиях в зоне полярных пустынь (табл. 25).

Таблица 25

Изученность агарикоидных грибов в различных районах зоны полярных пустынь
Knowledge of agaricoid fungi in various regions of the polar desert zone

Территория	Число видов	Источник данных
БАРЕНЦЕВСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	19	
<i>Архипелаг Шпицберген</i>	3	
Северо-Восточная Земля	3	Gulden, Torkelsen, 1996
<i>Архипелаг Земля Франца-Иосифа</i>	18	
о-ва Земля Александры, Земля Георга, Винер-Нёйштадт, Кейна, Куна, Луиджи, Мейбел, Нортбрук, Рудольфа, Уилтона, Хейса, Чамп	18	Говоруха, 1960; Каратыгин и др., 1999; Ежов и др., 2012, 2014.
СИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	17	
<i>Архипелаг Северная Земля:</i>	17	
о-в Большевик	13	Нездоймино, 2002.
о-в Октябрьской Революции	9	Нездоймино, 1982
КАНАДСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	5	
<i>Гренландия</i>		
Земли Пири (северная часть)	5	Knudsen, 2003, 2006

Данные об агарикоидных базидиомицетах этой зоны крайне скудны. Наиболее изучена в отношении данной группы микобиота полярных пустынь в пределах Сибирской (а в ней — на о-ве Большевик) и Баренцевской провинций (Нездоймино, 1982, 2002; Каратыгин и др., 1999).

Первые находки шляпочных грибов в Баренцевской провинции были сделали Л. С. Говоруха в 1957 г. на островах Винер-Нёйштадт (мыс Васильева) и Чамп, а также В. Д. Александрова в 1959 г. на о-ве Земля Александры (Говоруха, 1960) в архипелаге Земля Франца-Иосифа.

Микологические исследования на Земле Франца-Иосифа активизировались после создания в 1994 г. государственного природного заказника федерального значения «Земля Франца-Иосифа» и позднее (в 2009 г.) — национального парка «Русская Арктика» (Саватюгин, Дорожкина, 2012).

В 2011 г. на о-ве Земля Александры Р. В. Ершов обнаружил 2 вида трутовых грибов (*Trametes ochracea* и *Funalia trogii*), развивших плодовые тела на бревнах осины, завезенной в 1975 г. (Ежов и др., 2012).

В 2012 г. в рамках проекта «Укрепление морских прибрежных особо охраняемых природных территорий» национального парка «Русская Арктика» Программы развития ООН и Глобального экономического фонда (ПРООН/ГЭФ) была организована «Комплексная краеведческая экспедиция в Российскую Арктику» (КЭйРА–2012), а в 2013 г. совместно с Национальным географическим обществом США — комплексная экспедиция «Первозданные моря: экспедиция ЗФИ–2013» («Pristine Seas Expedition FJL 2013»), где микологические сборы провели М. В. Гаврило (Россия) и Э. Баллестерос (Испания). В ходе этой экспедиции были обследованы острова Белл, Винер-Нёйштадт, Земля Георга, Куна, Луиджи, Мак-Клинтока, Мейбел, Нансена, Нортбрук, Рудольфа, Хейса, Гоуен и Уилтона. Собранный материал был определен И. В. Змитровичем (Ежов и др., 2014). Экспедиции 2012–2013 гг. существенно дополнили сведения о видовом составе агарикоидных базидиомицетов как архипелага Земля Франца-Иосифа, так и зоны полярных пустынь в целом.

Микологические исследования архипелага Шпицберген восходят к работам С. Зоммерфельда, однако до сих пор все они концентрировались на островах с более богатой тундровой растительностью. Остров Северо-Восточная Земля, входящий в зону полярных пустынь, посещал А. Хаген (Hagen, 1950) и некоторые другие исследователи, отмечавшие там немногочисленные виды родов *Arrhenia*, *Galerina* и *Inocybe* (Gulden, Torkelsen, 1996).

Изучение агарикоидных базидиомицетов Сибирской провинции было проведено Э. Л. Нездоймино (1982, 2002) в ходе обработки материала, предоставленного Г. Г. Агаджанян, Н. В. Матвеевой, И. Н. Сафроновой (экспедиции на архипелаг Северная Земля в период 1977–2000 гг.). Всего на Северной Земле было выявлено 17 видов грибов из этой группы, относящихся к родам *Arrhenia*, *Coprinus*, *Cortinarius*, *Cystoderma*, *Galerina*, *Laccaria*, *Lichenomphalia*, *Russula*. В последние годы исследования агарикоидных базидиомицетов на этих территориях не проводились.

В Канадской провинции микологические исследования традиционно приурочены к Гренландии, и их начало восходит к отчету М. Беркли (Berkeley, 1880). В дальнейшем было опубликовано более 120 статей, однако подавляющее большинство работ было сосредоточено в тундровых районах. Данные о немногочисленных находках агарикоидных базидиомицетов *Arrhenia*, *Coprinopsis*, *Galerina*, *Lichenomphalia* полярных пустынь на Земле Пири можно извлечь из обобщающих сводок Х. Кнудсена (Knudsen, 2003, 2006), из которых очевидно, что микобиота полярных пустынь остается белым пятном и для «гренландской микологии».

Исследования агарикоидных базидиомицетов Канадского арктического архипелага развернулись после арктической экспедиции Дж. Дирнеса (Dearness, 1923) и в дальнейшем также сосредоточились в зоне тундр с достаточным видовым богатством ряда таксонов, представляющих интерес для монографов (Bigelow, 1970, 1982, 1985; Redhead et al., 1982; Redhead, 1984; Redhead, Kuypers, 1987). Среди островов, лежащих на рубежах зоны полярных пустынь, в микологических работах указывается о-в Батерст (Redhead, 1989), хотя его растительность богаче в сравнении с таковой полярно-пустынных ландшафтов.

В данной работе порядки класса Agaricomycetes, включающие агарикоидные базидиомицеты, принимаются в объеме, обсужденном международным сообществом таксономистов грибов (Hibbett et al., 2007), а концепции родов и семейств приведены в соответствии с консенсусом микологов-таксономистов, отраженном в 10-м издании «Словарь грибов Айнсворта и Бисби» (Kirk et al., 2008) и на электронном таксономическом ресурсе «Index Fungorum» (<http://www.indexfungorum.org/>).

Таксономический анализ. Всего для зоны полярных пустынь к настоящему времени известен 31 вид агарикоидных базидиомицетов, относящихся к порядкам Agaricales и Russulales (табл. 26).

Анализ данных (табл. 27) по агарикоидным базидиомицетам некоторых островов континентального шельфа Евразии, архипелага Шпицберген и Гренландия, как наиболее изученных в микологическом отношении (Gulden, Torkelsen, 1996; Каратыгин и др., 1999; Knudsen, 2003, 2006; Geml et al., 2011; Ежов и др., 2014), показывает определенную трансформацию таксономической структуры при переходе от тундр к полярным пустыням.

Порядок Russulales представлен единственным сем. *Russulaceae*. Порядок Agaricales включает 8 семейств: *Agaricaceae*, *Cortinariaceae*, *Hydnangiaceae*, *Hygrophoraceae*, *Inocybaceae*, *Psathyrellaceae*, *Strophariaceae* и *Tricholomataceae*. Ведущим по числу видов и является род *Galerina* (8 видов), за ним следуют роды

Продолжение таблицы 27

1	2	3	4	5	6	7
<i>Kuehneromyces</i>	–	–	–	1	–	–
<i>Naucoria</i>	1	3	–	3	–	1
<i>Panaeolus</i>	–	2	–	3	–	2
<i>Phaeomarasmus</i>	–	–	–	1	–	–
<i>Pholiota</i>	–	5	–	4	–	–
<i>Psilocybe</i>	–	7	–	9	–	3
<i>Stropharia</i>	–	2	–	2	–	1
Tricholomataceae	7	46	2	82	1	26
<i>Arrhenia</i>	5	6	2	19	1	7
<i>Calathella</i>	–	–	–	1	–	–
<i>Cantharellopsis</i>	–	–	–	1	–	–
<i>Cantharellula</i>	–	1	–	1	–	–
<i>Clitocybe</i>	1	20	–	19	–	8
<i>Collybia</i>	–	2	–	3	–	–
<i>Fayodia</i>	–	–	–	2	–	1
<i>Flagelloscypha</i>	–	–	–	2	–	1
<i>Flammulina</i>	–	1	–	1	–	–
<i>Gamundia</i>	–	–	–	1	–	–
<i>Gerronema</i>	–	–	–	1	–	2
<i>Gymnopus</i>	–	1	–	–	–	–
<i>Lepista</i>	1	2	–	4	–	–
<i>Melanoleuca</i>	–	3	–	9	–	1
<i>Mycenella</i>	–	3	–	2	–	–
<i>Omphaliaster</i>	–	2	–	2	–	1
<i>Omphalina</i>	–	4	–	7	–	5
<i>Rectipilus</i>	–	–	–	1	–	–
<i>Rhodocollybia</i>	–	1	–	1	–	–
<i>Rimbachia</i>	–	–	–	1	–	–
<i>Ripartites</i>	–	–	–	1	–	–
<i>Stromatocyphella</i>	–	–	–	1	–	–
<i>Tricholoma</i>	–	–	–	2	–	–
Tubariaceae	–	1	–	3	–	1
<i>Tubaria</i>	–	1	–	3	–	1
BOLETALES	–	20	–	15	–	1
Boletaceae	–	10	–	7	–	1
<i>Boletus</i>	–	2	–	2	–	–
<i>Leccinum</i>	–	7	–	5	–	1
<i>Xerocomus</i>	–	1	–	–	–	–
Gomphidiaceae	–	9	–	6	–	–
<i>Gomphidius</i>	–	–	–	1	–	–
<i>Suillus</i>	–	9	–	5	–	–
Paxillaceae	–	1	–	2	–	–
<i>Paxillus</i>	–	1	–	2	–	–
GLOEOPHYLLALES	–	1	–	1	–	–
Gloeophyllaceae	–	1	–	1	–	–
<i>Neolentinus</i>	–	1	–	1	–	–
HYMENOCHAETALES	–	1	–	3	–	2
Rickenellaceae	–	1	–	3	–	2
<i>Rickenella</i>	–	1	–	3	–	2
RUSSULALES	1	55	–	56	–	13
Russulaceae	1	55	–	56	–	13
<i>Lactarius</i>	–	25	–	27	–	6
<i>Russula</i>	1	30	–	29	–	7

Продолжение таблицы 27

1	2	3	4	5	6	7
Всего:	31	364	6	522	4	142
видов						
родов	13	52	4	73	4	142
семейств	9	24	3	23	3	18
порядков	2	5	1	5	1	4

Примечание. В суммирующих строках — число видов.

Arrhenia (5 видов) и *Hebeloma* (4 вида). Роды *Cortinarius* и *Lichenomphalia* содержат по 3 вида, а остальные (*Cystoderma*, *Laccaria*, *Inocybe*, *Coprinopsis*, *Naucoria*, *Clitocybe*, *Lepista*) — по одному.

В Баренцевской провинции отмечены 4 семейства порядка Agaricales. Выявлено 19 видов из 7 родов, а состав лидирующих родов (*Galerina*, *Arrhenia*, *Hebeloma*) свойственен для зоны в целом. Как в Сибирской, так и в Канадской провинциях встречен *Coprinopsis martini* (в тундрах Шпицбергена, Российской Арктики и Гренландии этот вид также отмечается неоднократно). Всего в Сибирской провинции известно 17 видов из 8 родов, относящихся к 7 семействам порядков Agaricales и Russulales, а в Канадской — 6 видов из 5 родов из 4 семейств порядка Agaricales.

Число видов агарикоидных базидиомицетов в полярных пустынях крайне низко — около 0.2 % от общего видового разнообразия этой сборной группы (14 000 видов, по: Kirk et al., 2008). Даже при сравнении с тундровой зоной, микобиота которой существенно обеднена, зона полярных пустынь поражает низким разнообразием агарикоидных базидиомицетов на всех уровнях таксономической иерархии.

Порядки Boletales, Gloeophyllales, Hymenochaetales, представленные в тундровой зоне рядом таксонов, в полярных пустынях отсутствуют. Таксономическая структура порядка Agaricales крайне упрощена: нет таких функционально важных в тундровой зоне семейств как *Bolbitiaceae*, *Entolomataceae*, *Mycenaceae*, а также *Amanitaceae*, *Lyophyllaceae*, *Marasmiaceae*, *Omphalotaceae*, *Pleurotaceae*, *Pluteaceae*, *Tubariaceae*, вносящих, пусть и скромный, вклад в сложение тундровой микобиоты.

Родовое разнообразие семейств в зоне полярных пустынь также невелико в сравнении с зоной тундр. Особенно заметно падение родового разнообразия в сем. *Tricholomataceae*.

По данным, имеющимся для евразийского сектора зоны полярных пустынь, число видов порядка Agaricales по сравнению с тундрами уменьшается с 287 до 30 видов, то есть в 10 раз. В полярных пустынях Гренландии видовое богатство этого порядка (6 видов) в сравнении с зоной тундр (447 видов) ниже в 75 раз, а на Шпицбергене (4 против 126 видов) — в 32 раза.

Упрощение таксономической структуры биоты агарикоидных базидиомицетов в зоне полярных пустынь связано как с пессимальными абиотическими условиями, так и со слабой нишевой дифференциацией примитивных полярных экосистем. Здесь четко выражены группы ацидофильных психротолерантных сапротрофных таксонов, приспособившихся к развитию в моховой дернине (*Clitocybe*, *Galerina*, *Lepista*); эфемерных сапротрофов, колонизирующих ветошь трав и эвтрофные (нередко зоогенные) микробиотопы (*Coprinopsis*, *Cystoderma*); бриофильных биотрофов (*Arrhenia*); симбиотрофов, ассоциированных с *Salix polaris* (*Hebeloma*, *Naucoria*, *Inocybe*); и грибов, образующих симбиотические ассоциации с аэрофитными водорослями и протонемами бриофитов.

Географический анализ. Существенной особенностью хориономического профиля биоты агарикоидных базидиомицетов зоны полярных пустынь (табл. 28) является преобладание видов с арктическим и арктоальпийским распространением (в сумме 64.5 %) над арктобореальными и плюризональными видами (в сумме 35.5 %). Для сравнения, во всех изученных районах лесного пояса северного полушария доля плюризональных видов превышает половину всего видового разнообразия. К видам с сугубо арктическим распространением относятся *Cystoderma arcticum*, *Galerina arctica*, *G. pseudocerina*, *Hebeloma polare*. В сравнении с близкородственными таксонами лесного пояса северного полушария для них характерно «крепкое» сложение — слегка укороченная и утолщенная ножка и умеренно раскрывающаяся в зрелом состоянии шляпка. Арктоальпийские виды приурочены, помимо арктических ландшафтов, к высотным аналогам тундр и полярных пустынь, а некоторые из них (*Galerina pseudomycenopsis*, *Lichenomphalia alpina* и др.) через серию горных местообитаний связаны с Антарктидой (Pegler et al., 1981; Redhead, 1989).

Таблица 28

Географическая структура биоты агарикоидных базидиомицетов в зоне полярных пустынь [число видов (%)]
Geographic structure of the agaricoid basidiomycetes biota within the polar desert zone [species number (%)]

Зональный элемент	Региональный элемент					Всего
	Циркум-полярный	Биполярный	Европейский	Палеарктический	Голарктический	
Арктический	3 (9.7)	—	1 (3.2)	—	—	4 (12.9)
Арктоальпийский	8 (25.7)	2 (6.5)	4 (12.9)	2 (6.5)	—	16 (51.6)
Арктобореальный	2 (6.5)	1 (3.2)	3 (9.7)	—	1 (3.2)	7 (22.6)
Плюризональный	—	—	—	—	4 (12.9)	4 (12.9)
Всего	13 (41.9)	3 (9.7)	8 (25.8)	2 (6.5)	5 (16.1)	31 (100)

Строгое отсутствие арктоальпийских видов грибов в лесной зоне на фоне непрерывной зональной протяженности их ареалов свидетельствует о ведущей роли механизмов экологической изоляции (так называемое симпатрическое аллопатное видообразование) в их экотипической и таксономической дифференциации (Старобогатов, 1985; Змитрович, Спиринов, 2005).

Арктобореальные виды, имеющие ценогенетические связи с умеренным поясом, проникли в специфические местообитания полярных пустынь либо в микоризной ассоциации (*Naucoria salicis*), либо в качестве сапротрофных г-стратегов (*Coprinopsis martinii*), способных к быстрой колонизации богатых легко иммобилизуемым детритом микросайтов.

Большинство агарикоидных базидиомицетов полярных пустынь имеет циркумполярные ареалы (41.9 %). На виды с биполярным распространением приходится 9.7 %. Доля европейских (*Hebeloma polare*, *Naucoria salicis*, ряд видов рода *Arrhenia*) — 25.8 %, голарктических — 16.1 %, палеарктических — 6.5 %. Характер общего распространения выявленных в различных частях полярных пустынь видов и преобладание среди них таксонов с циркумполярным распространением позволяют экстраполировать эту картину на малоисследованные территории Канадской провинции.

Анализ трофической структуры. В трофической структуре биоты агарикоидных базидиомицетов зоны полярных пустынь (табл. 29) сапротрофы преобладают над симбиотрофами и биотрофами, что свойственно и соответствующим

образованиям лесного пояса, однако в полярных пустынях на фоне преобладания сапротрофов (41.9 %) в сравнении с «лесными микобиотами» значительно выше доля биотрофов (16.1 %). Речь идет о специфической группе агарикоидных базидиомицетов, приспособившихся к паразитированию на побегах мхов (род *Arrhenia*). В «лесных микобиотах» доля биотрофов редко превышает 3 %. В суровых условиях тундр и особенно полярных пустынь этот процент повышается, причем вместе с ним явно возрастает распространенность мутуалистических симбиотических ассоциаций: суммарная доля симбиотрофов здесь — 42.0 %, что в 3–4 раза выше, чем в «лесных микобиотах».

Грибы-эктомикоризообразователи (32.3 %) в полярных пустынях связаны с *Salix polaris*. Таковы *Hebeloma gigaspermum*, *H. marginatulum*, *H. polare*, *H. remyi*, *Inocybe dulcamara*, *Naucoria salicis*. Для *Inocybe dulcamara* указывалась возможность микоризного симбиоза также с *Dryas octopetala* (Ohenoja et al., 1998), что, хотя и редко, может быть реализовано и в условиях полярных пустынь.

Исключительно важную функцию в «хронически пионерных» сообществах полярных пустынь на полигональных грунтах выполняют агарикоидные базидиомицеты, входящие в симбиотические отношения с почвенными водорослями и протонемами мхов, создавая своеобразную «строму», регулирующую поверхностную влагообеспеченность водорослевых матов и оптимизирующую извлечение из коллоидных систем почвогрунтов ключевых элементов минерального питания. Речь идет о видах рода *Lichenomphalia*. *L. alpina* развивается на бедных почвах; при экстенсивном нарастании биомассы автотрофного симбионта у оснований плодовых тел этого вида образуется темно-зеленый зернистый таллом, известный лихенологам как *Botrydina vulgaris*. Вид *Lichenomphalia umbellifera* часто встречается в пионерных моховых сообществах и таллом типа *Botrydina* образует значительно реже. Для *Lichenomphalia umbellifera* описаны различные хемотипы, дифференциация на которые сохраняется и в холодном поясе планеты (Høiland, 1987).

Распределение видов. В отличие от растений и лишайников, вегетативная сфера которых поддается непосредственному наблюдению и учету, выявление обилия видов грибов затруднено, а глазомерная оценка, которой пользуются флористы, невозможна. Наличие вида агариколога определяют по развивающимся плодовым телам, а для выявления полного видового состава, вертикальной и горизонтальной структуры грибного сообщества используют методы молекулярной диагностики почвенных проб (Geml et al., 2011).

Количественная оценка популяций агарикоидных базидиомицетов в зоне полярных пустынь, таким образом, — предмет перспективных исследований. На данный момент мы можем лишь выделить виды, связанные с идентифицируемыми элементами растительного покрова, а также отдельные виды с повышенной встречаемостью и широким распространением в пределах зоны.

Для грибов, облигатно ассоциированных с какими-либо структурными элементами сообществ (например, бриофильных биотрофов и микоризообразовате-

Таблица 29

Трофическая структура биоты агарикоидных базидиомицетов в зоне полярных пустынь
Trophic structure of the agaricoid basidiomycetes biota within the polar desert zone

Трофическое подразделение	Число видов	%
Сапротрофы	13	41.9
Биотрофы	5	16.1
Симбиотрофы		
Микоризообразователи	10	32.3
Базидиолишайники	3	9.7

лей), возможна прогностическая оценка их присутствия в связи с наличием подходящих экотопов. Так, можно предполагать, что число видов рода *Arrhenia* при детальном изучении моховых сообществ может увеличиться до 19 — того показателя, который известен для Гренландии. Видовое разнообразие родов *Hebeloma* и *Inocybe*, по всей видимости, на данный момент не выявлено в полной мере, поскольку в тундрах Гренландии и Шпицбергена встречается до 10 видов в каждом роде, связанных с полярной ивой эктомикоризой. Возможно и увеличение числа эфемерных сапротрофов, приуроченных к эвтрофным элементам растительных мозаик — до 3 видов в роде *Cystoderma* и примерно такого же числа в роде *Coprinopsis*. Присутствия родов *Agaricus* и *Lepiota*, известных для зоны тундр, в условиях полярных пустынь ожидать не приходится, поскольку для их развития в этой зоне не накапливается достаточного запаса мортмассы. По этой же причине не следует ожидать большого числа новых видов из рода *Clitocybe*, связанных с развитием в моховой дернине, — по всей видимости, найдется не более десятка видов, способных развиваться в олиготрофных и термдефицитных условиях полярных пустынь. По нашей оценке, исходящей из представленности ниш, занимаемых агарикоидными базидиомицетами в условиях максимальной нишевой дифференциации зоны оптимума (зона хвойно-широколиственных лесов), их суммарный видовой состав в полярных пустынях вряд ли превысит 75 видов. Исходя из такой оценки, степень выявления этой группы на сегодняшний день составляет около 1/3.

По мере интенсификации исследования территорий Сибирской и Канадской провинций различия в их видовом составе как с Баренцевской провинцией, так и между собой, будут нивелироваться. Этот вывод вытекает из типов ареалов выявленных на данный момент видов, среди которых преобладают таксоны с циркулярным (и биполярным) распространением.

«Грибной аспект» экосистем полярных пустынь определяют следующие 5 видов.

Arrhenia lobata (рис. 57, 1, 2) — облигатный компонент интразональных моховых сообществ в ложбинах стока. Паразитирует на побегах мхов самых разных систематических групп. Развиваясь «под защитой» вегетативной сферы растений-хозяев, этот вид (как и другие виды) занимает здесь прочные позиции.

Clitocybe dryadicola (рис. 57, 3) — по-видимому, облигатный компонент сообществ куртинно-подушечного типа, приуроченных к достаточно сухим и богатым кальцием почвогрунтам. Развивается как сапротроф, утилизируя мортмассу, накапливающуюся в моховой дернине.

Galerina arctica (рис. 57, 4) — облигатный компонент интразональных и зональных моховых сообществ в условиях избыточного увлажнения. Развивается как психротолерантный и устойчивый к постоянному увлажнению почвогрунтов сапротроф, разлагающий мортмассу, накапливающуюся в моховой дернине.

Hebeloma gigaspermum (рис. 58, 1) и *H. polare* (рис. 58, 2) — облигатные компоненты сообществ куртинно-подушечного типа, развивающиеся в микоризном симбиозе с *Salix polaris*.

Lichenomphalia alpina (рис. 58, 3, 4) — облигатный компонент полигонально-сетчатых сообществ, развивающийся в симбиозе с аэрофитными водорослями и протонемами мхов и образующий в ряде случаев зернистые рыхлые лишайникоподобные структуры.

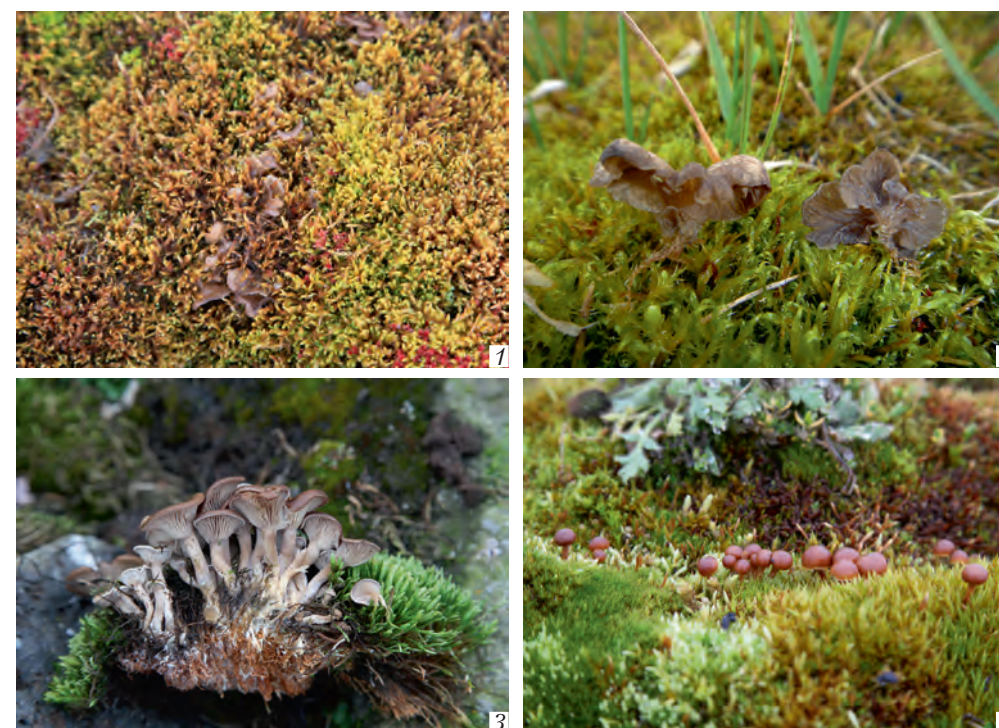


Рис. 57. Агарикоидные базидиомицеты в моховых сообществах (Земля Франца-Иосифа).

1 — *Arrhenia lobata*: аспект местообитания (фото здесь и на рис. 53, если не оговорено, М. В. Гаврило, VIII 2013); 2 — *A. lobata*: плодовые тела (фото Е. Ballaestreos, VIII 2013); 3 — *Clitocybe dryadicola*: группа плодовых тел в моховой дернине (VIII 2013); 4 — *Galerina arctica*: аспект местообитания (VIII 2013).

Agaricoid basidiomycetes in moss communities in the polar desert zone (Franz Joseph Land).

1 — *Arrhenia lobata*: habitat aspect (photo here and on fig. 53, if not personalized, M. V. Gavrilov, VIII 2013); 2 — *A. lobata*: fruitbodies (photo E. Ballaestreos, VIII 2013); 3 — *Clitocybe dryadicola*: group of fruitbodies within mosses (VIII 2013); 4 — *Galerina arctica*: habitat aspect (VIII 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для сообществ на полярном пределе жизни характерна структурная простота и экономичность. Пессимальные гидротермические условия диктуют организмам необходимость тесной пространственной и функциональной ассоциации. В результате большое распространение получают микоризные, лишайниковые и лишайникоподобные симбиозы. Отсутствие сколь-нибудь существенного запаса нередуцированной биомассы — вторая характерная черта высокоширотных полярных биомов. В сообществах полярных пустынь нет ничего «лишнего», и численность организмов практически всех систематических групп жестко зарегулирована.

Для агарикоидных базидиомицетов существенно отсутствие в зоне полярных пустынь депо лигнина и других полифенольных композитов (как то: ветровально-почвенные комплексы в лесной зоне и развитая страга слаборазложившихся моховых остатков во многих типах тундровых сообществ). Биоморфологическая структура растительного покрова в полярных пустынях практически не оставля-



Рис. 58. Агарикоидные базидиомицеты в куртинно-подушечных и полигонально-сетчатых сообществах (Земля Франца-Иосифа).

1 – *Hebeloma gigaspermum*: аспект местообитания (VIII 2013); 2 – *H. polare*: плодовые тела (фото E. Ballaestreos, VIII 2013); 3 – *Lichenomphalia alpina*: яркоокрашенная экада (VIII 2013); 4 – *L. alpina*: бледноокрашенная экада (VIII 2013).

Agaricoid basidiomycetes in cushion and net polygonal communities in the polar desert zone (Franz Joseph Land).

1 – *Hebeloma gigaspermum*: habitat aspect (VIII 2013); 2 – *H. polare*: fruitbodies (photo E. Ballaestreos, VIII 2013); 3 – *Lichenomphalia alpina*: light-colored ecade (VIII 2013); 4 – *L. alpina*: pale-colored ecade (VIII 2013).

ет возможностей грибам для освоения этой зоны и в качестве микоризных симбионтов. Эта ниша ограничивается полярной ивой и дриадами. Именно этими обстоятельствами во многом определяются особенности таксономического состава и трофической структуры биоты агарикоидных базидиомицетов полярных пустынь. Здесь отсутствуют все таксоны, диверсификация которых связана с освоением древесной и подстилочной меганиш, а также микоризной специализации на определенных видах лесных ценозообразователей. Видовой состав агарикоидных грибов зоны полярных пустынь крайне беден. В настоящее время в этой зоне известен 31 вид, и вряд ли в дальнейшем число таксонов существенно превысит уровень 70–80 видов. В формировании сообществ полярных пустынь задействована ничтожная часть биоразнообразия группы (0.2 % по текущему состоянию изученности).

Трофическая структура биоты агарикомицетов в полярных пустынях упрощена и «рационализирована»: большая роль принадлежит симбиотрофам — как микоризообразователям (32.3 %), так и так называемым базидиолишайникам (9.7 %), являющимся заметным компонентом пионерных сообществ этой зоны. Численность сапротрофных групп лимитируется как отсутствием запаса мор-

тмассы, так и гидротермическим фактором. В итоге здесь распространены немногочисленные экстремофилы (психрофилы), колонизирующие мортмассу, накапливающуюся в моховой дернине. В целом доля сапротрофных таксонов в биоте агарикоидных базидиомицетов этой зоны составляет 41.9 %.

Более 74 % видов агарикоидных базидиомицетов полярной пустыни имеют арктическое или арктоальпийское распространение; ареалы около 42 % видов циркумполярны. Это, по сути, — группировка «маргиналов», в своем большинстве не проникающих на равнинные пространства умеренного и аридного поясов, в то время как их нахождение в перигляциальных сообществах Арктики, а иногда и Антарктиды (на долю биполярных видов в выявленной биоте приходится 9.7 %), а также в соответствующих альпийских местообитаниях глубоко закономерно.

SUMMARY

The agaricoid basidiomycetes (phylum Basidiomycota, class Agaricomycetes) include higher basidiomycetes known as mushrooms and toadstools (agarics and boletes). In the northernmost limits of life these organisms accomplish a range of sufficient ecological functions, as the redistribution of mineral nutrients by mycorrhiza, the reduction of mortmass in moss and herbs communities, the regulation of mineral and water nutrition within thallophyte communities of polygonal grounds.

The main contribution to knowledge of biodiversity of agaricoid basidiomycetes within the polar desert zone of northern hemisphere was made by E. Nezdoininogo (1982, 2002) and O. N. Ezhov and co-authors (Ezhov et al., 2012, 2014).

In total, 31 species of agaricoid basidiomycetes were revealed in Arctic polar desert areas that belong to order Agaricales, which includes there such families as *Agaricaceae*, *Cortinariaceae*, *Hydnangiaceae*, *Hygrophoraceae*, *Inocybaceae*, *Psathyrellaceae*, *Strophariaceae*, and *Tricholomataceae*. The leading genus is *Galerina*, presented by 8 species, followed by genera *Arrhenia* (5 species), *Hebeloma* (4 species), *Cortinarius* and *Lichenomphalia* (3 species). The other genera are represented by single species. Therefore, extremely low percent (0.2 %) of biodiversity of agaricoid basidiomycetes is involved in formation of polar desert fungal communities. All the orders whose diversification is associated to wood and litter cope or mycorrhizal specialization to forest trees are absent. The prognostic estimation of biodiversity level of agaricoid basidiomycetes in polar desert areas oscillates around 75 species.

The trophic structure of agaricoid basidiomycetes is sufficiently simplified and «rationalized». The symbiotrophic groups occupy the leading position — 32.3 % mycorrhiza-formers plus 9.6 % basidiolichens. Both groups participate in polar desert ecosystem functioning. The numbers of saprotrophic groups are limited by absence of non-reduced mortmass as well as by pessimal hydro-thermal conditions. The saprotroph niche is occupied by psychrophilous species specialized to moss remnants utilization. As a whole, the group of saprotrophs comprises 41.9 % of the revealed mycota.

The geographical spectrum of the biota of agaricoid basidiomycetes in the polar desert zone has clear arctic-alpine distributional pattern (ca 74 % of species number are characterized by arctic or arctic-alpine areal and ca 42 % have a circumpolar distribution). In this aspect, the biota under consideration represents an assemblage of «marginal» species certainly limited in their distribution in boreal, temporal and arid mycobiotas.

As a whole, the composition of agaricoid basidiomycetes within the polar desert zone is highly determined by frugality of periglacial ecosystems and the absence of biomass overproduction, particularly absence of sufficient lingo-cellulose debris. The certain fungal groups are included in the polar desert communities as functionally required components and such participation is highly rationalized.

СИНОНИМЫ

SYNONYMS

- Coprinus martini* P. D. Orton (Каратыгин и др., 1999) = *Coprinopsis martini* (P. D. Orton) Redhead, Vilgalys et Moncalvo
Cortinarius favrei D. M. Hend. (Нездойминого, 2002) = *Cortinarius alpinus* Boud.
Galerina moelleri Bas (Ежов и др., 2012) = *Galerina pseudomycenopsis* Pilát
Omphalina ericetorum (Pers.) M. Lange (Нездойминого, 2002) = *Lichenomphalia umbellifera* (L.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys
Omphalina luteovitellina (Pilát et Nannf.) M. Lange (Нездойминого, 2002) = *Lichenomphalia alpina* (Britzelm.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys
Omphalina obatra (J. Favre) P. D. Orton (Каратыгин и др., 1999; Нездойминого, 2002) = *Arrhenia obatra* (J. Favre) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys
Omphalina velutina (Quél.) Quél. (Нездойминого, 2002) = *Lichenomphalia velutina* (Quél.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys
Phytoconis ericetorum (Pers.) Redhead et Кууер (Каратыгин и др., 1999) = *Lichenomphalia umbellifera* (L.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys
Phytoconis luteovitellina (Pilát et Nannf.) Redhead et Кууер (Каратыгин и др., 1999) = *Lichenomphalia alpina* (Britzelm.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys

АФИЛЛОФОРОИДНЫЕ ГРИБЫ (BASIDIOMYCOTA, AGARICOMYCETES)

APHYLLOPHOROID FUNGI (BASIDIOMYCOTA, AGARICOMYCETES)

Афиллофороидные («Aphyllphorales») — группа непластинчатых гименомицетов, названная так в противоположность пластинчатым агарикоидным грибам. Афиллофороидные характеризуются разнообразным типом гименофора: плоским, бугорчатым, складчатым, шиповатым. К ним относятся грибы различных морфологических групп: кортициоидные, пороидные (трутовые), клавариоидные, ежевиковые, лисичковые и т. д. Виды изучаемой группы распространены на всех материках от полярных ледников и высокогорий до тропических пустынь и экваториальных дождевых лесов. Они входят в состав всех трех базовых функциональных групп грибов (являясь сапротрофами, паразитами и симбионтами), тем самым участвуя в ключевых биосферных процессах: почвообразовании и круговороте основных биогенов.

В арктических безлесных экосистемах почти нет типичных лесных групп: пороидных (трутовых) и кортициоидных грибов — традиционных разрушителей древесины. Здесь возрастает роль подстилочных сапротрофов, представленных клавариоидными (рогатиковыми), разлагающих отмершие части травянистых и немногочисленных кустарниковых (карликовых ив, берез и т. д.) видов. Значительна роль и симбиотической функциональной группы: микоризообразователей и базидиолишайников. В высокоширотных криотермных условиях преобладает адаптивная стратегия, выработанная немногочисленными видами подстилочных сапротрофов — формирование покоящейся стадии (например, образование склеоциев).

В XX веке существенно возросла хозяйственная деятельность в Арктике, что привело к появлению большого числа населенных пунктов, для жизнедеятельности которых требуются значительные объемы сырьевых ресурсов, в частности лесоматериалов. Вместе с ними на север проникают и афиллофороидные грибы, функционально адаптированные к развитию в древесном субстрате (пороидные и кортициоидные). Подобные антропогенные миграции грибов и их возможные экологические последствия для северных экосистем до сих пор не получили должного отражения в микологических исследованиях (Мухин, Котиранта, 2001).

В последние 2 десятилетия существенно возросло число публикаций по изучению заносных видов афиллофороидных грибов в Арктике (Gulden, Torkelsen, 1996; Kotiranta, Mukhin, 2000; Kosonen, Huhtinen, 2008; Mattsson et al., 2010; и др.), однако попытки установить виды, существующие естественно, пока немногочисленны (Ширяев и др., 2012; Ширяев, Михалева, 2013). Цель данной работы — выявить видовой состав афиллофороидных грибов в полярных пустынях, особенно аборигенных видов, отделив их от адвентивных; установить для естественного компонента микобиоты особенности географической и экоморфологи-

ческой структуры; спрогнозировать, какие виды и функциональные группы потенциально еще могут быть найдены в этой природной зоне.

Афиллофороидные грибы в Арктике изучают более века (Dahlberg et al., 2013), но для ее наиболее северной части — полярных пустынь (в границах по: Александрова, 1983) — информация крайне ограничена. Результаты изучения клавариоидных грибов опубликованы (табл. 30), виды из других групп (кортициоидные, пороидные) собранные в полярных пустынях хранятся в микологической коллекции Институт экологии растений и животных УрО РАН (SVER).

В архипелаге Шпицберген обширные микологические исследования проводили в тундрах о-ва Западный Шпицберген (Gulden, Torkelsen, 1996; Kosonen, Huhtinen, 2008; Mattsson et al., 2010; Shiryayev, Mukhin, 2010), тогда как для полярных пустынь на Северо-Восточной Земле данные об афиллофороидных отсутствуют. В Гренландии грибы известны из различных тундровых районов (Voggen et al., 2006), но на севере Земли Пири выявлен лишь 1 вид, формирующий плодовые тела в нативных условиях — *Multiclavula vernalis* (Vorgen, 1993). Для североамериканской части полярных пустынь данные отсутствуют.

Таблица 30

**Изученность афиллофороидных грибов
в различных районах зоны полярных пустынь**

Knowledge of aphyllorphoroid fungi in various regions of the polar desert zone

Территория	Число видов	Источник данных
БАРЕНЦЕВСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	5/19	
Архипелаг Земля Франца-Иосифа	4/8	Ежов и др., 2012; Гербарные фонды SVER
Архипелаг Новая Земля		
о-в Северный (северная часть от Русской Гавани и севернее)	5/10	Shiryayev, 2006; Ширяев и др., 2012; Гербарные фонды SVER
СИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	6/20	
П-ов Таймыр		
п-ов Челюскин (северная часть)	4/7	Ширяев, 2011; Гербарные фонды SVER
Архипелаг Северная Земля:	4/10	
о-в Большевик	4/10	Ширяев, 2011; Гербарные фонды SVER
КАНАДСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	1/1	
Гренландия		
Земли Пири (северная часть)	1/1	Vorgen, 1993

До начала XXI века в полярных пустынях российской Арктики афиллофороидные грибы не упоминались (Каратыгин и др., 1999). Автор (с помощниками) провел исследования этой группы на Земле Франца-Иосифа (Земля Александры) в июле-августе 2007 г.; на Новой Земле (п-ов Литке, Русская Гавань, залив Ледяная Гавань и мыс Желания) в 2001–2003 гг.; на Северной Земле (о-в Большевик: в юго-западной части в окрестностях ручья Быстрый и в южной части в районе бухты Солнечной) в июле-августе 2005 г.; на Таймыре (мыс Челюскин) в начале августа 2005 г. На о-ве Земля Александры в 2011 г. афиллофороидные грибы собирали О. Н. Ежов и Р. В. Ершов.

В России опубликованы результаты изучения пороидных (трутовых) грибов, выявленных на привозных бревнах осины на островах архипелага Земля Франца-Иосифа (Ежов и др., 2012). Имеется серия публикаций по составу клавариоидных грибов, собранных на Новой Земле (Shiryayev, 2006; Ширяев и др., 2012), Северной Земле и мысе Челюскин (Ширяев, 2011). Следовательно, данные об афиллофороидных грибах полярных пустынь северного полушария имеются только из Российской сектора Арктики.

результаты изучения клавариоидных грибов опубликованы, виды грибов из других групп (кортициоидные, пороидные) собранные в арктических пустынях хранятся в микологической коллекции Институт экологии растений и животных УрО РАН (SVER).

Биота афиллофороидных грибов полярных пустынь

По сравнению с тундровыми и особенно лесными экосистемами в полярных пустынях афиллофороидные грибы встречаются редко. В 4 регионах этой зоны собрано 75 образцов (в архипелаге Земля Франца-Иосифа — 17, на Новой Земле — 23, на Северной Земле — 19, на мысе Челюскин — 15) представляющие 24 вида (табл. 31) афиллофороидных.¹⁰ Дольше всего работали на Новой Земле и Северной Земле, чем и можно объяснить несколько большее число собранных образцов. В естественных условиях на почве, среди мхов и лишайников, а также на цветковых растениях выявлены 6 видов (24 образца). В 3 раза больше (18) видов (51 образец) собрано на привозном субстрате (на дровах, строительных материалах, старых заброшенных строениях и т. п.). Таким образом, в естественных условиях на северном пределе существования жизни образовывать плодовые тела способны всего 6 видов исследуемой группы грибов. По мере оптимизации условий, например, в гипоарктических тундрах, число видов увеличивается: на уральском широтном трансекте выявлено 60 видов, а в южной тайге — 745 (Ширяев и др., 2012).

Несомненно, деревообитающие виды являются адвентивными, занесенными вместе с лесоматериалами; от лесной зоны, где эти грибы растут в естественных условиях, до полярных пустынь сотни, а в некоторых регионах и тысячи километров. Следовательно, виды, собранные исключительно на привозном, заносном субстрате, относим к группе адвентивных, тогда как виды, представляющие естественный элемент полярнопустынной микобиоты (образующие базидиомы на почве и высших растениях), считаем аборигенными. На топляке плодовые тела афиллофороидных не выявлены.

Все образцы собраны автором и его помощниками, за исключением двух, представляющих виды *Funalia trogii* и *Trametes ochracea* (рис. 59), найденные в архипелаге Земля Франца-Иосифа О. Н. Ежовым и Р. В. Ершовым (Ежов и др., 2012).

Стоит отметить, что аборигенные виды представлены исключительно клавариоидной морфологической группой (жизненной формой), тогда как виды кортициоидной и пороидной групп — заносные.

¹⁰ Гетеробазидиальные грибы в данном исследовании не рассматриваются.

Таблица 31

Встречаемость афиллофороидных грибов в зоне полярных пустынь
The occurrence of aphylloroid fungi within the polar desert zone

Вид	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Северная Земля	Мыс Челюскин
<i>Antrodia serialis</i> (Fr.) Donk	1	2	1	-
<i>A. xantha</i> (Fr.) Ryvarden	-	2	-	1
<i>Coniophora puteana</i> (Schumach.) P. Karst.	1	1	-	-
<i>Dacryobolus sudans</i> (Alb. et Schwein.) Fr.	-	-	1	2
<i>Funalia trogii</i> (Berk.) Bondartsev et Singer	1	-	-	-
<i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Wulfen) P. Karst.	-	1	-	-
<i>Hyphoderma praetermissum</i> (P. Karst.) J. Erikss. et Å. Strid	3	1	2	2
<i>H. setigerum</i> (Fr.) Donk	-	1	2	-
<i>Hyphodontia alutacea</i> (Fr.) J. Erikss.	-	1	-	-
<i>Hypochniciellum molle</i> (Fr.) Hjortstam	3	3	1	1
<i>Multiclavula corynoides</i> (Peck.) R. H. Petersen	1*	2*	3*	1*
<i>M. vernalis</i> (Schwein.) Corner	2*	1*	-	1*
<i>Peniophora incarnata</i> (Pers.) P. Karst.	-	-	-	1
<i>P. pithya</i> (Pers.) J. Erikss.	1	-	1	-
<i>Stereum sanguinolentum</i> (Alb. et Schwein.) Fr.	-	2	2	-
<i>Tomentella</i> cf. <i>atramentaria</i> Rostr.	1	-	1	-
<i>T. badia</i> (Link) Stalpers	-	1	-	1
<i>Trametes ochracea</i> (Pers.) Gilb. et Ryvarden	1	-	1	-
<i>Tubulicrinis sororius</i> (Bourdot et Galzin) Oberw.	-	-	-	3
<i>Typhula caricina</i> P. Karst.	-	-	1*	-
<i>T. crassipes</i> Fuckel	1*	2*	1*	-
<i>T. culmigena</i> (Mont. et Fr.) Berthier	-	2	1*	1*
<i>T. lutescens</i> Boud.	1*	1*	-	2*
<i>Veluticeps abietina</i> (Pers.) Hjortstam et Tellería	-	-	1	-
Число аборигенных/адвентивных:				
образцов	5/12	8/15	6/13	5/10
видов	4/8	5/10	4/10	4/7

Примечание. * — образцы, собранные в естественных условиях.

Анализ распределения аборигенной группы видов

В естественных условиях полярных пустынь собрано 6 видов клавариоидных грибов, что составляет 13.6 % от общего числа видов данной группы (44), известных в зональных тундрах северного полушария (Ширяев, 2013), или 0.9 % от мирового богатства группы (Kirk et al., 2008).

Видовое богатство клавариоидных в высоких широтах прямо пропорционально зависит от числа видов сосудистых растений и среднегодового уровня осадков (Ширяев, 2012). В полярных пустынях крайне мало осадков, что для клавариоидных, как гигрофильной группы грибов, несомненно, один из ведущих факторов, детерминирующих их адаптивный потенциал. В Баренцевской провинции, наиболее влагообеспеченном секторе Арктики, выпадает порядка 300 мм/в год, тогда как в восточном направлении этот показатель снижается до 150–250 мм/в год в Сибирской провинции и до 50–100 мм/в год в Канадской, что соответствует умеренным и тропическим жарким пустыням. Однако большое число дней с туманами и поступление влаги при таянии верхнего слоя вечной мерзлоты в вегетационный период компенсирует нехватку дождевых осадков.



Рис. 59. Афиллофороидные грибы.

1 — плодовое тело *Trametes ochracea* (Земля Франца-Иосифа; август 2010) (фото Р. В. Ершова); 2–3 группа плодовых тел: 2 — *Multiclavula corynoides* (Канада, Северо-западные территории, п-ов Кудлулик; август 1971) (фото Е. Охеноја); 3 — *M. vernalis* (Канада, Эскер; август 1976) (фото U. Söderholm); 4–6 — плодовое тело: 4 — *Antrodia serialis* (Новая Земля; июль 2003); 5 — *Hyphoderma praetermissum* (Земля Франца-Иосифа; июль 2007); 6 — *H. setigerum* (Новая Земля; июль 2001).

Aphylloroid fungi.

1 — fruit body *Trametes ochracea* (Franz Joseph Land; august 2010) (photo R. V. Ershov); 2–3 group of fruit bodies: 2 — *Multiclavula corynoides* (Canada, NWT, Kudlulik peninsula; august 1971) (photo E. Ohenoja); 3 — *M. vernalis* (Canada, Esker; august 1976) (photo U. Söderholm); 4–6 fruit bodies: 4 — *Antrodia serialis* (Novaya Zemlya; july 2003); 5 — *Hyphoderma praetermissum* (Franz Joseph Land; july 2007); 6 — *H. setigerum* (Novaya Zemlya; july 2001).

К подобным экстремальным условиям адаптировалось крайне ограниченное число клавариоидных грибов, вследствие чего данная группа здесь представлена всего двумя родами. Базидиолишайниковый род *Multiclavula* объединяет 2 вида

(*M. corynoides*, *M. vernalis*). Род *Typhula* включает 4 вида (*T. caricina*, *T. crassipes*, *T. culmigena*, *T. lutescens*) и отличается присутствием в онтогенезе склероциальных покоящихся стадий, позволяющих переживать неблагоприятные погодные условия. Подобный специфичный и ограниченный набор родов и видов не встречается в других природных зонах планеты. Таким образом, базидиолишайниковая и склероциальная жизненные стратегии наиболее адаптированы к существованию в экстремальных криотермных условиях Арктики среди всей биоты афиллофороидных грибов (Shiryayev, 2006; Shiryayev, Mukhin, 2010; Ширяев и др., 2012; Ширяев, Михалева, 2013).

Наибольшее число (5) видов клавариоидных грибов собрано на Новой Земле (*Multiclavula corynoides*, *M. vernalis*, *Typhula crassipes*, *T. culmigena*, *T. lutescens*), где исследования были наиболее продолжительными. По 4 вида выявлено на Северной Земле (*Multiclavula corynoides*, *Typhula caricina*, *T. crassipes*, *T. culmigena*), на Земле Франца-Иосифа (*Multiclavula corynoides*, *M. vernalis*, *Typhula crassipes*, *T. lutescens*) и на мысе Челюскин (*Multiclavula corynoides*, *M. vernalis*, *Typhula culmigena*, *T. lutescens*).

Географические группы. Все виды клавариоидных грибов, найденные в полярных пустынях, широко распространенные — голарктические, космополитные и мультизональные. Среди них нет «истинных» арктических видов, ареал которых ограничивался бы тундровой зоной (Shiryayev, 2006; Ширяев, 2013). Имеются арктоальпийские виды, распространенные в зональных и горных тундрах, а также заходящие в лесную зону, но в Арктике они встречаются преимущественно в гипоарктических тундрах, не продвигаясь севернее.

На Антарктическом полуострове (Антарктида), автором собран 1 вид клавариоидных, также выявленный и в полярных пустынях северного полушария — *Multiclavula vernalis*. На Южных Шетландских островах с более разнообразными субстратами клавариоидных видов больше (Pegler et al., 1981; Smith, 1994), но это уже не аналог полярных пустынь северного полушария. Следовательно, вид *M. vernalis* может быть отнесен к биполярной географической группе. Но поскольку он широко распространен в таежной зоне (равно как в небореальной) и регулярно встречается в высокогорном поясе в тропиках, рассматриваем данный вид как мультизональный (Ширяев, 2013).

Вероятно, в полярных пустынях уровень видового богатства клавариоидных грибов в меридиональном направлении варьирует несущественно (табл. 31). Так, самый бедный и богатый регион различаются лишь на 1 вид (то есть в 1.25 раза), т. е. 83 % видов клавариоидных грибов собраны во всех секторах (рис. 60). С ростом оптимальности условий для развития группы (в направлении к экватору) доля широко распространенных видов закономерно снижается: от 55 % в средней тайге до 45 % в подтаежной, а в тропиках лишь 15 % видов встречаются во всех долготных секторах.

Функциональные группы. Среди аборигенной группы афиллофороидных грибов в полярных пустынях развиваются 2 функциональные группы. Напочвенные, образующие симбиоз с водорослями рода *Coccomyxa* (базидиолишайники), включают 2 вида рода *Multiclavula* (*M. corynoides*, *M. vernalis*). Сапротрофный образ жизни характерен для 4 видов рода *Typhula* (*T. caricina*, *T. crassipes*, *T. culmigena*, *T. lutescens*), которые формируют базидиомы на отмерших частях травянистых растений. Один из возможных путей поддержания жизнеспособности в подобных экстремальных условиях для данной трофической группы — наличие в онтогенезе склероциальных структур, служащих для переживания неблагоприятных времен.

Распределение перечисленных грибов в разных регионах полярных пустынь характеризуется следующими показателями.

Multiclavula corynoides — формирует базидиомы на почве, образуя симбиоз (базидиолишайник) с водорослями рода *Coccomyxa*; везде; 7 образцов (рис. 59).

M. vernalis — формирует базидиомы на почве, образуя симбиоз (базидиолишайник) с водорослями рода *Coccomyxa*; везде, кроме Северной Земли; 4 образца (рис. 59).

Typhula caricina — единственное местонахождение на о-ве Большевик (в районе бухты Солнечной) на отмерших листьях *Carex ensifolia* subsp. *arctosibirica*; 1 образец.

T. crassipes — на отмерших стеблях и листьях *Luzula confusa*, *Papaver polare*, *Poa alpigena*; везде, кроме мыса Челюскин; 4 образца.

T. culmigena — на отмерших стеблях и листьях *Eriophorum scheuchzeri*, *Poa alpigena*, *Saxifraga cernua*; везде, кроме Земли Франца-Иосифа; 4 образца.

T. lutescens — на отмерших стеблях *Ranunculus lapponicus*, *Saxifraga cernua*; везде, кроме Северной Земли; 4 образца.

Для зоны полярных пустынь установлен специфичный набор трофических групп, ограниченный симбиотическими напочвенными базидолишайниками, составляющими треть от числа аборигенных видов, и склероциальными сапротрофами на травах, на которые приходится 2/3 видов. Подобные пропорции функциональных групп не известны больше нигде на планете, что, определяет специфику микобиоты полярных пустынь. Южнее, в тундрах, с появлением большего круга доступных субстратов (включая большое количество кустарничков) плодовые тела формируют различные микоризообразующие виды: на отмерших листьях березки и ив формируют базидиомы гораздо больше подстилочных сапротрофов, появляются ксилосапротрофы. С увеличением богатства почвы появляются гумусовые сапротрофы.

Вероятно, в современных нативных биоклиматических условиях полярных пустынь только клавариоидные способны образовывать плодовые тела. Можно предположить, что в Баренцевской провинции, благодаря более мягкому климату и большому количеству осадков, возможно нахождение некоторых других видов клавариоидных грибов, в частности на отмерших листочках полярной ивы (*Salix polaris*). Это возможно в силу того, что некоторые виды рода *Typhula* (например, *T. setipes*) приурочены в своем развитии к данному субстрату и широко представлены в тундрах Арктики (Ширяев, 2013) или уже выявлены на листьях

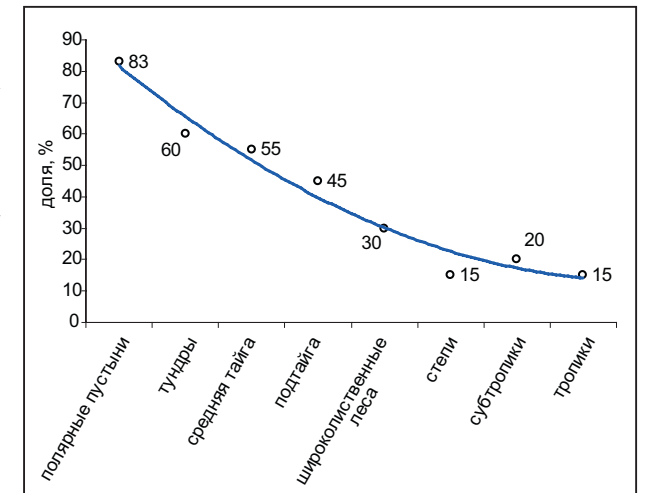


Рис. 60. Схематическое изображение меридиональной гетерогенности зональных биот клавариоидных грибов.
Доля видов, встречающихся во всех долготных секторах зональных микобиот (%).
Schematic representation of the meridional heterogeneity of the clavarioid fungi zonal mycobiota.
Proportion of species in all longitudinal sectors of zonal mycobiotas (%).

ив в сходных условиях, например, в непосредственной близости от ледников Западного Шпицбергена (*T. crassipes*, *T. lutescens*) (Shiryayev, Mukhin, 2010).

Можно отметить, что в некоторых антропогенно измененных местообитаниях тундровой зоны появляются заносные сосудистые растения и ассоциированные с ними грибы. На Западном Шпицбергене в непосредственной близости от домов встречаются отдельные заносные растения клевера, на которых формируются плодовые тела *Typhula trifolii* (Shiryayev, Mukhin, 2010). В поселке Диксон на отмерших частях *Artemisia tilesii* собраны базидиомы *Typhula micans* и *T. variabilis*. Стоит сказать и о том, что на Диксоне и на Новосибирских островах (о-в Котельный) на привозных бревнах хвойных пород и дровах найдены *Artomyces pyxidatus* и *Ramaria stricta*. Анализируя вышесказанное, можно предположить, что распространение в Арктику некоторых видов клавариоидных грибов лимитируется отсутствием необходимого субстрата. Похожий вывод сделан и при анализе распространения других групп грибов в тундрах (Kotiranta, Mukhin, 2000; Vorgen et al., 2006; Ширяев, Михалева, 2013). При прогнозируемом потеплении климата (и доступности субстрата) подобные виды, возможно, смогут формировать базидиомы и в полярнопустынных условиях.

Однако вопрос о видах рода *Tomentella*, образующих микоризу с немногочисленными арктическими ивами и дриадами (Ryberg et al., 2009), остается открытым. В гипоарктических тундрах виды томентеловых иногда образуют плодовые тела на подстилке и опаде под упомянутыми растениями. В частности, в тундрах о-ва Котельный (Новосибирские острова) на отмерших частях карликовой ивы *Salix polaris* (возможно) и на почве под ней, а также на привозном древесном субстрате (разрушенном) в месте непосредственного контакта с особями этой ивы формирует плодовые тела *T. atramentaria* (Ширяев, Михалева, 2013). Пока остается непонятным, был ли этот вид занесен вместе с лесоматериалами или является постоянным естественным элементом тундр, формирующим плодовые тела лишь в короткий период оптимальных гидротермических условий. Сходная ситуация установлена и в данном исследовании (например, на Северной Земле; см. табл. 31). Вероятно, дальнейшее изучение позволит решить этот вопрос, и возможно виды рода *Tomentella*, приведенные в этой работе, будут отнесены к естественному элементу (Geml et al., 2011) в полярных пустынях.

Экоморфологические группы. Все аборигенные виды афиллофороидных грибов, представленные в исследуемом регионе клавариоидной морфологической группой, исключительно мелкоплодны (высота плодовых тел не выше 0.7 см). Также можно констатировать, что все виды имеют булавовидную (простую, неразветвленную) форму роста (Shiryayev, Mukhin, 2010; Ширяев, 2012).

В целом, для аборигенной группы афиллофороидных грибов полярных пустынь свойственна базидиолишайниковая и склероциальная жизненная стратегия, представленная клавариоидной мофрогруппой с мелкоплодными однолетними булавовидными (неразветвленными, простыми) плодовыми телами, образующимися на почве и на травах. Это — наиболее специализированный функционально-морфологический комплекс в биоте афиллофороидных грибов, адаптированный к пессимальным высокоарктическим условиям.

Анализ распределения адвентивной группы видов

Проблема адвентивных видов в микобиоте Арктики широко обсуждается (Kotiranta, Mukhin, 2000; Мухин, Котиранта, 2001; Dahlberg et al., 2013), но ин-

формации об их присутствии в полярных пустынях пока не было. Нам удалось собрать 18 видов кортициоидных и пороидных грибов на привозном субстрате. Из них кортициоидных 13 видов из 10 родов: 3 рода (*Hyphoderma*, *Peniophora*, *Tomentella*) двухвидовые, а 7 родов (*Coniophora*, *Dacryobolus*, *Hyphodontia*, *Hypochniciellum*, *Stereum*, *Tubulicrinis*, *Veluticeps*) — одновидовые (см. табл. 31). В пороидной морфогруппе 5 видов из 3 родов: 2 рода (*Antrodia* и *Trametes*) объединяют по 2 вида и один род (*Gloeophyllum*) представлен только одним видом.

В тундровой зоне Западного Шпицбергена (Kosonen, Huhtinen, 2008) и в бухте Тикси (Kotiranta, Mukhin, 2000; Ширяев, Михалева, 2013) установлено, что среди адвентивной группы кортициоидные по числу видов преобладают над пороидными в 2.5–4 раза. Для полярных пустынь подобное отношение соответствует 2.6 (см. табл. 31). В меньшем масштабе, в разных секторах, это соотношение существенно варьирует: от 4 (8 видов кортициоидных/2 вида пороидных) на Северной Земле до 1.7 (5/3) на Земле Франца-Иосифа. Установленные результаты позволяют предположить, что выявленность видового состава и его распределения по морфологическим группам в арктических пустынях находится на близком уровне с тундровыми аналогами, однако, несомненно, отдельные долготные варианты требуют существенных дополнений.

В нашем исследовании наиболее широко представлены следующие адвентивные виды:

Hyphoderma praetermissum — формирует плодовые тела преимущественно на сильно разрушенных хвойных пиломатериалах, а также внутри старых строений; везде; 8 образцов (рис. 59).

Hypochniciellum molle — по предварительным данным вид наиболее обилен в Баренцевской провинции (на Земле Франца-Иосифа и на Новой Земле), где регулярно встречается внутри старых строений; сходный вывод сделан и для архипелага Шпицберген (Mattsson et al., 2010); в Сибирской провинции вид более редок, что отмечено для рудеральной микобиоты окрестностей пос. Тикси (Kotiranta, Mukhin, 2000; Мухин, Котиранта, 2001; личное сообщение Х. Котиранта); везде; 8 образцов.

Antrodia serialis — широко распространен и обилен в тундровых рудеральных сообществах на хвойном субстрате (Мухин, Котиранта, 2001; Kosonen, Huhtinen, 2008); везде, кроме мыса Челюскин, что вероятно связано с непродолжительностью работы в этом районе; 4 образца (рис. 59).

Hyphoderma setigerum — выявлен только в наиболее хорошо исследованных регионах (Новая Земля и Северная Земля), хотя широко распространен в тундровых рудеральных сообществах в окрестностях пос. Тикси (Kotiranta, Mukhin, 2000; Мухин, Котиранта, 2001) и в низовьях р. Оби (Ширяев и др., 2012); 3 образца (рис. 59).

Половина всех заносных видов в полярных пустынях (10 видов, 55 %) собраны 1–2 раза: *Coniophora puteana*, *Funalia trogii*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Hyphodontia alutacea*, *Peniophora incarnata*, *P. pithya*, *Tomentella atramentaria*, *T. badia*, *Trametes ochracea*, *Veluticeps abietina* (см. табл. 31). Все эти грибы имеют однолетние плодовые тела, хотя в лесной зоне образуют многолетние базидиомы (*Antrodia*, *Funalia*, *Gloeophyllum*, *Trametes*). У адвентивных видов ареалы широкие: космополитные и мультизональные, и специфических арктических видов среди них нет.

Изменение соотношения морфологических групп аборигенной группы афиллофороидных грибов на широтном градиенте

На данный момент для аборигенной группы афиллофороидных грибов полярных пустынь выявлены виды лишь клавариоидной морфогруппы (см. выше). Южнее, в тундрах, к этой группе добавляются единичные виды кортициоидных грибов. В гипоарктических тундрах на стволах карликовых березок и ивах формируют плодовые тела пороидные и телефороидные грибы. С продвижением в лесную зону доля клавариоидной морфогруппы снижается, а пороидной, и особенно кортициоидной, крупнейшей в таежных и неморальных лесах (Shiryayev, Mukhin, 2010; Ширяев и др., 2012) повышается.

При рассмотрении отдельных арктических секторов Евразии результаты изучения аборигенной группы афиллофороидных грибов подтверждают сделанный выше вывод. В высокой Арктике (полярные пустыни и северные арктические тундры) приатлантического (Shiryayev, Mukhin, 2010), новоземельско-уральского (Ширяев и др., 2012) и якутского (Ширяев, Михалева, 2013) секторов, преобладают клавариоидные, составляя 80–85 % от общего числа афиллофороидных. В низкой Арктике (южные арктические и гипоарктические тундры) их доля снижается до 50–57 %, тогда как кортициоидных повышается до 32–37 %, а пороидных (трутовых) — до 4–10 %. В лесотундре кортициоидные выходят на первое место (50–46 % от видового состава), тогда как клавариоидные и пороидные оказываются беднее (каждая объединяет 21–27 % видов). Южнее, в лесной зоне, клавариоидные составляют лишь 17–19 % в южнотаежных лесах, лидирующие кортициоидные включают 42–45 % видов, а на долю пороидных приходится треть видового состава.

Возможно ли увеличение числа аборигенных видов в полярных пустынях?

Пока рано делать окончательные выводы о «реальном» числе аборигенных видов афиллофороидных грибов, способных существовать и формировать плодовые тела в экстремальных условиях полярных пустынь северного полушария. Можно ожидать, что в Канадской провинции будут собраны те же виды афиллофороидных грибов, по крайней мере, виды рода *Multiclavula* (личное сообщение Э. Охеной). С большой долей вероятности там будут выявлены те же виды, что и в евразийских полярных пустынях, из-за мультizonальных и биполярных ареалов видов, слагающие высокоширотную микобиоту.

Анализ распределения видов исследуемой группы грибов в полярных пустынях позволяет представить потенциально возможную картину изменения их видового состава и предположить появление некоторых новых видов и функциональных групп в ходе более детальных исследований. Сначала рассмотрим те виды, которые с большой долей вероятности не смогут стать естественным элементом полярнопустынной микобиоты в современных природно-климатических условиях.

1) Развитие грибов облигатно приуроченных к древесному субстрату. Типичные дереворазрушающие адвентивные виды грибов (пороидные, кортициоидные и некоторые клавариоидные (*Artomyces pyxidatus* и *Ramaria stricta*)) вряд ли смогут натурализоваться в полярных пустынях из-за отсутствия доступного субстрата.

2) Наличие очеса злаков (*Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*) в полярных пустынях, вероятно, не привнесет новых видов (например, *Typhula hyalina*, *T. graminum*), широко представленных в гипоарктических тундрах (Shiryayev, 2006; Ши-

ряев, 2013), в силу особенностей их биологии. Некоторые адвентивные виды грибов, выявленные на заносных травянистых видах в тундровой зоне (например, *Typhula trifolii* на осочках клевера и *T. variabilis* на стеблях крапивы, произрастающей в местах складирования мусора), также вряд ли станут естественным элементом полярных пустынь в современных природно-климатических условиях.

3) Группа бриофильных биотрофов — широко распространенный облигатный элемент среди афиллофороидных в тундровых экосистемах. Это преимущественно клавариоидные: *Clavaria sphagnicola*, *Clavulinopsis helvola*, *Ramariopsis subarctica*, (Ширяев и др., 2012; Ширяев, 2013; Shryayev, 2013; Ширяев, Михалева, 2013). Однако, в силу особенностей их биологии, маловероятно, что эти виды появятся в полярных пустынях.

4) Многие напочвенные грибы также пока не рассматриваются в качестве потенциально естественного элемента исследуемой природной зоны. Это связано с тем, что гумусовые сапротрофы не встречены севернее гипоарктических тундр, а напочвенные симбиотические (базидиолишайники), известные в Арктике (2 вида рода *Multiclavula*), уже выявлены в полярных пустынях.

Ко второй группе относятся виды, появление которых в аборигенной группы весьма вероятно.

1) Ряд видов рода *Tomentella* (*T. atramentaria*, *T. badia*), адаптированных к широкому кругу функциональных и субстратных комплексов, в исследуемом регионе формируют плодовые тела на почве, подстилке и привезенной древесине. Но сказать, являются ли они естественным компонентом, существующим в виде симбионтов (т. е. образуют микоризу с арктическими ивами и/или дриадами), пока затруднительно. Очевидно, что образовывать базидиомы они могут только в контакте с древесным привозным субстратом. Но если эти виды занесены в высокие широты с пиломатериалами, со временем они могут перейти или уже перешли в разряд естественного элемента. Подробное изучение строения микориз арктических ив и дриад позволит дать ответ на этот вопрос. В будущем к списку естественного компонента могут добавиться 2 вида грибов рода *Tomentella*.

2) Могут быть выявлены и 2 вида рода *Typhula* — естественные компоненты тундровых экосистем, формирующие базидиомы на отмерших листьях ив (*T. setipes*) и стеблях *Papaver*, *Ranunculus* (*T. micans*). Пока эти виды тифуловых грибов собраны только в тундрах, но, возможно, будут выявлены и в полярных пустынях, где данный субстрат также представлен.

Есть вероятность, что перечисленные 4 вида в ближайшее время будут найдены в полярнопустынных регионах и войдут в состав их естественных грибных сообществ. В этом случае в полярных пустынях будет 10 аборигенных видов афиллофороидных грибов. Исходя из этой оценки, степень изученности группы в настоящий момент порядка 60 %. Несомненно, предполагаемый уровень видового богатства и набор функциональных групп может существенно варьировать в рамках прогнозируемых климатических изменений (Ширяев, 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Феномен существования организмов на пределе жизни — постоянный объект интереса ученых, при этом высокоширотные экосистемы до недавнего времени оставались определенной загадкой. Отличительная особенность ландшафтов, находящихся в приполюсной части глобального теплового градиента, — большие пространства оголенных грунтов с крайне разреженной растительностью, что позволило назвать эти регионы «холодной пустыней». Высокоарктическая био-

та, развивающаяся на грани выживания, крайне бедна, так как лишь небольшое число видов адаптировалось к подобным экстремальным условиям. В результате здесь продуцируется наименьшее количество органического вещества на планете, что является важнейшим лимитирующим фактором для распространения грибов из-за их гетеротрофной природы.

В экстремальных условиях полярных пустынь отсутствуют основные типы субстратов для развития грибов. Их круг ограничен небольшим числом сосудистых растений, а также крайне бедной и холодной мерзлотной почвой. Из 24 видов афиллофороидных, лишь 6 (25 % от общего числа видов) можно отнести к естественному компоненту биоты. В природных условиях полярных пустынь пока выявлены плодовые тела только клавариоидной морфологической группы, представленные булавовидной (простой, неразветвленной) формой роста, мелкоплодные (до 0.7 см высотой) из родов *Multiclavula* и *Typhula*. Следовательно, базидиолишайниковая и склероциальная жизненные стратегии способствуют освоению экстремальных условий полярных пустынь. Данный вывод подтверждает факт, что для высокоширотной микобиоты характерно преобладание симбиотических функциональных групп (микоризных, лишайниковых и лишайникоподобных). В виду известной обширности ареалов арктических видов можно с большой долей вероятности ожидать, что и в других районах полярных пустынь будут выявлены те же виды и роды. Следовательно, установленному набору видов и родов и их соотношению может быть придан статус соответствующего микологического эталона.

Анализ распределения видового разнообразия позволяет предположить, что в рамках современной природно-климатической ситуации в разряд естественного компонента полярных пустынь могут добавиться 4 вида афиллофороидных грибов, и в таком случае список составит 10 видов.

На завезенных лесоматериалах выявлено 18 видов, не собранных в естественных условиях. Эта адвентивная группа, представлена двумя морфогруппами: кортициоидными и пороидными, включающими 13 и 5 видов соответственно. Кортициоидные по числу видов преобладают над пороидными, что в целом свойственно высокоширотным рудеральным комплексам афиллофороидных грибов. Из других морфологических особенностей аборигенных и адвентивных грибов стоит отметить, что все виды формируют однолетние базидиомы. Среди заносных видов по числу преобладают ксилосапротрофы (88 %), тогда как подстилочных сапротрофов существенно меньше.

Можно предположить, что набор афиллофороидных в полярных пустынях ограничивается перечисленными тремя морфогруппами. Возможно, здесь только клавариоидные способны образовывать плодовые тела (реализованное видовое богатство), однако в виде микориз, вероятно, существуют и некоторые кортициоидные, например виды рода *Tomentella*. Но если кортициоидные, с условной долей вероятности, могут быть естественным элементом полярнопустынных экосистем, то пороидные вряд ли перейдут в разряд аборигенной группы. Стоит отметить, что здесь не только в естественных комплексах, но и в рудеральной группе маловероятно нахождение и других морфогрупп грибов (ежовиковых, лишайниковых и др.), широко распространенных в лесной зоне.

SUMMARY

The existence of organisms at the limit of life, especially in the polar deserts, is a phenomenon which is a constant object and interest for scientists. The character features of

the landscapes within the polar part of the globe are the large areas of bare grounds with very scarce plant cover. Therefore these regions are often called as «cold deserts» where only few species are adapted to the extreme conditions. This means that the amount of produced organic matter is among the least in the world. The negligible supply of organic matter is the major limiting factor for the distribution of fungi due to their heterotrophic nature. The main types of substrates for the development are greatly restricted in the extreme conditions of the polar deserts. Their range is limited to a small number of vascular plants and desperately poor frozen soils. As a result, a total of 24 species of aphyllorphoroid fungi were collected, of which only 6 (25 % of total) can be included into the native mycobiota. Under natural conditions only species with the clavarioid-type of fruit bodies, morphologically simple, clavate, and small (up to 0.7 cm in height) of the genera *Multiclavula* and *Typhula* are formed. Thus, basidiolichenoid and sclerotoid life strategies are adaptations to the extreme conditions, and the same functional groups and species most probably occur all over the polar desert zone. Consequently, the status of the polar mycological standard can be given to the fixed set of species and genera and their relationships.

Analysis of the species diversity suggests that in the course of the current bioclimatic situation four aphyllorphoroid species which can produce the fruit bodies (possibly *Tomentella atramentaria*, *T. badia* and *Typhula micans*, *T. setipes*) would be added to the category of natural component of the polar deserts, total in this case 10 species.

18 species, not found in natural conditions, were collected on imported timber-woods. This adventive group of aphyllorphorales includes 13 species of corticioids and 5 ones of poroid fungi (polypore). In general the phenomenon when the corticioid fungi prevail over poroid species is normal. The wood-inhabiting fungi dominate (88 %) in invasive species assemblage, whereas in litter-inhabiting substantially less. Common feature for clavarioids, corticioids and polyporoids is that they all form annual fruit bodies only.

Perhaps only clavarioid fungi are able to form pileate fruit bodies in the polar deserts (realized species richness), like probably some corticioid mycorrhizal species in the genus *Tomentella*. With high probability the corticioids are natural part of the polar desert ecosystems, while the poroid fungi, that need introduced timber, do not belong to the natural ecosystems. It is worth mentioning that finding other aphyllorphoroid groups (stipitate hericioid fungi, cantharelloid fungi, etc.) which are widely spread in the forest ecosystems is hardly possible in polar deserts.

Синонимы

Synonyms

Leucogyrophana mollis (Fr.) Parmasto (Mattsson et al., 2010) = *Hypochniciellum molle* (Fr.) Hjortstam
Trametes trogii Berk in Trog (Ежов и др., 2012) = *Funalia trogii* (Berk. in Trog) Bondartsev et Singer

Изученность микроскопических грибов в различных районах
зоны полярных пустынь
Knowledge of microfungi in various regions of the polar desert zone

Территория	Число видов	Источник данных
БАРЕНЦЕВСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	97	
<i>Архипелаг Шпицберген</i>	60	
Северо-Восточная Земля	60	Кирцидели, 2010.
<i>Архипелаг Земля Франца-Иосифа</i>	71	Сушкина, 1960; Bergero et al., 1999; Кирцидели, 2015 (в печати).
<i>Острова Карского моря</i>	52	
о-в Визе	52	Кирцидели И. Ю. (не опубликовано).
о-в Уединения		
о-в Ушакова		
СИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	62	
<i>П-ов Таймыр</i>	18	
п-ов Челюскин (северная часть)	18	Паринкина, 1989; Кирцидели (не опубликовано).
<i>Архипелаг Северная Земля</i>	51	Артамонова, 1963; Кирцидели, 2001; Кирцидели, Томилин, 1997.
о-в Большевик	41	
о-в Октябрьской Революции	8	
о-ва Комсомолец и Диабазовые	15	
КАНАДСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	50	
<i>Канадский арктический архипелаг</i>	50	
о-в Элlef-Рингнес	50	Кирцидели, 2007.

МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ГРИБЫ В ПОЧВАХ И ГРУНТАХ

MICROFUNGI IN SOILS AND GROUNDS

К микроскопическим грибам (микромикетам) относятся как паразиты растений и животных, так и обитатели воды, почвы, субстратов естественного и искусственного происхождения. Эти организмы встречаются практически повсюду, где возможна жизнь, включая экстремальные местообитания. Они являются непременным гетеротрофным компонентом наземных экосистем в различных климатических зонах. Применительно к микроорганизмам часто используют понятие «экстремофилы» — организмы, приуроченные к экстремальным местообитаниям. Наибольшее количество исследований экстремофилов выполнено на примере бактерий. В меньшей степени работы в данном направлении затронули микроскопические грибы. Между тем, за последние годы появились новые свидетельства способностей грибов развиваться в космосе (Алехова и др., 2009), в экстремальных условиях высоких широт (Власов и др., 2006; Озерская и др., 2008; Кирцидели и др., 2010), в галофитных сообществах (Plemenitaš et al., 2008; Gunde-Cimerman et al., 2009), в районах с повышенным уровнем химического и радиоактивного загрязнения (Жданова и др., 2001; Тугай и др., 2010; Жданова, 2013). Микроскопические грибы отличаются широким спектром адаптивных возможностей и способны преодолевать различные стрессовые воздействия благодаря уникальным биохимическим механизмам, закрепленным в процессе эволюции и позволяющим регулировать жизненную активность в меняющихся условиях среды (Феофилова, 2004).

Благодаря широкому спектру защитных реакций и повсеместному распространению, грибы представляют собой прекрасную модель для исследования закономерностей адаптации низших эукариот к экстремальным факторам среды (резкие колебания и экстремальные значения температур, гиперсоленость, высокий уровень ультрафиолетового облучения, крайние значения pH, недостаток источников питания, нехватка кислорода, высушивание, воздействие токсических веществ и др.). В подобных условиях грибные организмы реализуют различные стратегии развития и выживания, изучение которых позволяет глубже понять пути расселения грибов в биосфере, а также расширить представление о разнообразии и роли грибных организмов в экстремальных экосистемах.

Несмотря на то, что исследования микроорганизмов Арктики начались очень давно (Nystrom, 1868; Levin, 1889; Couteaud, 1893; Северин, 1909; и др.), эти работы были несистематическими и не имели ни теоретических, ни методологических основ для оценки микробного населения этой территории. Большинство исследователей отмечали локализацию основной массы микофлоры в верхних почвенных горизонтах и резкое падение ее с глубиной (Казанский, 1932; Сушкина, 1932; Крисс, 1940, 1947).

Работ по изучению микромикетов полярных пустынь северного полушария долгое время было сравнительно немного (табл. 32), к тому же значительно меньше, чем на Антарктическом континенте.

В последнее время интерес к микроорганизмам резко усилился, в том числе к микроскопическим грибам полярных экстремальных местообитаний и к механизмам их адаптационных процессов. Одна из причин этого — поиск микроорганизмов (продуцентов биологических активных веществ и ферментов), область активности которых лежит в низкотемпературном диапазоне (Robinson et al., 1996; Кирцидели, Томилин, 1997; Fisher, Sutton, 1998; Bergero et al., 1999; Derry et al., 1999; Кирцидели, 2001, 2007, 2010; Robinson, 2001; Gunde-Cimerman et al., 2003; Gostinčar et al., 2006; Sonjak et al., 2006, 2007; Butinar et al., 2007; Newsham et al., 2009; Gawas-Sakhalkar, Singh, 2011; Pang et al., 2011; Gawas-Sakhalkar et al., 2012; Ali et al., 2013; и др.). В Антарктике проблемы разнообразия и адаптации микроорганизмов рассмотрены в работах многих авторов (Line, 1988; Kerry, 1990a, b; Николаев, 2004; Alias, 2005; Tosi et al., 2005; Adams et al., 2006; Ruisi et al., 2007; Arenz, Blanchette, 2011; Farrell et al., 2011; Ferrari et al., 2011; Власов и др., 2012; и др.).

Материалами послужили образцы почв и грунтов, отобранные в различных ценозах полярных пустынь северного (арктических) и южного (антарктических) полушарий. Для зоны полярных пустынь северного полушария образцы были получены в разных районах в 3 геоботанических провинциях (по: Александрова, 1983): в Б а р е н ц е в с к о й — с о-ва Северо-Восточная Земля (архипелаг Шпицберген), островов Хейса и Чамп (Земля Франца-Иосифа), мыса Желания (северная часть Северного острова Новой Земли) и о-ва Визе в Карском море; в С и б и р с к о й — из архипелага Северная Земля (преимущественно с о-ва Большевик) и мыса Челюскин (п-ов Таймыр); в К а н а д с к о й — с о-ва Эл-

леф-Рингнес (61, 1). В Антарктиде (рис. 61, 2) образцы почв и грунтов были отобраны в Субантарктике, за границами южного полярного круга (окрестности станции Беллинсгаузен, о-в Кинг-Джордж) и в береговой и континентальной Антарктике: окрестности станций Русская, Прогресс (холмы Ларсемани), Молодежная (оазис Молодежный) и Ленинградская, Земля Мэри Бэрд; о-в Линдси, гора Мосес и гора Нушатак Мэйш (берег Уолглина).

Образцы почв были отобраны автором, Н. В. Матвеевой, Д. Ю. Большиновым, Д. Ю. Власовым, Е. В. Абакумовым и Д. А. Гиличинским. Анализ сезонных изменения комплексов микроскопических грибов не проводили. Видовой состав определяли, как правило, в почвенных горизонтах A_0 , A_1 , первичных почвах и грунтах.

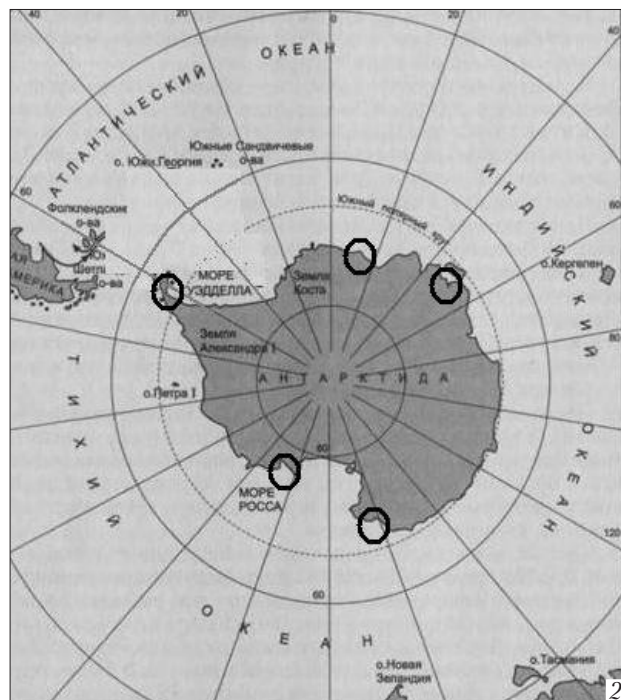
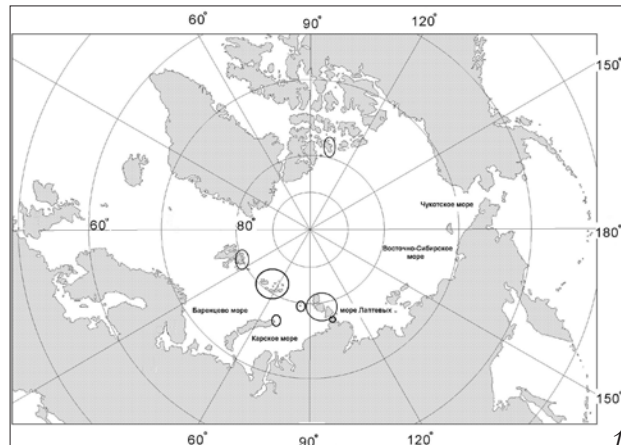


Рис. 61. Районы исследования в Арктике (1) и в Антарктиде (2).

Study areas in Arctic (1) and Antarctic (2).

Выделение микромицетов проводили посевом на агаризованную среду и методом обрастаний почвы. Использованы следующие среды: с пептоном; Emerson; Чапека с экстрактом; КМА с дрожжевым экстрактом; с целлюлозой. С целью более полного анализа почвенной микобиоты, а также для сравнения методов применялись целлюлозные приманки (Методы ..., 1982), культивирование изолятов проводили на агаризованных средах при температурах 4–5, 10–12 и 20–22 °С.

Для оценки представленности отдельных таксонов в составе комплексов рассчитывали встречаемость в образцах и относительное обилие изолятов всех видов (Мэгарран, 1992).

Таксономическую принадлежность микромицетов идентифицировали на основании культурально-морфологических признаков после выделения их в чистую культуру на среде Чапека и КМА. Для идентификации некоторых видов, не образующих спороношение в культуре (т. е. стерильного мицелия) и дрожжевых форм, применяли молекулярные методы.

Названия и положение таксонов унифицированы на основе базы данных CBS и 9-го издания «Ainsworth and Bisbi's dictionary of the fungi» (2001) и сайта www.indexfungorum.org/Names/fungic.asp.

Определение общей численности, длины мицелия, соотношения спор и мицелия микромицетов в образцах выполнено методом прямого микроскопирования. Применяли несколько модифицированный метод Д. Г. Звягинцева (1991), а в качестве люминесцентного красителя был выбран солофенил (Solophenyl Flavine). Как показали исследования (Hoch et al., 2005), его использование дает более надежные и показательные результаты, по сравнению с традиционно применяемым в данных методиках калькофлуором (Calcofluor white).

Анализ распространения микромицетов

Интегральные показатели развития почвенных микромицетов изученных регионов везде крайне низкие. Их численность в почвах и грунтах полярных пустынь, как в Арктике, так и в Антарктике, составляет менее 1 тыс. пропагул в 1 г, в то время как в почвах средней полосы и даже тундровой зоны этот показатель достигает десятков и сотен тысяч колониеобразующих единиц (КОЕ). Стоит отметить, что хотя колебания численности пропагул существенны при смене ценоза, в плакорных сообществах величины численности и биомассы могут служить индикаторами широтной зональности.

Достаточно высоко варьирувание численности микромицетов даже в пределах одного растительного сообщества. Например, наибольшей она была в почвах под куртинами мохообразных (например, под *Gymnomitrium coralloides* и *Racomitrium lanuginosum*), наименьшая — под лишайниками (например, под *Flavocetraria cucullata*) и в голом грунте.

Наибольшая численность выявлена в растительных группировках с наиболее высоким проективным покрытием. Это позволяет предположить, что растительный покров выполняет роль буфера при колебании суточных температур у нулевой отметки. Под куртинами растений накапливается органический материал, что при низком содержании органического вещества в почве создает более благоприятные условия для развития микроскопических грибов. По-видимому, температура почв в летний период является одним из определяющих факторов, в целом ограничивающих развитие микромицетов в зоне полярных пустынь. А для их распределения в пределах ценоза важны нанорельеф, корневые выделения, запасы растительных остатков.

При антропогенном и зоогенном воздействии численность микромицетов заметно изменяется: как правило, возрастает при увеличении органических веществ в бедных почвах и снижается при рекреационных воздействиях.

При инкубировании образцов при различных температурах в лабораторных условиях установлено, что численность КОЕ при температуре 10 °С была, как правило, несколько выше, чем при температурах 3–5 °С и 20 °С. Это можно объяснить, во-первых, тем, что при повышении температуры микромицеты с высокой скоростью роста подавляют развитие медленно растущих видов, и последние не могут быть визуальными зафиксированы и выделены в чистую культуру; во-вторых — температура инкубации при 20 °С ингибирует прорастание спор некоторых психрофильных видов. Низкие температуры также оказывают стимулирующий эффект на развитие некоторых видов (Ivarson, 1973) и подавляют прорастание пропагул мезофилов.

Интегральные показатели развития микромицетов снижаются с глубиной: в некоторых ценозах их propagулы не выявлены уже на глубине 10–20 см. Данная закономерность известна для почв любых природных зон, однако в высоких широтах она выражена наиболее ярко.

Прямое микроскопирование (люминесцентная микроскопия) показало значительно более высокую численность микроскопических грибов, чем посев на питательные среды. Поскольку данный метод не разграничивает жизнеспособные и нежизнеспособные propagулы, это может быть связано как с низкой скоростью разложения мицелия в почвах и грунтах полярных пустынь, так и с присутствием propagул, не образующих колоний на питательных средах.

Преобладание мицелия над спорами, возможно, объясняется отбором образцов в наиболее благоприятное для развития микроорганизмов время (вегетационный период) и/или высоким содержанием изолятов, не образующих споронотения.

Экстремальные условия высоких широт ограничивают видовое разнообразие (Смирнова, 1978; Бабьева, Сизова, 1983; Егорова, 1986; Line, 1988; Паринкина, 1989; Heatwole et al., 1989; Kerry, 1990a; Petrini et al., 1992; Moller, Dreyfuss, 1994; Hirsh et al., 1995; Alias, 2005; Tosi et al., 2005; и др.). Всего в полярных пустынях в северном полушарии выявлены 129 видов из 83 родов (табл. 33). В Антарктиде (южное полушарие) нами выделено 49 видов, которые являются наиболее массовыми в почвах и грунтах этого региона и приведены в качестве сравнительной информации; литературные данные по этой группе для Антарктики огромны, но их обзор не входит в задачу данной публикации.

Число видов в родах варьирует от 1 до 22. В отделе *Zygomycota* выявлены 11 видов из 4 родов, что составляет 8,5 % от общего видового разнообразия микроскопических грибов в почве и грунтах полярных пустынь северного полушария. В *Basidiomycota*, включая виды базидиального аффинитета, — 3 вида из 3 родов и неидентифицированный стерильный мицелий с пряжками (несомненный признак базидиальных грибов). Не были идентифицированы некоторые изоляты стерильного мицелия. Они рассматриваются здесь как группы стерильного светло- и темноокрашенного мицелия, хотя каждая из них представлена значительным числом различных культурно-морфологических типов, часть из которых, возможно, также относится к *Basidiomycota*. Основная часть видов принадлежит к несовершенным грибам (*Deuteromycota*), для большинства из которых известны связи с совершенными стадиями. Это позволило оценить видовое богатство отдельных филогенетических надвидовых таксонов. Так как все несовершенные грибы являются родственными сумчатым грибам, а на их долю приходится более 85 % видового разнообразия почвенной микобиоты, то *Ascomycota*, включая виды аскомицетного аффинитета, представлена 115 видами из 74 родов. Однако практически сумчатая стадия отмечена только у *Antarctomyces psychrotrophicus*, *Chaetomium globosum*, *C. megalocarpum*, *Microascus trigonosporus*, *M. brevicaulis*, *Pseudogymnoascus roseus*, *Thelebolus microsporus*. Телеоморфный аскомицет *Sydowia polyspora* выделен в виде стерильного мицелия и идентифицирован молекулярными методами.

Из-за небольшого числа исследованных районов выявленность видового состава микроскопических грибов в почвах полярных пустынь нельзя считать окончательной, поскольку виды с низкой встречаемостью и/или плотностью популяции выделяются только при значительной повторности. Анализ материалов с новых территорий (островов) постоянно увеличивает видовой состав. Так например, еще в 2009 г. (Кирцидели, 2009; Kirtsideli, 2009) было известно

Таблица 33

Распространение микроскопических грибов в почвах и грунтах
в полярных пустынях
Distribution of microfungi in soils and grounds within the polar desert zone

Таксон	Северное полушарие (Арктика)			Южное полушарие (Антарктида)	
	Провинция			Антарктика	Субантарктика
	Канадская	Баренцевская	Сибирская		
1	2	3	4	5	6
ZYGOMYCOTA					
<i>Mortierella alpina</i> Peyronel	+	+	+	.	.
<i>M. exigua</i> Linnem.	.	+	.	.	.
<i>M. hyalina</i> (Harz) W. Gams	.	+	+	.	.
<i>M. minutissima</i> Tiegh.	.	+	.	.	.
<i>M. parvispora</i> Linnem	.	+	+	+	+
<i>Mortierella</i> sp.	.	+	+	.	+
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	+	+	+	.	.
<i>Mucor</i> sp.	.	+	+	.	+
<i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb.) Vuill.	+
<i>Umbelopsis ramanniana</i> (Möller) W. Gams	.	+	.	.	.
<i>U. vinacea</i> (Dixon-Stew.) Arx	+	+	+	.	.
ASCOMYCOTA (виды аскомицетного аффинитета)					
<i>Acremonium charticola</i> (Lindau) W. Gams	+	+	+	.	.
<i>A. furcatum</i> Moreau et R. Moreau ex Gams	+
<i>A. fusidioides</i> (Nicot) W. Gams	.	+	.	.	.
<i>Acremonium</i> sp.	.	+	+	.	+
<i>Acrostalagmus luteoalbus</i> (Link) Zare, W. Gams et Schroers	.	.	+	.	.
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire	+	+	+	.	.
<i>Antarctomyces psychrotrophicus</i> Stchigel et Guarro	.	.	.	+	+
<i>Arthrinium phaeospermum</i> (Corda) M. B. Ellis	+
<i>Arthrobotrys</i> sp.	.	.	.	+	.
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fresen.	.	+	+	.	.
<i>A. niger</i> Tiegh.	+	+	+	.	.
<i>A. ustus</i> (Bainier) Thom et Church	.	+	.	.	.
<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tirab.	.	+	+	.	.
<i>A. wentii</i> Wehmer	.	.	+	.	.
<i>Aspergillus</i> sp.	+
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de By) Arnaud	+	+	+	+	+
<i>Aureobasidium</i> sp.	+	.	.	+	+
<i>Beauveria bassiana</i> (Bals.-Criv.) Vuill.	.	+	.	.	.
<i>B. brongniartii</i> (Sacc.) Petch,	+
<i>Boeremia exigua</i> (Desm.) Aveskamp, Gruyter et Verkley	+	+	+	.	.
<i>Botryotrichum piluliferum</i> Sacc. et Marchal	+	.	+	.	.
<i>Botrytis cinerea</i> Pers.	+	+	+	.	.
<i>Botrytis</i> sp.	.	+	.	.	.
<i>Cadophora fastigiata</i> Lagerb. et Melin	.	+	.	+	.
<i>C. luteo-olivacea</i> (J. F. H. Beyma) T. C. Harr. et McNew	.	+	.	+	.
<i>C. malorum</i> (Kidd et Beaumont) W. Gams	.	+	.	+	.
<i>Candida davisiana</i> Guffogg**	.	.	+	+	+
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze	+	+	+	+	.
<i>C. megalocarpum</i> Bainier	+

Продолжение таблицы 33

1	2	3	4	5	6
<i>Chloridium</i> sp.	.	.	+	.	.
<i>Chrysosporium</i> sp.	.	.	+	.	.
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G. A. de Vries	+	+	+	+	+
<i>C. herbarum</i> (Pers.) Link	.	+	.	+	.
<i>C. oxysporum</i> Berk. et M. A. Curtis	.	+	.	.	.
<i>C. sphaerospermum</i> Penz.	.	.	+	+	+
<i>Cladosporium</i> sp.	.	+	+	.	.
<i>Clonostachys</i> sp.	.	.	.	+	.
<i>Cochliobolus sativus</i> (S. Ito et Kurib.) Drechsler ex Dastur	.	.	.	+	+
<i>Cosmospora vilior</i> (Starbäck) Rossman et Samuels	+	+	.	.	.
<i>Cryptococcus gilvescens</i> Chernov et Babeva**	.	.	.	+	+
<i>Dicoccum minutissimum</i> Corda	.	+	.	.	.
<i>Engyodontium album</i> (Limber) de Hoog*	.	+	.	.	.
<i>Epicoccum</i> sp.	.	.	.	+	.
<i>Exophiala jeanselmei</i> (Langeron) McGinnis et A. A. Padhye	+
<i>Fusarium</i> sp.	.	+	.	.	.
<i>Geomyces asperulatus</i> Sigler et J. W. Carmich.	+
<i>G. pannorum</i> (Link) Sigler et J. W. Carmich.	+	+	+	+	+
<i>G. vinaceus</i> Dal Vesco	.	+	+	+	+
<i>Gibberella baccata</i> (Wallr.) Sacc.	.	+	.	.	.
<i>Glomastix</i> sp.	.	+	.	.	.
<i>Gymnascella citrina</i> (Masse et E. S. Salmon) G. F. Orr, G. R. Ghosh et K. Roy*	.	+	.	.	.
<i>Haptocillium balanoides</i> (Drechsler) Zare et W. Gams*	.	+	.	.	.
<i>Herpotrichia juniperi</i> (Duby) Petr.**	.	.	.	+	+
<i>Humicola fuscoatra</i> Traaen	.	.	+	+	.
<i>H. grisea</i> Traaen	+	.	+	+	.
<i>Hyphopichia burtonii</i> (Boidin, Pignal, Lehoudey, Vey et Abadie) Arx et Van der Walt*	.	+	.	.	.
<i>Hyphozyma variabilis</i> de Hoog et M. T. Sm.*	.	+	.	.	.
<i>Isaria farinosa</i> (Holmsk.) Fr.	+	.	+	.	.
<i>Lecanicillium psalliotae</i> (Treschew) Zare et W. Gams	.	+	.	.	.
<i>Microascus brevicaulis</i> S. P. Abbott (<i>Scopulariopsis</i>)	+	.	+	.	.
<i>M. trigonosporus</i> C. W. Emmons et B. O. Dodge	+
<i>Monodictys levis</i> (Wiltshire) S. Hughes	+	+	+	.	+
<i>M. paradoxa</i> (Corda) S. Hughes	.	.	+	.	.
<i>Myrothecium verrucaria</i> (Alb. et Schwein.) Ditmar	.	+	.	.	.
<i>Niesslia</i> sp.*	.	+	.	.	.
<i>Neosartorya fischeri</i> (Wehmer) Malloch et Cain	.	+	.	.	.
<i>Nigrospora</i> sp.	.	.	+	.	.
<i>Oidiodendron tenuissimum</i> (Peck) S. Hughes	.	+	+	.	.
<i>Ovadendron sulphureo-ochraceum</i> (J. F. H. Beyma) Sigler et J. W. Carmich.*	.	+	.	.	.
<i>Paecilomyces variotii</i> Bainier	+	+	+	.	.
<i>Papulaspora</i> sp.	.	+	+	.	.
<i>Paraconiothyrium sporulosum</i> (W. Gams et Domsch) Verkley	+
<i>Parascedosporium putredinis</i> (Corda) Lackner et de Hoog	.	+	+	.	.
<i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx	+	+	+	.	.
<i>P. brevicompactum</i> Dierckx	.	+	.	.	.

Продолжение таблицы 33

1	2	3	4	5	6
<i>P. camemberti</i> Thom	+	+	+	.	.
<i>P. canescens</i> Sopp	+	+	+	.	.
<i>P. chrysogenum</i> Thom	+	+	+	+	+
<i>P. decumbens</i> Thom	+	+	.	.	.
<i>P. expansum</i> Link	+	+	+	.	.
<i>P. funiculosum</i> Thom	.	+	.	.	.
<i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling	+	+	+	+	+
<i>P. granulatum</i> Bainier	.	+	.	+	.
<i>P. herquei</i> Bainier et Sartory	.	+	.	.	.
<i>P. implicatum</i> Biourge	+
<i>P. lanosum</i> Westling	+	+	+	+	+
<i>P. melinii</i> Thom	.	+	.	.	.
<i>P. raistrickii</i> G. Sm.	.	+	.	.	.
<i>P. roquefortii</i> Thom	.	+	+	.	.
<i>P. rubrum</i> Stoll	.	.	+	.	.
<i>P. rugulosum</i> Thom	.	+	.	.	.
<i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom	+	+	+	.	.
<i>P. spinulosum</i> Thom	.	+	.	.	.
<i>P. waksmanii</i> K. M. Zalesky	.	+	+	.	.
<i>Penicillium</i> sp.	+	+	+	+	+
<i>Peroneutypa scoparia</i> (Schwein.) Carmarán et A. I. Romero*	.	+	.	.	.
<i>Pestalotia</i> sp.	.	+	+	.	.
<i>Phaeococcomyces catenatus</i> (de Hoog et Herm.-Nijh.) de Hoog**	+
<i>P. nigricans</i> (M. A. Rich et A. M. Stern) de Hoog**	.	.	.	+	+
<i>Phialophora alba</i> J. F. H. Beyma	.	+	.	.	.
<i>P. cinerescens</i> (Wollenw.) J. F. H. Beyma	.	+	.	.	.
<i>P. cyclaminis</i> J. F. H. Beyma	.	+	.	.	.
<i>P. lagerbergii</i> (Melin et Nannf.) Conant*	.	+	.	.	.
<i>Phialophora</i> sp.	.	+	.	+	.
<i>Phoma herbarum</i> Westend.	+
<i>P. laundoniae</i> Boerema et Gruyter	+
<i>P. leveillei</i> Boerema et G. J. Bollen	+
<i>Phoma</i> sp.	+	+	+	+	+
<i>Phomopsis</i> sp.*	.	+	.	.	.
<i>Pseudogymnoascus roseus</i> Raillo	+	+	+	+	+
<i>Radulidium subulatum</i> (de Hoog) Arzanlou, W. Gams et Crous*	.	+	.	.	.
<i>Rutola graminis</i> (Desm.) J. L. Crane et Schokn.	+
<i>Sagenomella humicola</i> (Onions et G. L. Barron) W. Gams	.	+	.	.	.
<i>Sarocladium strictum</i> (W. Gams) Summerb.	+	+	+	.	.
<i>Scopulariopsis brumptii</i> Salv.-Duval.	.	.	+	.	.
<i>S. chartarum</i> (G. Sm.) F. J. Morton et G. Sm.	+
<i>Sphaerostilbella aureonitens</i> (Tul. et C. Tul.) Seifert, Samuels et W. Gams	.	+	.	.	.
<i>Stemphylium</i> sp.	.	.	+	.	.
<i>Sydowia polyspora</i> (Bref. et Tavel) E. Müll **	.	.	.	+	+
<i>Thelebolus microsporus</i> (Berk. et Broome) Kimbr.	.	+	+	+	+
<i>Tolypocladium geodes</i> W. Gams*	.	+	.	.	.
<i>Torula herbarum</i> (Pers.) Link	+	+	+	.	.
<i>T. terrestris</i> P. C. Misra	.	+	.	.	.
<i>Trichocladium asperum</i> Harz	+
<i>Trichoderma aureoviride</i> Rifai	.	.	+	+	+

Продолжение таблицы 33

1	2	3	4	5	6
<i>T. viride</i> Pers.	.	+	+	+	+
<i>Trichoderma</i> sp.	.	+	+	.	.
<i>Ulocladium</i> sp.	.	+	+	+	+
<i>Varicosporium elodeae</i> Kegel	.	.	+	.	.
BASIDIOMYCOTA (виды базидиального аффинитета)					
<i>Athelia rolfssii</i> (Curzi) C. C. Tu et Kimbr.)	.	+	.	.	+
<i>Rhizoctonia</i> sp.*	.	+	.	.	.
<i>Rhodotorula</i> sp.	+	+	+	+	+
стерильный мицелий (светлый)	+	+	+	+	+
стерильный мицелий (темный)	+	+	+	+	+
Всего	50	97	62	36	38

Примечание. * — только по работе R. Bergero et al. (1999); ** — исключительно молекулярная идентификация видов.

67 видов, в настоящее время — их вдвое больше (129), в основном в результате исследований в Баренцевской провинции на архипелаге Земля Франца-Иосифа и островах Карского моря. Способствует этому и активизация использования молекулярных методов. Из-за того, что в культурах микроскопические грибы, собранные в Арктике, часто не образуют спороношения, долгое время их оставляли под неопределенным названием *Mycelia sterile*. В настоящее время многие изоляты стерильного мицелия идентифицированы, что также позволило существенно увеличить общее число видов. При антропогенном или зоогенном воздействии — численность редких видов возрастает, а типичных — уменьшается, что при статистическом анализе снижает сходство состава с естественными ценозами и значительно увеличивает общий список видов и даже родов. Например, только в антропогенно загрязненных почвах отмечались микроскопические грибы родов *Alternaria*, *Aspergillus*, *Microascus*, *Nigrospora*, *Trichoderma*, *Ulocladium*.

Распределение числа видов по родам (табл. 34) дает лишь относительное представление о родовых спектрах для комплексов микромицетов полярных пустынь. Так, несмотря на относительно богатый видовой состав рода *Penicillium* (22 вида), его виды практически не входят в состав доминантов, т. е. видов с высокой встречаемостью.

Как на видовом, так и на родовом уровнях систематический состав микроскопических грибов в полярнопустынных почвах обеднен: например, нет таких обычных в средних широтах и даже в тундрах родов, как *Absidia*, *Arthoderma*, *Chalara*, *Cunninghamella*, *Curvularia*, *Gliocladium* и др., а виды рода *Fusarium* встречены единичными находками. Из рода *Trichoderma*, виды которого типичны для почв средней полосы, *T. viride* найден в почвах антропогенно загрязненных ценозов, где он не только присутствовал, но и доминировал. Обедненность видовой состава не коррелирует с отсутствием более крупных систематических групп (отделов), т. е. проявляется на уровне видов и родов, но не систематических единиц более высокого ранга.

В Канадской провинции (о-в Элlef-Рингнес) выявлено 50 видов из 32 родов, в Сибирской — 62 (36 родов) и в Баренцевской — 97 (55 родов). Минимальное видовое разнообразие в Канадской провинции, несомненно, объясняется наименьшим числом изученных образцов. Объемы проанализированного материала Баренцевской и Сибирской провинций соразмерны, но, возможно, в Баренцев-

ской провинции изучено большее число антропогенных местообитаний, что и обусловило большее число видов.

Наиболее сходен видовой состав микроскопических грибов Сибирской и Баренцевской провинций (табл. 34).

Сравнительно невысокие коэффициенты сходства главным образом можно объяснить ограниченностью изученных местообитаний и неполнотой выявления видовой состава, следствием чего, вероятно, является и значительная доля единичных видов. Во всех провинциях найдены *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium cladosporioides*, *Geomyces pannorum*, *Penicillium chrysogenum*, *P. glabrum*, *P. lanosum*, *P. waksmanii*, *Phoma* sp., *Rhodotorula* sp. Несмотря на космополитность этих видов, их встречаемость сильно различалась. Так, находки видов рода *Penicillium*, как правило, были единичными, а виды *Geomyces* доминировали в большинстве сообществ. В этом отношении интересны комплексы микромицетов Северо-Восточной Земли, в которых особенно ярко проявляется принцип супердоминирования: 2 вида рода *Geomyces* (*G. pannorum* и *G. vinaceus*, иногда их рассматривают как подвиды) составляют более половины выделенных изолятов, а в некоторых ценозах — 90 %. В сообществах о-ва Большевик к данному виду принадлежит более 70 % изолятов. Преобладание *G. pannorum* характерно для комплексов микромицетов в вечной мерзлоте (Кочкина и др., 2007). В ценозах о-ва Элlef-Рингнес наиболее высокой была встречаемость у целомицетов рода *Phoma*, при плотности популяции более 35 %. Увеличение доли видов этого рода, возможно, связано со своеобразием грунтов морских террас. Территория этого острова долгое время находилась ниже уровня воды, и поднятие данного участка суши произошло геологически сравнительно недавно. Можно предположить, что доминирование видов этого рода, который часто отмечают в водных системах, а в некоторых случаях даже рассматривают как индикатор их состояния (Воронин, 1989, 2005; Baxter et al., 1998; König, Hofle, 2001; Göttlich et al., 2002; Терехова, 2007; Yarden et al., 2007), является одним из проявлений «памяти почвы» на уровне одного из ее компонентов — комплексов микромицетов.

Анализ плотности популяции основных групп микроскопических грибов приведен на рис. 62, где наглядно продемонстрировано своеобразие плотности популяций комплексов микроскопических грибов в почвах и грунтах полярных пустынь.

Для проверки гипотезы о филогенетической примитивности сообществ полярных пустынь, одной из характерных черт которой считается широта экологической амплитуды видов, проведен анализ приуроченности типичных видов к различным ценозам.

Среди микроскопических грибов, типичных для конкретного региона, нет видов с высокой приуроченностью к какому-то одному ценозу: виды, типичные для одного, с достаточно высокой встречаемостью присутствуют и в других. Исключение составляют комплексы микромицетов из почв антропогенных сообществ. Например, на о-ве Большевик *Aspergillus versicolor*, *Trichoderma viride* и *Stemphylium* sp. доминируют только в них. Это — свидетельство того, что антропогенное влияние приводит к смене доминантов и появлению видов и родов, которых, как правило, нет в естественных сообществах полярных пустынь.

Таблица 34

Сходство (коэффициенты Серенсена/Жакара) видовой состава микроскопических грибов Similarity (Sorensen/Jaccard's coefficients) of microfungi species composition on studied areas

Провинция	Канадская	Баренцевская	Сибирская
Канадская	-	29	42
Баренцевская	44	-	48
Сибирская	59	64	-

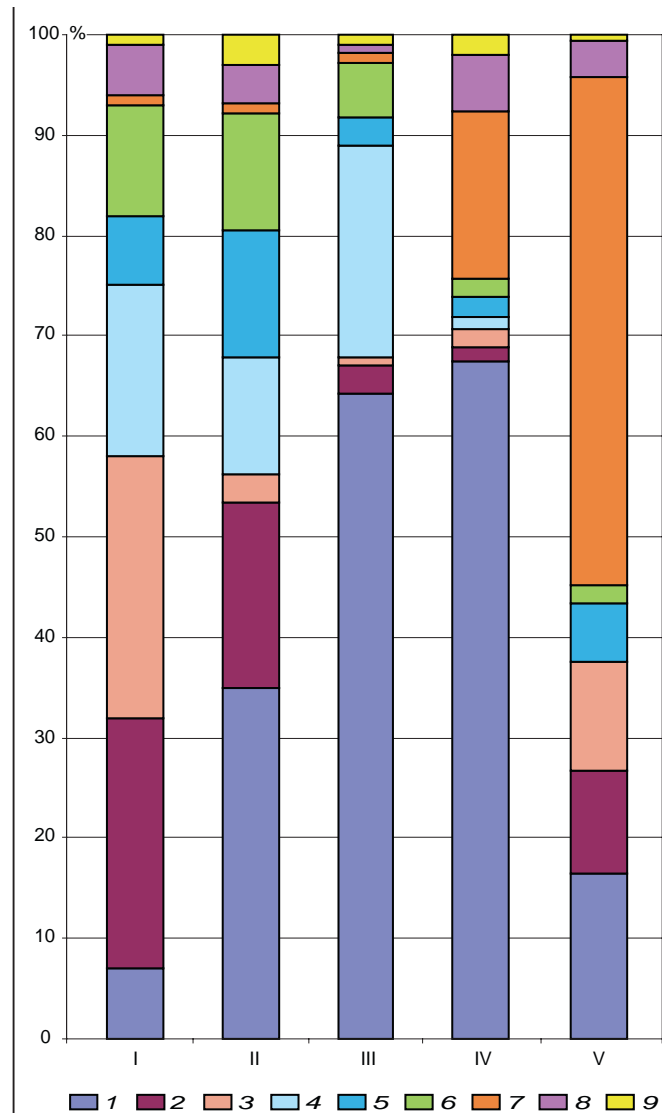


Рис. 62. Плотность популяции (%) основных групп микрофунгиальных грибов в почвах и грунтах полярных пустынь (усредненные данные).

Провинции в зоне полярных пустынь в Арктике: I – Канадская; II – Сибирская; III – Баренцевская; регионы в южном полушарии: IV – Субантарктика; V – Антарктика.

1 – род *Geomyces*; 2 – род *Penicillium*; 3 – Ascomycotina (anamorph – Coelomycetes); 4 – Mycelia sterilia; 5 – Ascomycotina (anamorph – dark color Нурфомыцеты); 6 – Ascomycotina (anamorph – light color Нурфомыцеты); 7 – Ascomycotina (teleomorph); 8 – Zygomycotina; 9 – Basidiomycotina.

Population density of the main groups of microfungi (microfungal genera or higher groups of mycobiota) in polar desert soils.

Provinces in the polar desert zone in the Arctic: I – Canadian; II – Siberian; III – Barents; regions in southern hemisphere: IV – Subantarctica; V – Antarctica.

На о-ве Элlef-Рингнес был проведен эколого-субстратный анализ микромицетов, выделенных из подстилки (разлагающихся частей сосудистых растений, мхов и лишайников), почвы и минеральных грунтов. Оказалось, что более 20 % видов осваивают все типы субстрата, более 40 % – только два, 37 % – только один. Сравнительно высокая доля последних объясняется единичными находками видов с крайне низкой встречаемостью, выделение которых находится на границе чувствительности используемых методов.

Количественная структура комплексов микромицетов в почвах и грунтах полярных пустынь отличается от аналогичных показателей в сообществах не только средних широт, но даже тундровой зоны. Виды, выявленные в полярных пустынях, известны и для более южных зон, но по физиологическим и биохимическим свойствам они отличаются от изолятов из южных местообитаний, что позволяет им успешно функционировать в экстремальных условиях высоких широт.

Основная часть культур микрофунгиальных грибов, выделенных из почв и грунтов полярных пустынь, имеют температурный оптимум роста

10–15 °С, что значительно выше, чем в природных условиях их существования, но многие изоляты способны к росту и развитию при более низких температурах.

Споры большинства изолятов не теряют жизнеспособности при отрицательных температурах в течение длительного времени.

Высокая встречаемость ряда видов объясняется, скорее всего, их психрофильными свойствами, поскольку они приспособлены к существованию именно при низких температурах. Большая часть видов развивается в почвах и грунтах полярных пустынь только в течение короткого лета, и лишь немногие способны к метаболическим процессам в течение более длительного периода, включая осень-весну и отрицательные температуры (Pugh, Allsopp, 1982; Russell, 2006), что определяет низкую скорость биологических процессов деструкции органического вещества.

Для многих видов микромицетов в почвах и грунтах полярных пустынь характерен L-отбор, т. е. флуктуация популяции около нижнего предела численности, и ее взрывообразное увеличение при благоприятных условиях.

Преобладание психротрофов над психрофилами, возможно, связано с локальным микроклиматом и прогреванием почвы солнечными лучами (Robinson, 2001). В наших исследованиях не более 10–20 % изолятов являются реальными психрофилами. Такая незначительная доля организмов данной группы, по видимому, объясняется еще и тем, что комплексы почвенных микромицетов исследуют в период полярного лета, при максимальных (для полярных пустынь) температурах почв и грунтов. Кроме того, на состав комплекса влияют и условия изоляции в лаборатории.

Один из путей адаптации микрофунгиальных грибов в Арктике – это стратегия восстановления популяции при прорастании спор в течение короткого полярного лета, и быстрое формирование покоящихся структур при снижении температуры. *In vitro* комплексы микрофунгиальных грибов полярных пустынь содержат изоляты, не образующие спороношения, т. е. стерильный мицелий, который формирует хламидоспоры, выполняющие ту же роль, что и конидиальное спороношение.

В результате исследования ферментативной активности некоторых антарктических изолятов (Кирцидели и др., 2010) установлено, что большинство (89 %) из них имеют неспецифические фосфолипазы, которые наиболее выражены у *Geomyces pannorum*, *G. vinaceus*, *Rodotorula* sp. Наличие протеиназ определяли по гемолитическим (у 39 %) и альбуминазным (у 29 %) ферментам. Целлюлозолитическая активность зарегистрирована у 75 % изолятов (наиболее ярко выражена у видов рода *Geomyces* и *Cochliobolus sativus*), каталазная – у 57 %, а лигнинолитическая – только у *Chaetomium globosum*. Способность к кислотообразованию была зафиксирована у 68 % изолятов. В ходе проведенных экспериментов обнаружено, что уровни ферментной активности (фосфолипазной, гемолитической, альбуминазной) у быстро растущих видов с течением времени изменяются незначительно, а у медленно растущих увеличиваются. На активность ферментов влияет и температура инкубации.

Спектры ферментативной активности изолятов одного вида варьируют, как и их отношение к температурному фактору, что свидетельствует об экологической неоднородности популяций. Широкий спектр экзоферментов можно считать одним из основных факторов, влияющих на способность микрофунгиальных грибов развиваться в экстремальных условиях высоких широт.

Таким образом, адаптация к условиям полярных пустынь идет как на уровне систем, т. е. формирования комплексов микромицетов определенного видового состава, так и на уровне видов и изолятов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя накопленные данные, можно выделить следующие свойства микромицетов полярных пустынь:

– устойчивость к неблагоприятным внешним воздействиям: изменениям температуры, в том числе многочисленным колебаниям у границы нулевой отметки; колебаниям влажности воздуха, почв и грунтов (особенно на Антарктическом континенте), недостатку органических веществ;

– богатый ферментативный аппарат, обеспечивающий возможность получения необходимых питательных веществ и способность к усвоению разнообразных органических веществ; выделение в окружающую среду метаболитов, оказывающих деструктивное воздействие на грунты (органические и неорганические кислоты, пигменты, экзоферменты);

– высокий адаптивный потенциал (морфологическая и физиологическая пластичность); быстрый переход в состояние покоя при низких температурах и сохранение жизнеспособности пропагул в течение длительного времени, переход к быстрому размножению при наступлении благоприятных условий.

Микромицеты демонстрируют колоссальную выносливость к стрессовым воздействиям, проявляя способность к перенесению неблагоприятных условий с сохранением жизнеспособности в течение длительного времени. Уникальные биохимические и морфологические особенности грибов делают их одной из процветающих групп организмов даже на пределе существования жизни в полярных пустынях.

SUMMARY

The microfungi complexes in polar desert soils and grounds in Arctic (Siberian, Canadian and Barents geobotanical provinces) and Antarctic (Sub Antarctic and Antarctic zone including shore and continental Antarctic) are examined. The polar desert Arctic soil complexes numbered 129 species from 83 genera. The species spectra of three provinces are considerably covered. The common quantity is extremely low (its integral indexes may be used for diagnosis of the polar desert zone). The majority of species did not show the clear biotopic or substrata preferences. The main factors affecting the distribution and occurrence of microfungi are the microclimatic conditions, plant cover and the amount of organic matters. The soil microfungi composition and structure vary along the regions. Microfungi complexes have a wide spectrum of non specific ferments, that can be considered as their adaptive potential for functioning in the polar desert region.

Some isolates from various sites have been tested culturally for their fermentative activities (defined as levels of phospholipase, hemolytic, albumenize, catalase, cellulose and lignin activities) and acid production as well as temperature tolerance. The width of fermentative reactions may be considered as adaptive potential of the species inhabiting the polar desert environments.

Oligodominance, wide ecological range and psychrophilic features of the majority of species may be considered as a character feature of microfungi assemblage. The following species were recorded in all three geobotanical provinces within the polar desert zone in the northern hemisphere: *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium cladosporioides*, *Geomyces pannorum*, *Penicillium chrysogenum*, *Penicillium glabrum*, *Penicillium lanosum*, *Penicillium waksmanii*, *Phoma* sp., *Rhodotorula* sp. The highest similarity of microfungi complexes is between Siberian and Barents provinces.

КРИТЕРИИ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ ЗОНАЛЬНОГО СТАТУСА ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЬ

CRITERIA FOR THE DIAGNOSTIC OF THE POLAR DESERT ZONAL STATUS

Объектом исследования, результаты которого представлены в данной монографии, был состав организмов, способных произрастать в экстремальных условиях дефицита тепла на краю глобального термического градиента Земного шара и формирующих в этих условиях растительный покров со специфическими чертами состава и структуры.

В данной работе для зоны полярных пустынь северного полушария мы приводим (табл. 35) следующие величины видового богатства: сосудистые растения — 122 вида, мхи — 270, печеночники — 98, почвенные цианопрокариоты и эукариотные водоросли — 349, напочвенные лишайники — 321, лишенофильные грибы — 108, агарикоидные и афиллофороидные базидиомицеты — соответственно 31 и 24, почвенные микромицеты — 129.

Сразу следует оговорить, что этими группами не исчерпывается все разнообразие филумов растительного (условно, в отличие от животного) мира в пределах полярных пустынь. В анализ включены только наземные организмы (в том числе без водных видов пресноводных водоемов) и лишь те, по которым имеются, с одной стороны, хотя бы относительно достаточная информация, с другой — специалисты, готовые такую информацию собрать и проанализировать. Заведомо в биоте полярных пустынь имеется намного больше различных форм микромира (бактерии, простейшие, дрожжевые грибы). За пределами возможностей нашего анализа осталась информация о разнообразии таких групп как воздушные, водные и эпифитные (живущие в моховой дернине) водоросли и цианопрокариоты, эпилитные лишайники, эндомикоризообразователи и некоторые другие специфические комплексы грибов. Оставляем это будущим исследователям экстремальных наземных условий обитания живых организмов.

Информация, представленная в разделах по 10 группам позволяет выявить, как общие черты, так и различия в их богатстве, распространении в циркумполярном пространстве и распределении в ландшафте, а также оценить участие в формировании растительных сообществ каждой из этих групп. Однако, оценивая таксономическое разнообразие обсуждаемых групп, приходится признать, что полностью (или близко к этому) в пределах зоны выявлен состав только сосудистых растений. Величины видового богатства для мхов, печеночников, вероятно, близки к предельным, состав напочвенных лишайников установлен на уровне 80–90 %. Говорить о вероятном числе таксонов остальных споровых пока невозможно. Это надо постоянно иметь в виду при любых сравнениях и оценках.

В пределах Арктики изменения состава крупных таксонов, как растений, так и животных по направлению к северу, начиная от границы леса, очень неравномерны: редукция биоты осуществляется по блочному принципу (Чернов, 1984), что на фоне общего уменьшения биоразнообразия выражается в повышении удель-

Таблица 35

Видовое богатство растений и грибов в зоне полярных пустынь
Species richness of plants and fungi within the polar desert zone

Территория	Сосудистые растения	Мхи	Печеночники	Цианопрокарियोты и водоросли	Напочвенные лишайники	Лишайнофильные грибы	Агарикоидные грибы	Афиллофоридные грибы*	Почвенные микромицеты
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
БАРЕНЦЕВСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	71	183	65	182	208	51	19	5/19	97
Архипелаг Шпицберген									
Северо-Восточная Земля	52	147	54	57	179	18	3	-	60
Архипелаг Земля Франца-Иосифа	51	115	39	139	103	44	18	4/8	-
о-ва Огорд, Винер-Нёйштадт, Ньюкома, Солсбери, Чамп	12	67	-	-	-	1	6	-	32
Алджер	21	-	-	1	14	3	-	-	-
Белл	18	-	-	-	2	4	-	-	-
Гоуэн	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Гукера	43	85	-	48	35	34	-	-	-
Земля Александры	24	53	-	81	44	1	2	4/8	37
Земля Георга	30	-	-	-	-	-	2	-	-
Кейна	-	-	-	-	-	-	1	-	-
Куна	-	-	-	-	-	-	2	-	-
Луиджи	-	-	-	-	-	-	2	-	-
Мак-Клинттока	11	22	-	6	21	5	-	-	-
Мейбел	36	38	-	-	-	-	2	-	-
Нортбрук	23	24	-	4	28	6	3	-	-
Рудольфа	24	11	-	-	-	-	1	-	-
Скотт-Кельти	19	30	-	37	27	14	-	-	-
Уилтона	-	-	-	-	-	-	5	-	-
Хейса	39	26	-	-	-	-	1	-	56
Хохштеттера	18	-	-	-	29	-	-	-	-
Архипелаг Новая Земля									
Северный (северная часть)	55	-	-	18	9	5	-	5/10	-
Острова Карского моря	29	38	19	9	41	5	-	-	52
Визе	19	31	10	9	41	5	-	-	52
Уединения	27	25	17	-	-	-	-	-	-
Ушакова	5	-	-	-	-	-	-	-	-
СИБИРСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	86	176	59	73	268	75	17	6/20	62
П-ов Таймыр									
п-ов Челюскин (северная часть)	62	90	34	73	144	2	-	4/7	18
Архипелаг Северная Земля	79	165	56	-	244	75	17	4/10	51
Большевик	68	121	50	73	238	69	13	4/10	41
Октябрьской Революции	65	112	17	-	103	14	9	-	8
Пионер	8	-	-	-	-	-	-	-	-
Комсомолец и Диабазовые	7	4	4	-	6	-	-	-	15
Седова	16	24	-	-	5	8	-	-	-
Архипелаг Де-Лонга	31	69	-	-	111	13	-	-	-
Жохова	20	43	-	-	73	8	-	-	-
Беннетта	20	47	-	-	65	10	-	-	-
Генриетты	1	-	-	-	-	-	-	-	-
КАНАДСКАЯ ПРОВИНЦИЯ	89	191	64	140	172	44	5	1/1	50
Канадский арктический архипелаг	82	187	62	140	140	44	-	-	-
Амунд-Рингнес	28	32	-	-	44	4	-	-	-

Продолжение таблицы 35

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Батерст	-	-	-	-	2	-	-	-	-
Борден	6	-	-	-	2	-	-	-	-
Кинг-Кристиан	30	-	-	-	-	-	-	-	-
Лохид	29	-	-	-	3	-	-	-	-
Маккензи-Кинг	13	-	-	-	-	-	-	-	-
Миен	34	71	-	-	6	-	-	-	-
Эллеф-Рингнес	47	96	45	87	120	43	-	-	50
Элсмир (северная часть)	59	134	43	54	27	-	-	-	-
Гренландия									
Земли Пири (северная часть)	58	87	31	-	90	-	5	1/1	-
Всего в зоне	122	270	98	349	321	108	31	6/18	129

Примечание. * — виды аборигенные/заносные; прочерк — нет данных.

ного веса в видовом богатстве и ценотической значимости одних групп и понижении других. Это отчетливо видно и при переходе из зоны тундр в полярные пустыни. По сравнению с ближайшей и наиболее близкой по условиям обитания зоной тундр состав всех наземных организмов, населяющих самую северную природную зону, беднее, но редукция таксономического состава (от видов до семейств) в разных группах неодинакова.

Из высших споровых сосудистых растений, уже малочисленных, но еще вполне обычных в тундрах вплоть до северных границ зоны, в полярных пустынях нет папоротников, плаунов и плаунков. А хвощи представлены только 2 видами (*Equisetum arvense* s. l. и *E. variegatum*), единично встреченными в северной части о-ва Элсмир, где полярные пустыни непосредственно граничат с тундрами. Нет в полярных пустынях и голосеменных, немногие виды которых (деревья и кустарники) в тундровой зоне встречаются лишь в ее южной части. Из 2183 видов сосудистых растений известных во всей Арктике (Daniels et al., 2013) в полярных пустынях найдены 122, т. е. меньше в 18 раз, из 430 родов — 53 (в 8), из 91 семейства — 17 (в 5).

Значительно слабее в полярных пустынях таксономическое обеднение бриофитов: из ~ 900 видов (мхи+печеночники), известных во всей Арктике (Daniels et al., 2013), в полярных пустынях найдены 368 (270+98), что меньше в 2.5 раза. Привести точные соотношения по родам и семействам для обеих групп бриофитов затруднительно, в том числе, по причине стремительно изменяющейся в настоящее время их систематики надвидового уровня. Очевидно, что в полярных пустынях эти величины относительно тундр ниже, но не настолько, как в случае с сосудистыми растениями. По сравнению с Российской Арктикой, для которой известно количество родов и семейств (Afonina, Czernyadjeva, 1995; Konstantinova, Potemkin, 1996), в полярных пустынях родов меньше в 1.5 раза и семейств в — 1.2.

Выполнить хотя бы относительно точные аналогичные сравнения по остальным группам на настоящий момент не представляется возможным из-за очевидной неполноты их выявления не только в полярных пустынях и в Арктике в целом, но и в мировой биоте.

Как следует из вывода (см. соответствующий раздел в данной монографии) о богатстве почвенных цианопрокарриот и эукариотных водорослей в зоне полярных пустынь, которое оценено в 349 видов, оно ниже, чем альгофлора лесных фитоценозов — 420 видов (Алексахина, Штина, 1984), но выше числа таксонов, выявленных в Антарктиде — 220 (Pankow et al., 1991). В рассматриваемом нами

комплексе организмов полярных пустынь северного полушария это — самая богатая группа.

К настоящему времени в Арктике известно около 4 350 видов грибов (без дрожжей, как особой жизненной формы, и почвенных микромицетов), прогнозируемое богатство этой группы оценивается на уровне 13 000 (Dahlberg, Bülman, 2013).

Около 40 % выявленного видового разнообразия грибов Арктики приходится на лишайники (~ 1750 видов), которые в свою очередь примерно на 40 % (~ 700) состоят из напочвенных видов (Kristinsson et al., 2010). В составе напочвенной лишайнофлоры полярных пустынь отмечен 321 вид, т. е. ее видовое богатство составляет 45 % от такового зоны тундр.

Из ~2600 (без лишайников) видов грибов в Арктике на лишайнофильные приходится ~ 370, из которых в полярных пустынях известны 108, т. е. примерно 30 %. Видовое разнообразие этой группы как в Арктике в целом, так и в полярных пустынях, установлено далеко не полно, и можно прогнозировать, что дальнейшие исследования непременно приведут к значительному повышению «незаметного изобилия» (Журбенко, 2009) этой интереснейшей группы, чей вклад в функционирование экосистем еще предстоит оценить.

Из 837 видов базидиомицетов, приводимых для всей Арктики (Dahlberg, Bülman, 2013), в полярных пустынях известно всего 37 аборигенных видов (31 агарикоидные и 6 афиллофороидные) — или 54, включая заносные (соответственно 31 и 24). Очевидно, что этот грибной компонент биоты полярных пустынь редуцирован по сравнению с тундрами в десятки раз. Отсутствуют многие крупные таксоны базидиальных грибов уровня порядка (Boletales, Gloeophyllales, Hymenochaetales). В порядке Agaricales нет 10 семейств не только обычных, но и функционально важных в тундровой зоне; снижено и родовое разнообразие семейств. Число видов этого порядка в полярных пустынях более, чем в 10 раз меньше в сравнении с тундрами. Нет в полярных пустынях огромного количества сумчатых грибов; трудно сказать что-либо определенное и о ржавчинных, еще столь обычных на осоках и ивах в тундрах. Нет сведений о присутствии в полярных пустынях миксомицетов, чей оптимум произрастания приходится на южные биомы, хотя в тундрах они еще встречаются (Новожилов и др., 1998, 2009). Очень показательна в сводке «Грибы Российской Арктики» (Каратыгин и др., 1999) таблица о распространении съедобных и ядовитых макромицетов, где в графе «Полярные пустыни» приведены 2 вида (*Laccaria pumila* и *Cystoderma arcticum*) из 106 первых и ни одного из 15 вторых.

Недостаток информации по почвенным микромицетам не позволяет оценить различия в их богатстве в полярных пустынях в сравнении с тундрами в аналогичных цифрах.

Общий вывод из предложенного анализа таков: на маргинальном отрезке глобального градиента теплообеспеченности наиболее чувствительны к нарастающей экстремальности климата высшие сосудистые растения и базидиомицеты, для которых установлено максимальное обеднение богатства, и более толерантны бриофиты, лишайники и почвенные водоросли.

Для характеристики растительного покрова при геоботанических исследованиях в описания включают не все таксоны, проанализированные в данной монографии. В тундрах и полярных пустынях стандартом стало полное (по возможности, а также и в зависимости от квалификации исследователя) выявление только 3 групп: сосудистых растений, бриофитов (мхов и печеночников) и напочвенных лишайников, которые собственно и определяют облик растительного покрова,

используемый при создании различных схем его дифференциации (зонального деления, районирования) и карт разных масштабов. Оценка соотношения таксономического разнообразия именно этих групп обычна при обсуждении изменения биоразнообразия на различных, в том числе широтных, градиентах. Наши данные убедительно демонстрируют, что в экстремальных условиях высоких широт сосудистые растения утрачивают ведущее значение, характерное для этой группы в мировой флоре, и уступают споровым. Это наглядно демонстрирует

доля числа видов каждой из этих групп во флоре полярных пустынь от общего числа видов соответствующей группы в мировой флоре: 0.05 % сосудистые (122 вида из 250 тыс.), 1.5 % бриофиты (368 из 25 тыс.), 1.8 % лишайники (около 350, включая эпилиты? из 20 тыс.). Перестройка этих соотношений уже очевидна в зоне тундр, но своего апогея достигает на краю глобального градиента теплообеспеченности (рис. 63).

Подтверждением того, что в этом комплексе организмов сосудистые растения наиболее чувствительны к нарастающей экстремальности климата, является следующий анализ: число видов сосудистых как во всей флоре, так и в региональных и конкретных флорах в полярных пустынях, во-первых, заметно меньше (в 2 раза), чем даже в самых северных районах тундровой зоны, во-вторых, в полярных пустынях оно меньше, чем каждой из крупных групп споровых (лишайники и бриофиты) в 2.5–3 раза и чем их суммарная величина — почти в 6 раз. Такие соотношения характерны как для всей флоры полярных пустынь, так и для региональных и конкретных флор и даже для растительных сообществ (рис. 64).

Несмотря на циркумполярное распространение большинства видов, в том числе сосудистых растений, величины видового богатства всех групп варьируют, как в пределах провинций, так и по отдельным архипелагам и островам в их составе (табл. 35). В каждом конкретном районе можно встретить 50–70 % флоры всей зоны. При общей таксономической бедности флоры всей зоны региональные флоры всегда богаче, чем конкретные; прослеживаются широтные тренды в видовом богатстве (флоры южных районов богаче, чем северных); в составе видов имеются секторальные различия.

Но делать выводы о степени и причинах различий, особенно секторных, надо очень осторожно даже по сосудистым растениям, и тем более по споровым. Например, наиболее высокий показатель богатства флоры мхов Канадского арктического архипелага в большой степени может быть объяснен тем, что там работали крупнейшие специалисты бриологи — G. R. Brassard, M. Kuc, W. C. Steere

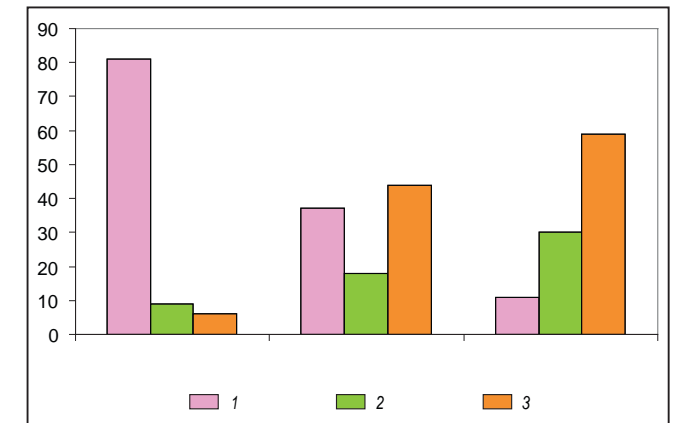


Рис. 63. Соотношение разных групп растений (по числу видов) во флоре полярных пустынь, Арктики и мировой, %.

1 — сосудистые растения, 2 — бриофиты, 3 — лишайники.

The proportions of different groups of plants within the flora of polar deserts, the Arctic, the globe.

1 — vascular plants, 2 — bryophytes, 3 — lichens.

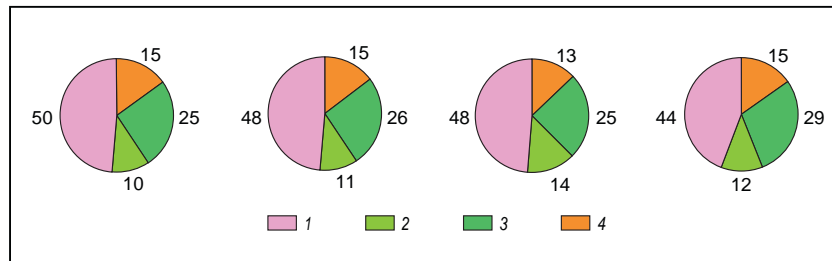


Рис. 64. Соотношение разных групп растений (по числу видов, в %) во флоре полярных пустынь, региональной и конкретной флоре о-ва Большевик и ценофлор зональных сообществ.

I — вся зона; II–V — о-в Большевик (II — весь остров, III — конкретная флора в окрестностях бухты Солнечной, IV — ценофлора асс. *Deschampsio-Aulacomnietum turgidi* Matveyeva 2006.

1 — сосудистые растения, 2 — мхи, 3 — печеночники; 4 — лишайники.

The proportions of different groups of plants within the flora of polar deserts, the regional and local floras of Bolshevik Isl. and the zonal community coenoflora.

I — the whole zone; II–V — Bolshevik Isl. (II — the whole island, III — the local flora in the vicinity of Solnechnaya Bay, IV — coenoflora of the ass. *Deschampsio-Aulacomnietum turgidi* Matveyeva 2006.

1 — vascular plants, 2 — mosses, 3 — liverworts, 4 — lichens.

и др. Несколько большее число видов почвенных микромицетов в Баренцевской провинции, по сравнению с Сибирской, кроме профессионального фактора (число таксонов значительно возросло после последних по времени сборов на островах Земли Франца-Иосифа одного из авторов данной монографии И. Ю. Кирцидели), возможно, объясняется и более мягкими климатическими условиями первой, а вот бедность Канадской — просто недостатком данных. Наибольшее богатство сосудистых растений в Сибирской и Канадской провинциях — следствие того, что наиболее изученными оказались районы в южной полосе зоны вблизи или в непосредственном контакте с тундрами. Различия в видовом богатстве могут быть обусловлены не только широтным положением территорий, но и геохимическим фоном в конкретном районе. Последнее более важно для споровых, например, для печеночников, но имеет значение и для сосудистых растений. Из всего сказанного, очевидно, что для большого числа островов Арктического бассейна получение данных остается актуальным.

При различиях не только в богатстве, но и в составе видов, спектр надвидовых таксонов в полярных пустынях стабилен. Феномен высокого сходства композиций на уровне родов и тем более семейств — явление, описываемое как экологическая целостность крупных таксонов (Чернов, 1984, 1988), заслуживает более пристального анализа. Пока интересно отметить, что в полярных пустынях при значительных различиях в видовом богатстве число родов и семейств по районам варьирует слабо. Например, спектр ведущих семейств сосудистых растений остается неизменным, независимо от площади обследования: тысячи квадратных километров крупных архипелагов, сотни — небольших островов, территория конкретной флоры (25–100 км²) или пробная площадка геоботанического описания (25 м²). Везде по числу видов лидируют *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* и *Saxifragaceae*.

Отметим еще несколько аспектов, связанных с таксономическим богатством. Как отмечалось (Чернов, 1984; 1988; Чернов др., 2011), не только для флоры, но

и для биоты высоких широт в целом (включая фауну) характерны специфические соотношения категорий биоразнообразия. В Арктике в северном направлении выявляются тенденции повышения альфа- (видовое богатство сообществ) и гамма-разнообразия (локальные флоры) относительно региональных флор и снижение бета-разнообразия (число синтаксонов). В полярных пустынях, где при общей бедности видов, высока плотность (число/единица площади) их распределения, большинство видов конкретной флоры входит в состав ценофлор. В результате физиономически различающиеся сообщества нередко имеют сходный состав, а различия в облике обусловлены разным обилием одних и тех же видов (Матвеева, 2006). В процессе геоботанических исследований был подтвержден высокий уровень альфа-разнообразия полярнопустынных сообществ. Например, на о-ве Большевик в зональных типах в конкретном сообществе на 1 м² отмечается 20 видов, на пробной площади 25 м² — до 70 (Матвеева, 2006). На островах Элlef-Рингнес и Амунд-Рингнес на площадках 100 м² выявляли 40–80 видов (Gonzales et al., 2000; Vohnlanthen et al., 2008). Эти данные, как и высокие цифры видового состава тундровых сообществ, Таймыра (Матвеева, 1998, 2009), опровергают устойчивое мнение о видовой бедности сообществ в высоких широтах. Полярнопустынные сообщества, хотя и беднее тундровых, по числу видов вполне сравнимы с лесными и болотными ценозами таежной зоны (Матвеева, 2009).

Из приведенной информации следует, что по общему таксономическому богатству полярные пустыни значительно беднее, чем тундры, при ряде общих черт в распределении видов в пределах обеих зон.

Здесь уместно небольшое отступление по поводу принципов и практики выделения природных зон, проведения зональных и внутризональных границ.

Зональное деление проводили и проводят по растительному покрову, самому информативному и наиболее очевидному компоненту экосистем, который в прошлом регистрировали физиономически и отражали в виде записей естествоиспытателей, впоследствии — с использованием техники наземной фотографии и аэрофотосъемки, и наконец — спутниковой съемки, сначала черно-белой, а в настоящее время — цветной высокого разрешения. При анализе свойств растительного покрова двоичная система, обычная при оценке флористического разнообразия (таксон есть-нет) сменяется на многомерную, в которой «количество» таксона (обилие особей, состав и структура популяций), которое и определяет облик современного живого покрова, фиксируемого в конкретный временной момент, важнее его простого присутствия. Флористические же параметры важны для понимания, как прошлого, так и возможного будущего состояния растительного покрова при изменениях факторов среды, как глобальных (климатических, орографических), так и таких локальных как влажность субстрата, эрозионные процессы (в высокой Арктике — солифлюкция и термокарст, динамика оттаивания многолетнемерзлых пород), а также антропогенный пресс.

Исторический взгляд на проблему зонального деления Земного шара выявляет и такую существенную деталь: разграничение зон проводили главным образом по 2 физиономическим признакам растительности: во-первых, по жизненным формам сосудистых растений и, во-вторых, по вертикальной дифференциации зональных растительных сообществ, в которых они доминируют. И основной сборной жизненной формой, привлекаемой в качестве главного критерия, были деревянистые растения. Природные зоны выделяют/разграничивают именно по их морфологическим признакам (например, хвойные, листопадные (широко- и мелколиственные), вечнозеленые леса — по разным морфам деревьев), по их по-

зиции в ландшафте и присутствию/отсутствию на зональной арене (например, в степях с господством дерновинных злаков деревья имеются, но только в интразональных условиях, а другая деревянистая жизненная форма — кустарники — и в зональных; в жарких пустынях разные деревянистые формы, в том числе и деревья, есть и в зональных сообществах, и нет их лишь в крайне аридных условиях в «сердце» некоторых жарких пустынь) или по их отсутствию (единственный неоспоримый критерий выделения тундровой зоны — отсутствие деревьев).

В пределах тундровой зоны основной критерий для внутри зонального деления — размеры и обилие в покрове маломерных (в сравнении с деревьями) деревянистых растений: прямостоячих (высоких и низких) и простратных кустарников, а также прямостоячих и простратных кустарничков. Полярные пустыни, где любые деревянистые биоморфы отсутствуют не только в зональных, но и в интразональных сообществах — уникальное в глобальном масштабе зональное явление. Это единственная природная зона, где нет наиболее продвинутой жизненной формы, заполонившей всю Землю в остальных биомах. Если при отграничении зоны тундр от тайги единственным бесспорным критерием называют отсутствие деревьев, то полярные пустыни с не меньшим основанием могут быть отделены от тундр по отсутствию деревянистых растений вообще. Образное выражение для обозначения границы между тундрами и полярными пустынями было предложено канадской исследовательницей Арктики S. Edlund (1983): mini-tree line — по аналогии с настоящей границей леса (tree-line) на юге тундровой зоны.

Из сказанного следует, что зональное деление проводили (и проводят) не по таксономическим критериям. В историческом аспекте концепции зональности специалисты по разным таксономическим группам нередко гиперболизировали значение своего объекта, в результате чего предлагались не только самостоятельные флористические зоны, но и отдельно по каждой группе, как сосудистых растений, так и споровых. К тому же зоны выделяли и по фауне, а также по почвам. Эта коллизия была в сфере пристального внимания крупных отечественных биологов. Наиболее четко отношение к такому подходу сформулировал Ю. И. Чернов (1975), который полагал, что в природе не существует отдельных почвенных, климатических, геоботанических, зоогеографических зон и что «зональность проявляется в ландшафтной оболочке Земли как единая закономерность, охватывающая все ее части» (с. 14).

Система зонального деления, истоки которой восходят к классикам разных отраслей естественных наук А. Гумбольдту, В. В. Докучаеву, Л. С. Бергу и многим другим, сложилась к началу XX века, когда детальной информации о таксономическом составе организмов было явно недостаточно. Однако, по мере появления таких сведений, представления о зональном делении, по сути, трансформировались очень мало. Изменения касались преимущественно терминов и подробности деления всех широтных полос, в том числе и краевой на термическом градиенте, каковой в северном полушарии является зона полярных пустынь. Вряд ли можно сомневаться, что природная зональность — это отражение совокупной реакции живого покрова на современные условия. Но столь же очевидно, что сила воздействия зональных факторов на разные элементы структуры биосферы и ее биоты неодинакова, поэтому информация о таксономическом разнообразии разных групп организмов важна для анализа распространения таксонов в зависимости свойств биотической среды, в которой они обитают. Незаменимы такие сведения и для оценки современного состояния экосистем, и прогнозирования их трансформаций.

Данных по растительности полярных пустынь, по которым можно было бы предложить исчерпывающие критерии для обоснования правомочности выделения самостоятельной зоны, все еще очень мало. Более, чем полвека назад в рамках отечественной классификационной системы был обоснован особый, отличный от тундрового, полярнопустынный тип растительности, который объединял сообщества и открытые группировки гипергексистермных лишайников, водорослей, мхов и многолетних травянистых растений (Александрова, 1950, 1971). Его признаками были названы такие характеристики состава и структуры сообществ, как бедность и географическая гомогенность состава сосудистых растений, их низкое обилие и несмыкаемость корневых систем; преобладание споровых растений, как по числу видов, так и по обилию/покрытию и массе; разреженность и маломощность покрова (от нескольких миллиметров до 2–3 см), отсутствие вертикальной дифференциации. По разным причинам, в том числе и из-за очень низкой интенсивности изучения растительности в полярных пустынях, эта концепция не получила развития. В еще совсем недалеком прошлом публиковались преимущественно краткие очерки растительности с перечислением в тексте немногих, наиболее частых и обильных, видов. Статьи с таблицами полных геоботанических описаний в достаточной повторности стали появляться сравнительно недавно, и до сих пор они единичны. Их сведение в единую систему и анализ имеющейся информации — дело будущего. Первые шаги в этом отношении предприняты: для растительности полярных пустынь северного полушария в системе флористической классификации Браун-Бланке предложен (Daniëls et al., 2016) новый класс зональной растительности — *Drabo corymbosae*–*Papaveretea dahl-iani*, отличной от зоны тундр, где основным является класс *Loiseleurio*–*Vaccini-etea* Egger 1952, в котором, даже судя по его названию, подразумевается, если не доминирование, то по крайней мере, диагностирующее значение кустарничков.

Для первых сторонников выделения полярных пустынь в самостоятельную зону наиболее важными были параметры структуры покрова, как горизонтальной, так и вертикальной. Самое сильное впечатление о растительном покрове полярных пустынь создается от его разреженности. Это и отмечали все, кому довелось увидеть данный уникальный природный феномен — от первых его исследователей, которые именно по этому признаку предложили называть такие ландшафты «пустынями» (Passarge, 1920; Короткевич, 1972; Александрова, 1971, 1977, 1983) до тех, кто соглашается с правомочность такой оценки. Доля голого грунта здесь возрастает до значительного преобладания над растительным покровом (надо помнить, что имеется в виду ряд сообществ на плакорных позициях). Сомкнутость покрова в зональных сообществах не превышает 20 % и на огромных пространствах не бывает более 1–5 %, тогда как на широтном градиенте от границы леса она изменяется от 80–100 % в южных и типичных тундрах до 50 % в арктических. В самых суровых условиях на севере зоны разреженность максимальна, а ценотические взаимодействия минимальны, т. е. можно говорить об утрате ценотической, синэкологической организации. Сомкнутый покров, и то не всегда, формируется только в интразональных условиях в местах избыточной влаги в ложбинах стока. Феномен видимости недостатка воды на водораздельных увалах заслуживает специальной реплики. При общем малом количестве атмосферных осадков, сравнимом с жаркими пустынями, но одновременно слабом испарении из-за низких температур и высокой влажности воздуха, грунты полярных пустынь в течение всего вегетационного периода никак не назовешь сухими. Даже на ощупь они холодны и влажны, а при копке почвенных ям в них сразу накапливается вода. Однако на небольшой период времени в середине ко-

роткого лета (во второй половине июля) поверхностные (в 2–3 мм толщиной) слои пересыхают настолько, что отслаиваются от оттаявшего (не более 50 см) слоя многолетнемерзлого грунта. Это приводит к разрыву корней сосудистых растений, разрушению протонемы мхов и слоевищ лишайников. Но даже в условиях подтока воды, например на горных шлейфах, сплошной покров образуется не всегда, и даже подгорные болота могут иметь полигональную структуру, когда мхи и печеночники образуют кайму вокруг оголенного грунта (см. рис. 36, 2), преобладающего по площади.

Одновременно надо иметь в виду и мощность покрова. Бывает, что грунт сплошь покрыт тонкой ($\leq 1-2$ мм) пленкой — либо водорослями, либо первичным слоевищем лишайников, либо печеночниками и пионерными мхами. И при сравнительных анализах по ряду признаков (например, при оценке биомассы, продуктивности или для оценки эдифицирующей силы) он приближается к голому грунту, который в полярнопустынных ландшафтах, к тому же, никогда не бывает абсолютно голым — это скорее фигура речи, нежели реальность.

Для зональной диагностики важно то, что преобладание голого грунта в плакорных условиях полярных пустынь обусловлено макроклиматическими условиями (более конкретно — низкой теплообеспеченностью, сдерживающей все ростовые процессы в течение краткого вегетационного периода), а не вызвано какими-либо местными факторами. Большие участки незадернованной поверхности могут появиться и в пределах тундровой зоны на оползнях, осыпях или под действием и ветровой эрозии, как например обширные полосы выдувания на Новой Земле, где растет *Carex stans* (Александрова, 1956). Во всех таких случаях состав видов на них совершенно иной, нежели в плакорных позициях полярных пустынь. Необходимость дополнения о макроклиматогенной природе слабого задернения, стала очевидной, например, во время работы международных экспедиций в Канадском арктическом архипелаге в 1989, 1991, 1999 и 2005 гг., участники которых согласились, что предельная разреженность покрова на внутренних островах, где обширные пространства с карбонатными щебнистыми субстратами почти лишены растительности из-за специфики их водного режима, не есть следствие экстремальности макроклимата, а обусловлена эдафически. Без учета состава видов, предельная разреженность покрова была для североамериканских экологов основанием для отнесения таких территорий к зоне полярных пустынь (Bliss, 1981). Однако на них в относительно благоприятных условиях обычны кустарничковые дриадовые (*Dryas integrifolia*) и ивовые (*Salix arctica*) группировки, а в сырых биотопах большие пространства заняты сообществами, с доминированием осок (*Carex stans*) и пушиц (*Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*).

Бедность почвы, безусловно, не способствует поддержанию ни высокого видового разнообразия, ни мощного растительного покрова. Но в полярных пустынях сама бедность почвы есть следствие недостатка тепла, снижения интенсивности деструкционных процессов и общего круговорота веществ. На птичьих базарах и на территориях поселений человека — т. е. на участках со значительно прибавкой азота — сплошной покров формируется немногими нитрофилами, преимущественно мхами из родов *Bryum*, и несколькими травами (*Alopecurus alpinus*, *Saxifraga cernua*, *Cohlearia arctica*). Однако видовое разнообразие в таких местах не только не выше, чем в естественных зональных биотопах, но напротив, значительно ниже.

Фактором, вызывающим низкую сомкнутость покрова в полярных пустынях иногда называют щебнистость субстрата. Это хорошо опровергается, например, на о-ве Большевик, где щебнистые субстраты на древней речной террасе р. Сту-

денной, во внутренних районах острова с более теплыми летними условиями, зарастают сильнее, нежели суглинистые в окрестностях бухты Солнечной на южном берегу (Матвеева, 2006). К тому же характерная черта полярнопустынных грунтов — выдавливание мелкого щебня на поверхность, при том, что активный (протаивающий в вегетационный сезон) слой суглинистого/супесчаного грунта под слоем щебня бывает лишен камней.

Причиной разреженности покрова предлагали считать и недостаток времени из-за относительной молодости ландшафтов. Это — дискуссионный момент, обсуждать который в деталях в данной работе не представляется возможным. Но этот аргумент опровергают данные о сравнительно быстром прохождении сукцессий на открывающихся поверхностях при таянии и отступании ледников на островах Арктического бассейна (Шпицберген, Гренландия, Элсмир, Аксель Хейберг), находящихся в районах с более благоприятными (хотя и далекими от действительно благоприятных) условиями (Beshel, 1970; Тишков, 1985; Svoboda, Henry, 1987). Также можно вспомнить, что на островах, одного возраста, что и в полярных пустынях, но расположенных южнее, развиты тундры с большей сомкнутостью покрова и более высокими величинами всех характеристик биоты. Показателен в этом отношении, например, архипелаг Новая Земля, где полярные пустыни развиты только на самой севере его Северного острова при сходных геологии, геоморфологии и историческом возрасте обоих островов.

Логично принять, что фактором, определяющим структуру и состав растительного покрова полярных пустынь, являются современные климатические условия (краткость вегетационного периода и низкие температуры во время вегетации), ограничивающие рост растений и накопление фитомассы и тормозящие разложение органики, т. е. превращение ее в доступную форму для использования всеми организмами. Эти же факторы ответственны за физическое уничтожение особенно ювенильных и молодых особей в переходные периоды от зимы к короткому лету и обратно, когда активизируются криогенные процессы. В начале зимы, когда снежный покров маломощен или отсутствует, под воздействием ветровой и снежной коррозии гибнут и взрослые особи. А весной в результате солифлюкции на больших пространствах разрушается и растительная дернина, что приводит к обрыву сукцессии, скорость которой и так низка.

Из всего изложенного следует, что феномен, несвязности покрова, преобладания голых грунтов в полярных пустынях макроклиматогенен, а не вызван какими-либо местными факторами, которыми он может быть усилен или ослаблен (избыток или недостаток влаги, глубокий снежный покров или его отсутствие, снежная и ветровая коррозия, проявление высотной поясности).

Одним из критериев при характеристике структуры покрова, который привлекают для зонального деления, является вертикальная ярусность сообществ. И она в полярных пустынях весьма специфична: в отличие от мало- (2-3 яруса) и низкоярусных (от ≥ 1.0 м на юге до ≥ 0.3 м на севере) тундровых ценозов, полярнопустынные можно назвать одноярусными. Только генеративные побеги злаков приподняты (на 10–15 см) над вегетативной массой сосудистых растений, которая лишь немного (на 2–3 см) приподнята над тонким (0.5–2 см) покровом бриофитов и лишайников. Даже в сравнении с зоной тундр в полярных пустынях размеры особей подавляющего большинства видов сосудистых растений значительно меньше, что образно можно выразить как «миниатюризация жизни» (Матвеева, 1979). И низкорослость сосудистых растений, и тонкость покровов споровых, приводящие к отсутствию ярусности, так же макроклиматогенны, как и несомкнутость покрова. Сосредоточенность жизни в приземном слое не выше

5(15) см над поверхностью грунта и не более 20 см в глубину — крайняя противоположность наиболее зрелым сообществам тропиков с максимально развитой вертикальной структурой.

По облику и всем параметрам ценозы полярных пустынь, развивающиеся в условиях враждебной среды, ограничивающей распространение жизни, как по горизонтали, так и по вертикали, имеют признаки простоты организации и незрелости (слабая сомкнутость покрова, низкая продуктивность, упрощенная структура). Неслучайно В. Д. Александрова (1983) предпочла использовать термин группировки, а не сообщества при описании растительности острова Земля Александры. Хотя такое разграничение достаточно спорно (Матвеева, 2007, 2009), потому что описываемые в полярных пустынях типы — это не случайные или неустойчивые комбинации видов, что свойственно группировкам, которые в геоботанической практике описания растительности отделяют от сообществ. Напротив, они закономерно распределены в пространстве и хорошо распознаются визуально, т. е. имеют повторяющиеся и устойчивые состав и структуру, приурочены к определенным элементам рельефа, т. е. экологичны, а потому и вполне предсказуемы. При работе в поле довольно легко прогнозируются места, где нужно найти те или иные типы, необходимые для повторности.

Но по сути — это хронически пионерные сообщества, остающиеся в условиях существующего климата на начальных стадиях сукцессионного процесса неопределенно долгое время (Матвеева, Чернов, 1976, 1978; Чернов, 1978; Чернов, Матвеева, 1979). В полярных пустынях конечные в условиях современного климата этой зоны стадии развития живого покрова находятся чуть дальше или ближе от самых начальных. Канадские исследователи Дж. Свобода и Г. Генри (Svoboda, Henry, 1987) выразили свою позицию по отношению к полярным пустыням как к маргинальной среде, где вместо прогрессивной сукцессии «мы часто становимся свидетелями медленного прогресса, удержания позиций, замедления процесса, регрессивных изменений и новой инвазии» (с. 373). Они разделяют мнение Б. Биллингса и Л. Петерсона (Billings, Peterson, 1980) о том, что в высокоарктических районах требование к сукцессии, как направленному изменению при последовательной смене видов почти или вообще невозможно. И по их мнению скорее можно говорить о направленном-циклических (directional-cyclical succession) процессах.

В этом аспекте полярнопустынные сообщества воспринимаются как самые ранние этапы первичной сукцессии в ряду от северной маргинальной зоны до границы леса, который является своего рода аналогом единой сукцессионной серии. В их составе и структуре можно увидеть природную модель организации первичных наземных ценозов — ранних этапов развития жизни на Земле (Чернов, 1984). В этом аспекте сообщества полярных пустынь заслуживают самого пристального изучения с позиций оценки экосистемно-биоценотической организации наземного растительного покрова на начальных этапах его формирования.

В отличие от морфологической, экологической и ценотической специализации, характерной для южных биомов и наиболее выраженной в тропиках, в любых экстремальных условиях основная стратегия организмов — толерантность и переживание неблагоприятных условий. В значительной степени последнее осуществляется путем ухода от суровости среды. В полярных пустынях это в первую очередь — способность переживать длительный холодный период зимой в состоянии покоя, к чему более приспособлены споровые. К компенсационным механизмам преодоления экстремальности среды можно отнести и образование растениями с небольшими размерами особей своего рода колоний, протяженных

скоплений в виде корок, матов, что обеспечивает мгновенное впитывание атмосферной влаги из частых туманов и в короткий период летом защищает от пересыхания поверхностные слои субстрата, чем способствует выживанию и других организмов.

Изложенные материалы по структуре покрова, на наш взгляд, достаточно серьезно аргументируют правомочность рассматривать самую северную полосу суши в статусе самостоятельной зоны. Однако, возвращаясь ближе к предмету данной монографии, акцентируем и другие моменты. То, что зональное деление проводят не по таксономическим критериям, не отрицает важности таких параметров как богатство и соотношение таксонов разного уровня (как в пределах одного крупного образования биоты, так и между ними) и для характеристики живого покрова природной зоны, и для оценки его внутризонального варьирования. То, что в практике зонального деления основное значение придавали сосудистым растениям, не исключает возможностей использовать дополнительные критерии для выделения зон, в том числе и зоны полярных пустынь, по свойствам других компонентов биоты. В этом отношении представленные в данной монографии материалы по разным группам растений и грибов являются как раз источником такой информации. И потому имеет смысл оценить важность некоторых таксономических и флористических показателей.

Одним из таких критериев, несомненно, можно считать спектр географических элементов флоры. В полярных пустынях только у сосудистых растений он гомогенен и представлен почти исключительно (119 из 122) видами с зональным арктическим ареалом (собственно арктическими и арктоальпийскими). Единичные полизональные виды крайне редки и встречаются лишь в самых южных районах зоны, то есть в полярных пустынях флора сосудистых растений «очищена» от южных элементов. По этому признаку полярные пустыни уникальны и отличны от тундр, где состав флоры сосудистых растений крайне неоднороден (см.: Чернов, Матвеева, 2002) Иная картина у всех споровых, виды которых с широким распространением в Голарктике и даже в южном полушарии составляют более половины региональной флоры. Эта ситуация подчеркивает большую дифференцирующую значимость сосудистых растений для зональной диагностики.

Сторонники выделения полярных пустынь в самостоятельную зону использовали различные критерии, в том числе таксономический состав и набор жизненных форм и спектры географических элементов растений, отдавая предпочтение сосудистым. Причиной того, что противники такого решения Б. А. Юрцев и его последователи (Юрцев и др., 1978; Yurtsev, 1994, и др.) включали полярные пустыни под названием «высокоарктические тундры» в зону тундр, было отсутствие среди сосудистых растений полярных пустынь собственных таксонов, что по этому признаку дает лишь негативную дифференциацию от зоны тундр. Это действительно так, в ней нет таксонов (любого уровня), отсутствующих в тундровой зоне. В столь экстремальных условиях, фактически на пределе жизни, вряд ли можно ожидать формирование новых видов. Известно, что интенсивность этого глобального эволюционного процесса имеет вектор снижения от экватора к полюсам. Но если рассмотреть противоположный вектор (с севера на юг), то видно как по мере продвижения на юг от полярных пустынь постепенно появляются виды либо широко распространенные — с поли- (полизональные) и бizonaльным (бореальные, гипоарктические, аркто-степные) распределением, либо «чуждые» Арктике (бореальные). Отсюда полярные пустыни это — единственная на Земном шаре зональная категория с самой «чистой», почти «стерильной», арктической (собственно арктические и арктоальпийские виды) флорой сосудистых

растений. И по сравнению с тундровой зоной в полярных пустынях обеднена и эта фракция флоры. Так, во флоре Российской Арктики (Sekretareva, 1999; Секретарева, 2004) видов с таким зональным распространением 212, а во всей зоне полярных пустынь их 119.

В рассматриваемом аспекте из этого анализа следует такая положительная оценка существования самой суровой по всем признакам природной зоны: территория, занимаемая полярными пустынями, сможет стать своеобразным резерватом для сохранения не только арктических видов, но и разнообразных типов растительности, характерных для высоких широт к северу от границы леса, если и когда прогнозируемое глобальное потепление климата все-таки сбудется.

Имеет смысл упомянуть и о формировании подушечных форм разными видами, как сосудистыми, так и споровыми, у которых в тундрах развиваются лишь одиночные побеги (сосудистые), единичные «стебельки» (мхи) и «веточки» (лишайники). Для формирования растительного покрова такие различия в форме роста ценотически намного важнее, нежели таксономические нюансы близких видов. Неслучайно дернистые формы одних и тех же видов, например камнеломок и ясколок, предлагалось рассматривать в ранге разных подвидов, а иногда и видов.

Полярные пустыни — единственный биом на Земном шаре, где сосудистые растения представлены только травами. Здесь уместно еще раз вспомнить, что при обсуждении таких проблем, как статус единиц зонального деления и проведение между ними границ, целесообразно предпочтение количественных критериев (много/мало) качественным (присутствие/отсутствие). Это касается как единиц растительности (синтаксонов) и флоры (таксонов), так и любых биоморфологических единиц (жизненных форм, эко- и биоморф). Единичное нахождение отдельных таксонов/синтаксонов или жизненных форм, в целом не свойственных зоне, не отрицает возможности использования характеристик их распространения для установления зонального статуса территории. Отсюда — присутствие единичных экземпляров низких кустарников и небольших скоплений кустарничков в полярных пустынях не отвергает значимости критерия отсутствия деревянистых растений, предложенного в качестве основополагающего (Александрова, 1950, 1971, 1977, 1983) для выделения самой северной полосы суши в самостоятельную зону. Точно так же, как присутствие единичных деревьев и даже небольших «островов» леса в тундрах не отменяет критерия безлесия этой природной зоны.

Если тундровая зона и ее средняя, наиболее представительная, подзона типичных тундр это — господство в зональных позициях и в сырых местообитаниях кустарников, кустарничков и трав, преимущественно (по обилию) осоковых, то в полярных пустынях — в тех же позициях преобладают злаки и разнотравье. Это следует не только из спектра жизненных форм, но и из данных о запасах биомассы. Большая часть двудольных, как по числу видов, так и по фитомассе, во всех исследованных сообществах из разных районов полярных пустынь относится к 3 семействам: *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* и *Saxifragaceae*. Злаки циркумполярно представлены *Phippisia algida*, в Российской Арктике — родом *Deschampsia*, в Канадской — *Puccinellia*. Соотношение злаков и двудольных несколько варьирует в разных географических секторах, но это не влияет на суммарный показатель надземной продуктивности цветковых растений, которая в сообществах полярных пустынь укладывается в диапазон 5–23 г/м² (Матвеева, Заноха, 2002), что на порядок ниже, чем даже в самой северной полосе тундр. Отсюда, как в целом низкие величины надземной продуктивности, так и структура биомассы могут

быть использованы в качестве еще одного из диагностирующих признаков для выделения полярных пустынь в самостоятельную зональную категорию.

Южную границу зоны полярных пустынь проводили по северным пределам распространения деревянистых форм, а также по северной границе ареалов таксонов разного таксономического ранга, например сем. *Cyperaceae*.

В нашей практике удалось дважды увидеть подтверждение значимости признаков, предложенных в свое время В. Д. Александровой (1971) для разграничения 2 зон. Критерий отсутствия в полярных пустынях осоковых и в частности осок *Carex stans* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* был оценен в Российской Арктике на северной части п-ова Челюскин, где при движении с севера на юг покров резко изменяется на широте 77 с. ш., что фиксируется при взгляде сверху с высоты полета вертолета из-за смены доминирующей окраски покрова (бурой на зеленую) из-за резкого возрастания обилия на зональной арене *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*, а в сырых биотопах — *C. stans* (подробнее см. соответствующий раздел в данной монографии). Другой критерий — заметное участие в растительном покрове кустарничков, оказался, по сути дела, единственным при попытке установить эту границу на северо-западном берегу о-ва Аксель-Хейберг в Канадском арктическом архипелаге в 1999 г. во время полета на маленьком вертолете (наблюдение Н. В. Матвеевой). В момент касания его колес земли, взгляда на растительность и обнаружения прижатых к поверхности грунта шпалер *Dryas integrifolia* было достаточным, чтобы принимать решение о том, что мы все еще находимся в пределах зоны тундр и о необходимости продолжать полет. И только отсутствие дриады заставило совершить длительную посадку, во время которой проверялись уже и другие критерии. К ним, кстати, можно отнести эвритопность и массовость мака, камнеломок и крупок, которые встречаются буквально на каждом квадратном дециметре. Диагностическим признаком, безусловно, можно считать и отсутствие (или крайне редкое присутствие единичных видов) в полярных пустынях сложноцветных — венца покрытосемянных, господствующих в южных биомах и еще вполне обычных в тундрах, на что также обращала внимание В. Д. Александрова (1983).

При явном предпочтении при зональном делении использовать именно сосудистые растения, среди критериев называли соотношение сосудистых и споровых растений (что рассмотрено выше) и участие последних (по числу и обилию видов) в сложении сообществ. В список таксонов, дифференцирующих зоны тундр и полярных пустынь, можно включить мхи, в первую очередь сфагновые. Сфагновые мхи в бореальном поясе северного полушария и в тундровой зоне — одно из самых богатых семейств мхов по числу видов и по участию в растительном покрове. Из 43 видов, известных для территории бывшего СССР, в Российском секторе Арктики встречаются 36 (Afonina, Czernyadjeva, 1995), что свидетельствует о соответствии этой группы умеренно экстремальным климатическим условиям тундровой зоны. Их отсутствие в полярных пустынях, несомненно, еще один серьезный аргумент в пользу самостоятельности этой зоны — единственной, где этой важнейшей группы мхов нет. Единичные находки на островах Северо-Восточная Земля (2 вида), Большевик (1) и Беннета (1) лишь подчеркивает суровость климатических условий, ограничивающих распространение этих споровых растений.

Участие печеночников в растительном покрове высоких широт ниже, чем мхов. Их меньше и по числу видов (примерное соотношение 1 : 3), и по обилию/покрытию. Однако на уровне отдельных таксонов и эта группа может быть привлечена для зональной диагностики. Так, *Ptilidium ciliare* — наиболее массовый

вид, содоминант в разных сообществах в тундровой зоне, в полярных пустынях отнесен к разряду редких. Напротив, характерный вид растительности снежников в тундрах — *Gymnomitrium coralloides*, например, на о-ве Большевик встречается повсеместно, в том числе в зональных сообществах, и местами покрывает сотни квадратных метров. На этом же острове, а также на о-ве Элллеф-Рингнес сплошные покровы на сырых подгорных шлейфах образуют несколько видов р. *Scapania*, а также *Marsupella arctica*. По своей биологии и отсюда — жизненной стратегии, печеночники не конкуренты, а эксплеренты, их удел занимать свободные ниши, например на обнаженном минеральном субстрате или скалах. Как наиболее древняя группа наземных организмов именно они, по-видимому, изначально заселяли минеральный субстрат суши, таким образом, обогащая его органикой и создавая основу для развития других поселенцев (Oostendorp, 1987; He-Nygren et al., 2004). Это же они осуществляют и в полярных пустынях. Кроме закрепления грунта, снижения его подвижности, лучшего прогревания, чему способствует темная окраска, накопления запасов органики, их покровы являются благоприятной средой для развития других споровых и сосудистых растений. В матах печеночника *Gymnomitrium coralloides* растут десятки видов, и в том числе под их тонкой коркой в ювенильном состоянии «выживают» мхи. Жизнеспособность печеночников позволяет им процветать на свободных субстратах полярных пустынь, в то время как в более южных, насыщенных жизнью, биомах их удел занимать ограниченное пространство. Уже в тундрах таких сплошных, на больших площадях, покровов печеночников, как в полярных пустынях, нет.

Протяженные и несколько более толстые покровы создают и листостебельные мхи. Таковые почти чистые ковры *Bryum cryophilum*, *Hygrophypnum polare* и *Oncophorus wahlenbergii* в пограничной среде вода-суша и облегчающие выходы камней «плащи» *Racomitrium lanuginosum* или его же подушки и кольца в полигональных и куртинных зональных сообществах. В местах длительного лежания снега ковры (почти чистые или в сочетании с лишайником *Cetrariella delisei*) образует *Hymenoloma (Dicranoweisia) crispula* — мох, который в тундровой зоне встречается исключительно в горах, а на о-ве Большевик растет в широком диапазоне условий, в том числе в зональных сообществах на водораздельных увалах. Обычные и в тундрах *Aulacomnium turgidum*, *Ditrichum flexicaule* и *Oncophorus wahlenbergii* только в полярных пустынях образуют чистые протяженные покровы или подушки. Преимущественно горный вид в пределах тундровой зоны *Andreaeae rupestris* var. *papillata* обычен в зональных сообществах полярных пустынь, где образует крупные подушки. Только в полярных пустынях в равнинных условиях обычны протяженные участки с очень тонким (2–3 мм) сплошным или несомкнутым покровом печеночников или мхов с единичными цветковыми растениями или вообще без последних.

Аналогичные изменения в обилии и экологии видов по сравнению с тундрами характерны в полярных пустынях и для лишайников. Почти чистые покровы (или вместе со мхами) образует на месте растаявших снежников темно-коричневый вид *Cetrariella delisei*. На Земле Франца-Иосифа и мысе Челюскин большие площади занимают сообщества с доминированием *Thamnotia vermicularis* var. *subuliformis*, а на о-ве Большевик — с *Siphula ceratites*, чего в тундровой зоне невозможно даже представить.

Все это — примеры того, что в полярных пустынях экология многих видов отличается от таковой в тундровой зоне. В результате в одном сообществе растут виды, которые южнее обитают в разных, и даже экологически контрастных местообитаниях, например, мох *Racomitrium lanuginosum* (в тундрах скорее вид

сухих бесснежных местообитаний) и печеночник *Gymnomitrium coralloides* (вид снежников). Многие виды тундровых снежников (*Saxifraga tenuis*, *S. foliolosa*, *S. hyperborea*, *Phippisia algida*, *Ranunculus sulphureus*) в полярных пустынях обычны в зональных сообществах в условиях среднего увлажнения и небольшой (до 20 см) высоты снежного покрова. Лишайник-ацидофил *Cetrariella delisei* бывает обильным на доломитах (например, на Мысе Челюскин). Один из самых ярких примеров — ива *Salix polaris*: в южных тундрах — редкий вид, приуроченный к снежникам; в типичных — достаточно постоянный и в зональных сообществах; в арктических — самый активный вид, растущий во всем спектре условий и доминирующий в зональных сообществах; в зоне полярных пустынь встречается локально, но в наиболее теплых местообитаниях. Все это укладывается в представление о скорее не об изменении, а о сохранении условий (при смене позиций в ландшафте), соответствующих требованиям видов, что в литературе описывалось как правило зональной смены стадий (Бей-Биенко, 1966), правило предвращения (Алехин, 1951), закон выравнивания среды (Чернов, 1975).

Подобные изменения в распределении видов в ландшафте, в их обилии, в совместном произрастании разных групп приводят к тому, что в полярных пустынях формируются сообщества, отличные от тундровых на всех уровнях синтаксономической иерархии: в системе Браун-Бланке от ассоциаций до союзов, порядков и классов (Elvebakk, 1985, 1990, 1994; Матвеева, 2006; Daniels et al., 2016), в отечественной классификационной системе — до типа растительности (Александрова, 1983).

* * *

Подводя итог анализа имеющихся на настоящий момент данных о таксономическом разнообразии растений и грибов в полярных пустынях северного полушария, можно сказать, что ее биоте присущи специфические как набор таксонов разного ранга, так и их соотношение. Для живого покрова полярных пустынь, когда-то выделенных по признаку «пустоты» территории и «простоты» организации живого покрова (Чернов и др., 2011), характерны свойственные только этой широтной полосе распределение видов и популяций в пространстве, набор синтаксонов, варьирование всех характеристик состава и структуры живого покрова в широтном и долготном направлениях, при одновременном проявлении циркумполярности многих аспектов. Все это подтверждает правомочность рассматривать самую северную полосу суши в качестве самостоятельной природной зоны.

SUMMARY

The object of the present study is the composition of organisms that can grow in the extreme environments of heat deficit at the edge of a global thermal gradient and forming under these conditions the plant cover with specific composition and structure.

The following values of species richness are presently known for the polar desert zone of the northern hemisphere: vascular plants — 122 species, mosses — 270, liverworts — 98, soil cyanoprokaryota and eukaryotic algae — 349, terrestrial lichens — 321, lichenicolous fungi — 108, agaricoid and aphylophoroid basidiomycetes — respectively 31 and 24, soil micromycetes — 129. It is worth to stress that these groups do not exhaust the diversity of plant world within the polar deserts. Obviously the polar desert biota contains much more forms of a microcosm (bacteria, protozoa, yeasts). The following groups are left out-

side of our analysis: air, water and epiphytic algae and cyanoprokaryota, epilithic lichens, endomycorrhizal and some other specific complexes of fungi. It is necessary to realize that only vascular plant taxonomic diversity has been ascertained completely (or close to it). The values of species richness for mosses, liverworts probably close to the limit, while the composition of lichens is set at 80-90%. All other cryptogams are urgently needed for the intensive study. Within the Arctic the changes in the biota composition is very uneven: with the increase of species richness and cenotic importance of some groups together the lowering of others. This is clearly evident in the polar desert compare to tundra the zone. The number of species of higher spore vascular plants (122) is 18 times less compare to 2183 ones known for the whole Arctic with following taxa absent in the polar desert: ferns, *Lycopodium* and *Selaginella* species, as well gymnosperms. The analogous figures for bryophytes (mosses and liverworts) species are 368 (270+98) of ~900 found in the Arctic. The most sensitive to the increase of climate extremity are vascular plants and basidiomycetes while bryophytes, lichens, soil algae and micromycetes are more tolerant.

Usually both in tundra and polar desert zone only three groups are being recorded, these are vascular plants, bryophytes, lichens which are responsible for the plant cover physiognomy used for various schemes of its differentiation and maps of different scales. The proportion of these groups within the polar desert zone is unique and differ of that in tundra zone. Our data clearly demonstrate that in extreme conditions at high latitudes vascular plants lose the leading role, which is characteristic for this group in the world flora. This is well seen on the proportion of species of each of these groups in the flora of the polar deserts of the total number of species of the relevant group in the world flora: 0.05% vascular (122 species from 250 000), 1.5% bryophytes (368 from 25 000), 1.8% lichens (about 350, including epylitic, from 20 000).

Classically zonal division was conducted according to the of plant cover characteristics. Floristic parameters are important for understanding the past and future state of vegetation under changing environment factors both global (climatic, orographic) and local (substrate humidity, erosion, in the Arctic solifluction and thermokarst) as well the man impact.

A historical view at the problem of the zonal division reveals such significant detail: the delimitation of zones was carried out mainly by two physiognomic signs of vegetation – first by life forms of vascular plants and, secondly, the vertical differentiation of zonal plant communities in which they dominate. The main life form involved as the main criterion were the woody plants. The polar desert is the only zone on the globe where this life form is absent and the plant cover is formed by herbs. For polar deserts, once determined on the basis of the “emptiness” of the territory and the “simplicity” of the living cover organization, the very character, and peculiar only to this latitudinal stripe, are the distribution of species and populations, the set of syntaxa as well the variation of all characteristics of the composition and structure of the plant cover in latitudinal and longitudinal directions, with manifestation of many circumpolar aspects.

БЛАГОДАРНОСТИ

ACKNOWLEDGEMENTS

Материалы, представленные и проанализированные в данной коллективной монографии, были получены на протяжении многих лет в рамках работы по планам НИР нескольких институтов Российской Академии Наук (РАН) и ряда программ (Президиума РАН, Уральского отделения РАН), и проектов (Российского фонда фундаментальных исследований, Национального научного фонда США (NSF):

Институт/ Ведомство/Учреждение/Фонд	Название программы	Номер/название темы/ проекта/экспедиции
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН		01201465701. Варьирование растительного покрова Крайнего Севера во времени и пространстве и факторы его определяющие.
		01201255616. Таксономическое разнообразие и экология мохообразных России.
		01201255601. Флористическое изучение лишайников Российской Федерации
		01201255604. Биоразнообразие и пространственная структура сообществ грибов и миксомицетов в природных и антропогенных экосистемах
		01201463206. Изменение разнообразия мохообразных и лишайников вдоль градиента тундровая зона — полярные пустыни в западноевропейском секторе Арктики и Кольской Субарктике
ПАБСИ КНЦ РАН		01201266702 «Типология и Продромус растительности Мурманской области»
Президиум РАН	Происхождение и эволюция биосферы	Исследование сообществ полярных пустынь как модели первичных наземных сообществ; Структура растительных сообществ и филогенез полярных пустынь и арктических тундр
	Биологическое разнообразие	Хорология видов и сообществ для диагностики единиц зонального деления и флористического и геоботанического районирования Арктики

Институт/ Ведомство/Учреждение/Фонд	Название программы	Номер/название темы/ проекта/экспедиции
Президиум РАН	Живая природа: современное состояние и проблемы развития	Разнообразие и динамика растительного покрова Арктики и механизмы его устойчивости; Инвентаризация биоразнообразия цианопрокариот российской Арктики и Субарктики;
РФФИ		97-04-48952, 97-04-48358-а, 00-04-49439, 03-04-49400, 07-04-00443, 10-04-01114, 10-04-01446-а, 10-04-01181-а, 13-04-00843, 13-04-90802, 14-04-01411_а, 14-04-31024 мол_а, 14-04-98810 р_север_а, 14-04-98818 р_север_а, 15-04-06346-а, 15-29-02662
УрО РАН	Программа фундаментальных исследований, выполняемых совместно с организациями СО и ДВО РАН	12-С-4-1002 «Водоросли наземных экстремальных местообитаний арктических и бореальных горных регионов России: разнообразие, структура сообществ, эко-физиологические аспекты функционирования в биогеоценозах»
ФЦП "Мировой океан" подпрограмма "Освоение и использование Арктики" («Финансирование деятельности российских организаций на архипелаге Шпицберген»)		Изучение флоры, растительности, почв и продуктивности в арктических сообществах архипелага Шпицберген
Национальный парк «Русская Арктика» Арктический и антарктический научно-исследовательский институт NSF, США	ПРООН/ГЭФ	КЭйРА-2012; «Первозданные моря: экспедиция ЗФИ-2013» Высокоширотная Арктическая экспедиция и Российская Антарктическая экспедиции. Экспедиции на острова Канадского арктического архипелага

Авторы благодарны своим коллегам из разных учреждений, которые участвовали в проведении экспедиций и/или в сборе материалов, предоставили фотографии, помогли при работе над рукописью. Вот их имена: Д. Ю. Большианов (С. -Петербург); О. А. Гвоздик и О. Л. Макарова (Москва); Н. А. Константинова (Кировск); Р. В. Ершов и М. В. Гаврило (Архангельск); А. С. Стенина, С. С. Шалыгин и И. В. Новаковская (Сыктывкар); О. Г. Добровольский (Норильск); С. В. Маленьких (Екатеринбург); А. Н. Шуман (Красноярск); Н. Kotiranta (Хельсинки); E. Ohenoja и U. Söderholm (Оулу); M. Skyerli (Тромсё); Ch. Bay (Копенгаген); E. M. Pfeiffer (Гамбург); Э. Баллестерос (Испания), D. A. Walker (Фэрбэнкс).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

REFERENCES

- Абрамов И. И.* 1963. Мхи Новосибирских островов // Тр. ААНИИ. Т. 224. С. 206–221.
- Абрамов И. И., Абрамова А. Л.* 1992. К бриофлоре острова Беннетта (Новосибирские острова) // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 28. С. 134–140.
- Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* 1961. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л. 715 с.
- Аверина И. М., Агапитов В. Г., Доронина Н. А., Жадринская Н. Г., Кручинин Ю. А., Рутилевский Г. Л., Сиско Р. К., Семенов И. В.* 1962. Северная Якутия (физико-географическая характеристика). Л. 280 с. (Тр. ААНИИ. Т. 236).
- Александрова В. Д.* 1950. О содержании понятия «полярная пустыня» // Природа. № 9. С. 34–36.
- Александрова В. Д.* 1956. Растительность южного острова Новой Земли между 70 56 и 72 12 с. ш. // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 2. С. 187–306.
- Александрова В. Д.* 1969. Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) // Проблемы ботаники. Л. Т. 11. С. 47–69.
- Александрова В. Д.* 1971. Принципы зонального деления Арктики и Антарктики // Бот. журн. Т. 56. № 1. С. 31–21.
- Александрова В. Д.* 1977а. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 188 с. (Комаровские чтения, 29).
- Александрова В. Д.* 1977б. Структура растительных группировок полярной пустыни о. Александры (Земля Франца-Иосифа) // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л. С. 26–36.
- Александрова В. Д.* 1979. Проект классификации растительности Арктики // Бот. журн. Т. 64. № 12. С. 1715–1730.
- Александрова В. Д.* 1981. Открытые растительные группировки полярной пустыни о. Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация // Бот. журн. Т. 66. № 5. С. 636–649.
- Александрова В. Д.* 1983. Растительность полярных пустынь СССР. Л. 142 с.
- Алексахина Т. И., Штина Э. А.* 1984. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М. 149 с.
- Алехин В. В.* 1951. Растительность СССР в основных зонах. 2-е изд. М. 512 с.
- Алехова Т. А., Александрова А. В., Загустина Н. А.* 2009. Микроскопические грибы на российском сегменте Международной космической станции // Микология и фитопатология. Т. 43. № 5. С. 377–387.
- Андреев М. П.* 1983. О лишайниках с Северной Земли // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 20. С. 139–141.
- Андреев М. П., Афонина О. М., Потемкин А. Д.* 1993. Мохообразные и лишайники островов Комсомолец и Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. Т. 78. № 2. С. 69–79.
- Андреева В. М.* 1998. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб. 352 с.
- Андреева В. М.* 2002. Почвенные неподвижные зеленые водоросли (Chlorophyta) острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 36. С. 3–5.
- Андреева В. М.* 2005. Неподвижные одноклеточные и колониальные зеленые водорос-

- ли (Chlorophyta) из грунтов плато Путорана (Среднесибирское плоскогорье) // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 39. С. 3–10.
- Андреева В. М. 2007. Почвенные неподвижные зеленые микроводоросли (Chlorophyta) Европейского Севера России // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 41. С. 3–14.
- Андреева В. М. 2008. Почвенные неподвижные зеленые микроводоросли (Chlorophyta) острова Элlef-Рингнес (Канадский арктический архипелаг) // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 42. С. 3–9.
- Андреева В. М., Чаплыгина О. Я. 2007. Почвенные неподвижные зеленые микроводоросли (Chlorophyta) Полярного Урала // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 41. С. 15–19.
- Арктическая флора СССР. 1960–1987. Л. Т. 1–10.
- Атлас Арктики. 1985. М. 204 с.
- Афонина О. М. 1989. Список листостебельных мхов Чукотского полуострова // Проблемы бриологии в СССР. Л. С. 5–29.
- Афонина О. М. 1999. К флоре листостебельных мхов острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 33. С. 171–179.
- Афонина О. М. 2002. Дополнения к флоре мхов архипелага Северная Земля // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 36. С. 203–210.
- Афонина О. М. 2004а. Дополнения к флоре мхов мыса Челюскин (полуостров Таймыр) // Бот. журн. Т. 89. № 10. С. 1612–1616.
- Афонина О. М. 2004б. Виды *Hypnum* секции *Natulosa* (Musci, Hypnaceae) в России // Arctoa. Т. 13. С. 9–28.
- Афонина О. М. 2004в. Конспект флоры мхов Чукотки. СПб. 260 с.
- Афонина О. М., Матвеева Н. В. 2002. Особенности флоры мхов полярных пустынь на примере острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Материалы междунар. совещ., посвящ. 90-летию со дня рождения Романа Николаевича Шлякова (20.06.1912) и Ивана Ивановича Абрамова (14.07.1912) (Санкт-Петербург, 4–6 ноября 2002 г.). СПб. С. 15–17.
- Афонина О. М., Матвеева Н. В. 2003. Мхи острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. Т. 88. № 9. С. 1–24.
- Афонина О. М., Чернядьева И. В. 1996. Итоги изучения флоры листостебельных мхов Русской Арктики // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 31. С. 151–167.
- Бабьева Е. Н., Сизова Т. П. 1983. Микромицеты в почвах арктикотундровых экосистем // Почвоведение. Т. 10. С. 98–101.
- Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. 2006. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив. 498 с.
- Бей-Биенко Г. Я. 1966. Смена местообитания наземными организмами как биологический принцип // Журн. общ. биол. Т. 27. № 1. С. 3–11.
- Берг Л. С. 1947. Географические зоны Советского Союза Т. 1. М. 397 с.
- Беркутенко А. Н. 1988. Капустные, или крестоцветные — *Brassicaceae* Burnett (*Cruciferae* Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л. Т. 3. С. 38–115.
- Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. 1979. Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С. 54–60.
- Бязров Л. Г. 1989. Лишайники // Бязров Л. Г., Ганболд Э., Губанов И. А., Узийхутаг Н. Флора Хангая. Л. С. 17–73.
- Вехов Н. В., Кулиев А. Н. 1996. Обзор флоры архипелага Новая Земля. М. 25 с. (Тр. Морской Арктич. компл. экспедиции /Российский НИИ культурного и природного наследия Минкультуры РФ и РАН, Фонд полярных исследований).
- Вехов Н. В., Кулиев А. Н. 1998. Лишайники, мохообразные и сосудистые растения полярных пустынь архипелага Новая Земля // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 103. Вып. 3. С. 44–49.
- Власов Д. Ю., Горбунов Г. А., Крыленко В. А., Лукин В. В., Сафронова Е. В., Сенкевич Ю. И. 2006. Микромицеты из районов расположения полярных станций в западной Антарктике // Микология и фитопатология. Т. 40. № 3. С. 202–211.
- Власов Д. Ю., Зеленская М. С., Кирицели И. Ю., Абакумов Е. В., Крыленков В. А.,

- Лукин В. В. 2012. Грибы на природных и антропогенных субстратах в Западной Антарктике // Микология и фитопатология. Т. 46. № 1. С. 20–26.
- Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори) / І. Ю. Костіков, П. О. Романенко, Е. М. Демченко и др. 2001. Київ. 300 с.
- Воронин Л. В. 1989. Грибы рода *Phoma* Sacc. из воды и рыб пресных водоемов // Микология и фитопатология. Т. 23. № 1. С. 19–27.
- Воронин Л. В. 2005. Грибы на растительных субстратах в малых озерах тундровой и лесной зоны Восточной Европы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 48 с.
- Гаврилова М. К. 1981. Современный климат и вечная мерзлота на континенте. Новосибирск. 112 с.
- Гецен М. В. 1985. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л. 166 с.
- Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. 1994. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург. 148 с.
- Говоруха Л. С. 1960. К микофлоре Земли Франца-Иосифа // Проблемы Арктики и Антарктики. Л. Вып. 3. С. 119–121.
- Говоруха Л. С. 1970. Остров Виктория // Советская Арктика. М. С. 359–363.
- Голубкова Н. С. 1981. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л. 200 с.
- Голубкова Н. С. 1983. Анализ флоры лишайников Монголии. Л. 248 с.
- Городков Б. Н. 1935. Растительность тундровой зоны СССР. М. ; Л. 142 с.
- Городков Б. Н. 1958а. Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М. ; Л. Вып. 3. С. 59–94.
- Городков Б. Н. 1958б. Почвенно-растительный покров острова Врангеля // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М. ; Л. Вып. 3. С. 5–58.
- Григорьев А. А. 1939. Опыт характеристики основных типов физико-географической среды. Ч. 3. Типы физико-географической среды арктического пояса // Проблемы физической географии. Т. 7. М. С. 3–54.
- Григорьев А. А. 1970. Типы географической среды. М. 468 с.
- Давыдов Д. А. 2005. Наземные цианобактерии восточного побережья Грен-фьорда (Западный Шпицберген) // Комплексные исследования природы Шпицбергена. Вып. 5. Апатиты. С. 377–382.
- Давыдов Д. А. 2008. Цианопрокариоты полярных пустынь Земли принца Оскара (о. Северо-Восточная Земля, Шпицберген) // Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики. Вып. 8. Материалы междунар. науч. конф. М. С. 85–90.
- Давыдов Д. А. 2009. Цианопрокариоты, участвующие в зарастании моренных отложений в долине ледника Альдегонда (Западный Шпицберген) // Проблемы морской палеоэкологии и биогеографии в эпоху глобальных изменений. Материалы VII Всерос. школы по морской биологии и IX междунар. науч. конф. «Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген» (Мурманск, 12–14 ноября 2009 г.). М. С. 223–228.
- Давыдов Д. А. 2010а. Суанорокариота Шпицбергена, состояние изученности флоры // Бот. журн. Т. 95. № 2. С. 169–176.
- Давыдов Д. А. 2010б. Дополнение к флоре цианопрокариот полярных пустынь Земли Принца Оскара (о. Северо-Восточная Земля, Шпицберген) // Материалы X междунар. науч. конф. «Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген» (Мурманск, 27–30 октября 2010 г.). М. С. 374–376.
- Давыдов Д. А. 2010в. Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. М. 184 с.
- Давыдов Д. А. 2010г. Особенности географического распределения и анализа цианопрокариот (Суанорокариота / Суанобактерия) на примере биоты Мурманской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 115. Вып. 4. С. 43–54.
- Давыдов Д. А., Патова Е. Н. 2009. База данных Суанорокариота европейской части Российской Арктики и прилегающих районов. http://ib.komisc.ru/add/j2/index.php?option=com_wrapper&Itemid=211 (Дата обращения: 16.10.2015).
- Дервиз-Соколова Т. Г. 1966. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и

- Salix phlebophylla* Anderss. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 71. № 2. С. 28–38.
- Дервиз-Соколова Т. Г. 1982. Морфология ив северо-востока СССР в связи с проблемами жизненной формы покрытосеменных растений: Автореф. дис ... д-ра биол. наук. М. 53 с.
- Домбровская А. В. 1996. Род *Stereocaulon* на территории бывшего СССР. СПб. 270 с.
- Егорова Л. Н. 1986. Почвенные грибы Дальнего Востока. Л. 345 с.
- Ежов О. Н., Гаврило М. В., Змитрович И. В. 2014. Грибы архипелага Земля Франца-Иосифа // Тр. Кольского научного центра РАН. Океанология. № 4. Вып. 2. С. 288–299.
- Ежов О. Н., Еришов Р. В., Змитрович И. В. 2012. О находках базидиомицетов в условиях арктической пустыни (Земля Франца-Иосифа) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 117. Вып. 4. С. 81–83.
- Еленкин А. А. 1909. Лишайники полярного побережья Сибири // Зап. Импер. Акад. наук (физ.-мат. отд.). СПб. Т. 27. № 1. С. 1–53.
- Еленкин А. А. 1938. Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть. Вып. 1. М.; Л. 985 с.
- Еленкин А. А., Савич В. П. 1912. Лишайники, собранные И. В. Палибининым в плавании ледокола «Ермак» в Северном Ледовитом океане в 1901. Юрьев. С. 71–100.
- Жданова Н. Н. 2013. Микобиота Украинского полесья. Последствия Чернобыльской катастрофы. Киев. 383 с.
- Жданова Н. Н., Захарченко В. А., Артушкова Л. В. 2001. Состояние микобиоты загрязненных радионуклидами почв зоны отчуждения Чернобыльской атомной электростанции через 14 лет после аварии // Микология и фитопатология. Т. 35. № 6. С. 1–9.
- Жукова А. Л. 1972. К флоре печеночных мхов островов Хейса, Гукера и Солсбери из архипелага Земля Франца-Иосифа // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 9. С. 307–310.
- Жукова А. Л. 1973а. Флористический анализ печеночных мхов *Hepaticae* Земли Франца-Иосифа // Бот. журн. Т. 58. № 4. С. 528–539.
- Жукова А. Л. 1973б. Печеночные мхи полярных пустынь Земли Франца-Иосифа: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 141 + XIV с.
- Жукова А. Л. 1973в. Печеночные мхи о. Рудольфа (Архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 10. С. 272–277.
- Жукова А. Л. 1979. К флоре печеночных мхов Арктики. Полуостров Челюскин // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 16. С. 196–201.
- Жукова А. Л., Матвеева Н. В. 2000. Печеночники Таймыра // Бот. журн. Т. 85. № 11. С. 42–62.
- Журбенко М. П. 1998. Лихенофильные грибы: их опознание и использование в изучении лишайников // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 32. С. 28–40.
- Журбенко М. П. 2000. Лишайники и лихенофильные грибы Путоранского заповедника // Флора и фауна заповедников. Вып. 89. 55 с.
- Журбенко М. П. 2009. Лихенофильная микота Арктики: незаметное изобилие // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сб., посвящ. 75-летию акад. Ю. И. Чернова. М.; София. С. 224–231.
- Журбенко М. П. 2010. Лихенофильные грибы российской Арктики: Дис. д-ра биол. наук. СПб. 353 с.
- Журбенко М. П., Вехов Н. В. 2001. Лишайники на обнаженной древесине построек архипелага Новая Земля и острова Вайгач // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 34. С. 126–134.
- Журбенко М. П., Гаврило М. В. 2005. Лишайники острова Октябрьской Революции (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. Т. 90. № 8. С. 1173–1184.
- Журбенко М. П., Матвеева Н. В. 2006. Напочвенные лишайники острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. Т. 91. № 10. С. 1457–1484.
- Звягинцев Д. Г. 1991. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М. 303 с.
- Змитрович И. В., Спириш В. А. 2005. Экологические аспекты видообразования у высших грибов // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. № 6. С. 46–68.
- Игнатова Е. А. 2005. О распространении видов *Dicranum* с трубчато свернутыми

- листьями в России // Актуальные проблемы бриологии. Сб. статей по материалам междунар. совещ., посвящ. 90-летию со дня рождения А. Л. Абрамовой. СПб. С. 95–101.
- Исаченко А. Г. 1985. Ландшафты СССР. Л. 320 с.
- Казанский А. Ф. 1932. К микофлоре Новой Земли // Тр. Полярной комиссии АН СССР. № 7. С. 79–108.
- Каратыгин И. В., Нездойминого Э. Л., Новожилов Ю. К., Журбенко М. П. 1999. Грибы Российской Арктики. Аннотированный список видов. СПб. 212 с.
- Картушин В. М. 1963. О растительности о. Беннета // Тр. Арктич. и Антарктич. ин-та. Т. 223. С. 177–179.
- Кирицели И. Ю. 2001. Микромицеты почв в районе бухты Солнечная (остров Большевик, архипелаг Северная земля) // Микология и фитопатология. Т. 35. № 6. С. 22–28.
- Кирицели И. Ю. 2007. Почвенные микромицеты полярных пустынь острова Эллеф-Рингнес (Канадский арктический архипелаг) // Микология и фитопатология. Т. 41. № 3. С. 217–225.
- Кирицели И. Ю. 2009. Микромицеты в почвах полярных пустынь // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сб., посвящ. 75-летию акад. Ю. И. Чернова. М.; София. С. 232–250.
- Кирицели И. Ю. 2010. Микромицеты из почв и грунтов о. Северо-Восточная Земля (архипелаг Шпицберген) // Микология и фитопатология. Т. 44. № 2. С. 116–125.
- Кирицели И. Ю., Томиллин Б. А. 1997. Почвенные микромицеты архипелага Северная Земля // Микология и фитопатология. Т. 31. № 6. С. 1–6.
- Кирицели И. Ю., Власов Д. Ю., Абакумов Е. В., Гиличинский Д. А. 2010. Разнообразие и ферментативная активность микромицетов из слабо развитых почв Береговой Антарктики // Микология и фитопатология. Т. 44. № 5. С. 387–397.
- Кожевников Ю. П. 1996. Род *Draba* L. (*Brassicaceae*) на полуострове Таймыр // Новости сист. высш. раст. Т. 30. С. 79–96.
- Комулайнен С. Ф. 2004. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. Петрозаводск. 182 с.
- Конорева Л. А. 2013. Редкие виды лишайников острова Северо-Восточная Земля (NORDAUSTLANDET), архипелаг Шпицберген // Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана. Материалы всерос. конф. Сыктывкар. С. 222–224. [<http://ib.komisc.ru/add/conf/tundra>].
- Королёва Н. Е., Константинова Н. А., Белкина О. А., Давыдов Д. А., Лихачёв А. Ю., Савченко А. Н., Урбанавичене И. Н. 2008. Флора и растительность восточного побережья Грен-фьорда. Апатиты. 112 с.
- Короткевич Е. С. 1958. Растительность Северной Земли // Бот. журн. Т. 43. № 5. С. 644–663.
- Короткевич Е. С. 1972. Полярные пустыни. Л. 420 с.
- Косинская Е. К. 1933. Критический список пресноводных водорослей, собранных В. П. Савичем в Арктической правительственной экспедиции 1930 г. // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. Л. Вып. 1. С. 35–51.
- Костилов И. Ю. 1991. К вопросу о зональных особенностях состава почвенных водорослей // Альгология. Т. 1. № 4. С. 5–22.
- Котлов Ю. В. 1993. Лишайники, собранные на птичьей колонии в северо-западной части острова Большевик (Северная Земля) // Бот. журн. Т. 78. № 8. С. 34–36.
- Кочкина Г. А., Иванушкина Н. Е., Акимов В. Н., Гиличинский Д. А., Озерская С. М. 2007. Галосихротолерантные грибы рода *Geotusces* из криопэггов и морских отложений Арктики // Микробиология. Т. 76. № 1. С. 39–47.
- Кошелева И. Г., Новичкова Л. Н. 1958. О пятнистых тундрах Западной Сибири и их альгофлоре // Бот. журн. Т. 43. № 10. С. 1478–1485.
- Крисс А. Е. 1940. О микробах в вечной мерзлоте // Микробиология Т. 9. № 1. С. 9–10.
- Крисс А. Е. 1947. Микроорганизмы тундровых и полярно-пустынных почв Арктики // Микробиология. Т. 16. № 5. С. 437–448.
- Кулаков В. Г. 2002. Кустистые и листоватые лишайники Нижнего Поволжья. Волго-

- град. 125 с.
- Ладыженская К. И., Жукова А. Л. 1972. Редкий вид *Orthocaulis elongatus* (Lindb.) Evans впервые во флоре печеночных мхов СССР // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 9. С. 304–307.
- Лазаренко А. С. 1956. Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журн. Т. 13. № 1. С. 31–40.
- Макрый Т. В. 1990. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск. 198 с.
- Матвеева Н. В. 1979. Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С. 5–27.
- Матвеева Н. В. 1998. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб. 220 с. (Тр. БИН РАН. Вып. 21).
- Матвеева Н. В. 2002. Ассоциация *Dicranoweisia-Deschampsietum* ass. nov. в поясе холодных гольцовых пустынь плато Путорана (Среднесибирское плоскогорье) // Растительность России. № 3. С. 32–41.
- Матвеева Н. В. 2006. Растительность южной части острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Растительность России. № 8. С. 3–87.
- Матвеева Н. В. 2007. Гетерогенность растительного покрова в Арктике и подходы к ее типизации // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Пленарные лекции. Петрозаводск. С. 212–225.
- Матвеева Н. В. 2009. Видовое разнообразие растительных сообществ в Арктике // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сб., посвящ. 75-летию акад. Ю. И. Чернова. М.; София. С. 190–208.
- Матвеева Н. В. 2010. Северо-Восточная Земля – экстремальный вариант зоны полярных пустынь // Природа шельфов и архипелагов Европейской Арктики. Комплексные исследования природы Шпицбергена: материалы междунар. науч. конф. (Мурманск, 27–30 октября 2010 г.). Вып. 10. М. С. 217–221.
- Матвеева Н. В. 2014. (Рецензия). С. С. Холод. Зональность в растительном покрове острова Врангеля: синтаксономический подход. Растительность России. 2013. № 23. С. 89–121 // Растительность России. № 25. С. 116–123.
- Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. 2002. Надземная продуктивность цветковых растений в сообществах полярных пустынь и их высотных аналогов // Бот. журн. Т. 87. № 4. С. 71–83.
- Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. 2006. Флора сосудистых растений зоны полярных пустынь в циркумполярном масштабе // Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере. Материалы междунар. конф., Кировск, 26–30 августа 2006 года. Т. I. Кировск. С. 122–125.
- Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. 2008. Анализ флоры сосудистых растений острова Большевик (Северная Земля) // Бот. журн. Т. 93. № 3. С. 369–392.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. 1976. Полярные пустыни полуострова Таймыр // Бот. журн. Т. 61. № 3. С. 297–321.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. 1978. Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр, 2. Структура сообществ // Бот. журн. Т. 63. № 1. С. 3–15.
- Мелехин А. В., Давыдов Д. А., Шалыгин С. С., Боровичев Е. А. 2013. Общедоступная информационная система по биоразнообразию цианопрокариот и лишайников CRIS (Cryptogamic Russian Information System: <http://krabg.ru/cyanopro/>) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 118. Вып. 6. С. 51–56.
- Методы экспериментальной микологии. 1982. Киев. 550 с.
- Мухин В. А., Котиранта Х. 2001. Биологическое разложение и структура арктических рудеральных сообществ ксилобионтных базидиальных грибов // Микология и фитопатология. Т. 35. Вып. 2. С. 19–25.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М. 178 с.
- Нездойминого Э. Л. 1982. Грибы рода *Galerina* Earle из полярных пустынь и арктических тундр Советского Союза // Микология и фитопатология. Т. 16. Вып. 3. С. 208–211.
- Нездойминого Э. Л. 2002. Агарикоидные макромицеты архипелагов Земля Франца-Иосифа и Северная Земля // Микология и фитопатология. Т. 36. Вып. 1. С. 35–42.
- Николаев Ю. А. 2004. Внеклеточные факторы адаптации бактерий к неблагоприятным условиям среды // Прикладная биохимия и микробиология. Т. 40. № 4. С. 387–397.
- Новичкова-Иванова Л. Н. 1963. Смены синузид почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа // Бот. журн. Т. 48. № 1. С. 42–53.
- Новичкова-Иванова Л. Н. 1980. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л. 256 с.
- Новожилов Ю. К., Шнитлер М., Стефенсон С. Л. 1989. Анализ разнообразия миксомицетов субарктических и арктических районов России // Микология и фитопатология. Т. 32. С. 27–33.
- Новожилов Ю. К., Шнитлер М., Стефенсон С. Л. 2009. Географические и экологические закономерности формирования комплексов миксомицетов в арктических и аридных районах // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сб., посвящ. 75-летию акад. Ю. И. Чернова. М.; София. С. 209–223.
- Одаз А. М. 1994. Экосистемы суши. Растительность архипелага // Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа (архипелаг и шельф). Апатиты. С. 43–73.
- Озерская С. М., Кочкина Г. А., Иванушкина Н. Е. 2008. Структура комплексов миксомицетов в многолетнемерзлых грунтах и криопэгах Арктики // Микробиология. Т. 77. № 4. С. 542–550.
- Окнер А. Н. 1974. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Л. Вып. 2. 283 с.
- Определитель лишайников России / ред. Н. С. Голубкова. 1996–2008. СПб. Вып. 6–10.
- Определитель лишайников СССР. 1971. Л. Вып. 1. 410 с.; 1978. Вып. 5. 303 с.
- Палибин И. В. 1903. Ботанические результаты плавания ледокола «Ермак» в Северном Ледовитом океане летом 1901 г. // Изв. Имп. Бот. сада. Т. 2. 128 с.
- Паринкина О. М. 1989. Микорофлора тундровых почв. Л. 136 с.
- Патова Е. Н. 2004. Суанопхита в водоемах и почвах восточноевропейских тундр // Бот. журн. Т. 89. № 9. С. 1403–1419.
- Патова Е. Н., Белякова Р. Н. 2006. Наземные Суанoprokaryota острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Новости сист. низш. раст. Т. 40. С. 83–91.
- Патова Е. Н., Гецен М. В., Сивков М. Д. 2000. *Nostoc commune* (Суанопхита) в тундрах российского сектора Арктики // Бот. журн. Т. 85. № 1. С. 71–80.
- Перминова Г. Н. 1990. Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока. Киров. 41 с. (Деп. в ВИНТИ 03.08.90, № 4471-В90.)
- Пийн Т. Х. 1979. Напочвенные лишайники мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С. 61–73.
- Поле Р. 1914. Новые и критические виды и формы азиатских *Draba*. I // Изв. Имп. Бот. сада Петра Великого. Т. XIV. Вып. 4–6. С. 462–473.
- Потёмкин А. Д. 1990. Анализ модификационной изменчивости печеночных мхов полуострова Ямал // Тр. 3-й молодеж. конф. ботаников г. Ленинграда. Ленинград. С. 235–254. (Деп. в ВИНТИ 14.11.90, № 5700-В90.)
- Потёмкин А. Д. 1999. К флоре печеночных мхов острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 33. С. 185–190.
- Потемкин А. Д. 2004. Первые данные о печеночниках (Нератисае) острова Октябрьской Революции (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. Т. 89. № 8. С. 1364–1369.
- Потёмкин А. Д. 2007. *Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta* – особые пути гаметофитного направления эволюции высших растений // Бот. журн. Т. 92. № 11. С. 1625–1651.
- Потемкин А. Д., Матвеева Н. В. 2004. Печеночники острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. Т. 89. № 10. С. 18–36.
- Потёмкин А. Д., Софронова Е. В. 2009. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб. 368 с.
- Саватюгин Л. М., Дорожкина М. В. 2012. Архипелаг Земля Франца-Иосифа: история, имена и названия. СПб. 484 с.
- Савич Л. И. 1932. Мхи Земли Франца-Иосифа, собранные И. М. Ивановым во время полярной экспедиции 1929 г. на л/п «Г. Седов» // Тр. Всес. Аркт. ин-та. Л. Т. 2. С. 63–79.
- Савич Л. И. 1936. Мхи архипелага Земли Франца-Иосифа, Северной Земли и о. Визе,

- собранные В. П. Савичем во время полярной экспедиции 1930 г. на ледоколе «Г. Седов» // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. Вып. 3. С. 505–578.
- Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. Н. 1970. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л. 824 с.
- Самарский М. А., Соколова М. В., Журбенко М. П., Афонина О. М. 1997. О флоре и растительности острова Жохова (Новосибирские острова) // Бот. журн. Т. 82. № 4. С. 62–70.
- Сафронова И. Н. 1976. К флоре и растительности о. Октябрьской Революции (архипелаг Северная Земля) // Биологические проблемы Севера. VII симпозиум. Ботаника. Петрозаводск. С. 191–193.
- Сафронова И. Н. 1979. Сосудистые растения мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С. 50–53.
- Сафронова И. Н. 1981а. О флоре и растительности о. Гукера и о. Мейбел (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Биологические проблемы Севера. VIII симпозиум. Сыктывкар. С. 44.
- Сафронова И. Н. 1981б. Флора о. Октябрьской Революции // Тр. ААНИИ. Т. 367. С. 142–150.
- Сафронова И. Н. 1983. Материалы к флоре островов Мейбел и Гукера (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Бот. журн. Т. 68. № 4. С. 513–519.
- Сафронова И. Н. 1986. О растительности островов Мейбел и Гукера // Природные комплексы Арктики и вопросы их охраны. Л. С. 51–63.
- Сафронова И. Н. 1993. О флоре острова Большевик (архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. Т. 78. № 2. С. 79–84.
- Сафронова И. Н. 2001. Новые сведения о флоре и растительности о. Большевик (архипелаг Северная Земля) // Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера. Апатиты. С. 32–33.
- Сафронова И. Н., Ходачек Е. А. 1989. О флоре и растительности островов Андрея, Уединения и Визе (Северный Ледовитый океан) // Бот. журн. Т. 74. № 7. С. 1003–1011.
- Сдобникова Н. В. 1986. Почвенные водоросли в южных тундрах Таймыра // Южные тундры Таймыра. Л. С. 68–79.
- Северин С. А. 1909. Бактериальное население нескольких образцов почв из далекого севера (г. Обдорск и полуостров Ямал) // Вестн. Моск. бактериолого-агрономич. станции. № 15. С. 116–128.
- Седельникова Н. В. 1985. Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск. 179 с.
- Седельникова Н. В. 1990. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск. 173 с.
- Седельникова Н. В. 1993. Лишайники Салаира // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск. С. 33–78.
- Седельникова Н. В. 2001а. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск. 190 с.
- Седельникова Н. В. 2001б. Лишайники // Флора и растительность Катунского заповедника (Горный Алтай) / ред. В. П. Седельников. Новосибирск. С. 228–277.
- Секретарева Н. А. 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. 129 с.
- Семенов И. В. 1968. О закономерностях дифференциации природных условий островов Советской Арктики // Тр. Арктич. и Антарктич. ин-та. Т. 285. С. 74–85.
- Сиско Р. К. 1970. Новосибирский архипелаг // Советская Арктика. М. С. 422–452.
- Смирнова Н. В. 1978. Почвенные микромицеты в экстремальных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 23 с.
- Старобогатов Я. И. 1985. Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Сер. Геология. Т. 20. С. 1–92.
- Сушкина Н. Н. 1932. К изучению микрофлоры почв дельты р. Лены // Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР. № 6. С. 28–34.
- Терехова В. А. 2007. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М. 215 с.
- Тишков А. А. Первичные сукцессии в арктических тундрах западного побережья Шпицбергена (Свалбард) // Изв. АН СССР. № 3. С. 99–105.
- Толмачев А. И. 1923. О европейских расах *Papaver radicum* Rottb. // Ботан. материалы Гербария Главного Ботанического сада. Т. 4. Вып. 11/13. С. 1–10.
- Толмачев А. И. 1931. Материалы для флоры европейских арктических островов // Журн. Рус. ботан. о-ва. Т. 16. № 5-6. С. 459–472.
- Толмачев А. И. 1932. Новые растения Таймырской флоры // Тр. Бот. музея АН СССР. Вып. XXIV. Л. С. 269–273.
- Толмачев А. И. 1936. Обзор флоры Новой Земли // Arctica. № 4. С. 143–178.
- Толмачев А. И. 1959. К флоре острова Беннета // Бот. журн. Т. 44. № 4. С. 543–545.
- Толмачев А. И., Шухтина Г. Г. 1974. Новые данные о флоре Земли Франца-Иосифа // Бот. журн. Т. 59. № 2. С. 275–279.
- Турай Т. И., Турай А. В., Гамалий Н. И., Бойко Т. Ю. 2010. Влияние ионизирующего излучения в низких дозах на *Cladosporium cladosporioides* (Fres.) de Vries // Иммунология, аллергология, инфектология. № 1. С. 230–231.
- Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. 1998. Лишайники Байкальского заповедника // Флора и фауна заповедников. Вып. 68. 53 с.
- Урбанавичюс Г. П. 2001. Род *Brodoa* Goward в России // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 34. С. 195–206.
- Феофилова Е. П. 2004. Биохимическая адаптация мицелиальных грибов к стрессовым воздействиям // Тр. Ин-та микробиологии им. С. Н. Виноградского. Вып. 12. С. 397–409.
- Флеров Б. К. 1925. Пресноводные водоросли Белушье полуострова на Новой Земле // Тр. Пловучего Морск. ин-та. Т. 1. Вып. 12. С. 13–48.
- Флора тундровой зоны Якутии. 1991 / Егорова А. А., Васильева И. И., Степанова Н. А., Фесько Н. Н. Якутск. 186 с.
- Херманссон Я., Пыстина Т. Н., Ове-Ларссон Б., Журбенко М. П. 2006. Лишайники и лишенофильные грибы Печоро-Илычского заповедника // Флора и фауна заповедников. Вып. 109. 79 с.
- Ходачек Е. А. 1986. Основные растительные сообщества западной части острова Октябрьской Революции (Северная Земля) // Бот. журн. Т. 71. № 12. С. 1628–1638.
- Ходосовцев О. С. 1999. Лишайники причерноморских степей Украины. Київ. 236 с.
- Холод С. С. 2013. Зональность в растительном покрове острова Врангеля: синтаксономический подход // Растительность России. № 23. С. 89–121.
- Цвелев Н. Н. 1974. Новые таксоны злаков (*Poa* spp.) // Новости сист. высш. раст. Л. Т. 11. С. 70–74.
- Цвелев Н. Н. 1976. Злаки СССР. Л. 788 с.
- Чернов Ю. И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М. 220 с.
- Чернов Ю. И. 1978. Структура животного населения Субарктики. М. 167 с.
- Чернов Ю. И. 1984. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филогенез. М. С. 154–174.
- Чернов Ю. И. 1988. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. журн. Т. 66. № 7. С. 1032–1044.
- Чернов Ю. И. 2004. Животный мир полярной пустыни на плато острова Девон (Канадский арктический архипелаг) // Зоол. журн. Т. 83. № 5. С. 604–614.
- Чернов Ю. И. 2008. Экология и биогеография. Избранные работы. М. 580 с.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. 1979. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С. 166–200.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. 1983. Таксономический состав арктической флоры и адаптации растений к условиям тундровой зоны // Журн. общ. биол. Т. 44. № 2. С. 187–200.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. 2002. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Успехи соврем. биол. Т. 122. № 1. С. 26–45.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В., Макарова О. Л. 2011. Полярные пустыни — на пределе жизни // Природа. № 9. С. 31–43.
- Чернов Ю. И., Стриганова Б. Р., Ананьева С. И., Кузьмин Л. Л. 1979. Животный мир

- полярной пустыни мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С. 35–49.
- Чернядьева И. В. 1992. К бриофлоре архипелага Земля Франца-Иосифа // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 28. С. 156–161.
- Чернядьева И. В. 2003. Род *Hygrohypnum* (*Amblystegiaceae*, Musci) в России // Арктоа. Т. 12. С. 25–58.
- Чернядьева И. В., Потемкин А. Д., Холод С. С. 2015. К флоре мохообразных (Bryophyta, Marchantiophyta) острова Нортбрук (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Новости сист. низш. раст. Т. 49. С. 387–398.
- Чуракова Е. Ю., Сидорова О. В., Менников Д. С., Ершов Р. В. 2014. Конспект флоры сосудистых растений архипелага Земля Франца-Иосифа // Вестн. Северного (Арктического) федерального ун-та. Сер. Естественные науки. Вып. 2. С. 94–101.
- Ширшов П. П. 1935. Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // Тр. ААНИИ. Л. Т. 14. С. 73–162.
- Ширяев А. Г. 2011. Пространственная структура биоты клавариоидных грибов тундровой зоны Таймыра // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 45. С. 133–145.
- Ширяев А. Г. 2012. Микобиота Арктики: возможно ли предсказать структуру по биоклиматическим параметрам? // Человек и Север: антропология, археология, экология: Материалы Всерос. конф. Вып. 2. Тюмень. С. 419–421.
- Ширяев А. Г. 2013. Пространственная гетерогенность видового состава комплекса клавариоидных грибов евразийской Арктики // Сиб. экол. журн. Вып. 4. С. 495–505
- Ширяев А. Г., Михалева Л. Г. 2013. Афиллофоровые грибы (Basidiomycota) тундр и лесотундр дельты реки Лены и Новосибирских островов (Арктическая Якутия) // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 47. С. 155–166.
- Ширяев А. Г., Мухин В. А., Котиранта Х., Ставищенко И. В., Арефьев С. П., Сафонов М. А., Косолапов Д. А. 2012. Изучение биоразнообразия афиллофоровых грибов на Урале // Биоразнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий. Тр. междунар. конф. Екатеринбург. С. 311–313.
- Шляков Р. Н. 1980. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 3. Печеночники: Лофозиевые, Мезоптихиевые. Л. 188 с.
- Штина Э. А., Голлербах М. М. 1976. Экология почвенных водорослей. М. 144 с.
- Штина Э. А., Кабиров Р. Р., Хайбуллина Л. С., Гайсина Л. А., Сугачкова Е. В., Фазлутдинова А. И. 1998. Список водорослей, обнаруженных в почвах на территории бывшего СССР. М. 31с. (Деп. в ВИНТИИ 18.12.98. № 3759-B98).
- Юрцев Б. А. 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л. 94 с.
- Юрцев Б. А. 1968. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л. 235 с.
- Юрцев Б. А., Камелин Р. В. 1991. Основные понятия и термины флористики: Учеб. пособие по спецкурсу. Пермь. 80 с.
- Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. 1978. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л. С. 9–104.
- Ярушина М. И. 2004. Водоросли // Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург. С. 18–56.
- Adams B. J., Bardgett R. D., Ayres E., Wall D. H., Aislabie J., Bamforth S., Bagagli R., Cary C., Cavacini P., Connell L., Convey P., Fell J. W., Frati F., Hogg I., Newsham K., O'Donnell A., Russell N., Seppelt R., Stevens M. I. 2006. Synthesis of soil biodiversity and ecosystem functioning in Victoria Land, Antarctica // Soil Biol. Biochem. Vol. 38. P. 3001–3002.
- Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. 1995. Mosses of the Russian Arctic: checklist and bibliography // Arctoa. Vol. 5. P. 99–142.
- Ahti T. 1964. Macrolichens and their zonal distribution in boreal and arctic Ontario, Canada // Ann. Bot. Fennici. Vol. 1. P. 1–35.
- Aiken S. G., Dalkwitz M. J., Consaul L. L., McJannet C. L., Boles R. L., Argus G. W., Gillett J. M., Scott P. J., Elven R., LeBlanc M. C., Gillespie L. J., Brysting A. K., Solstad H., Harris J. G. 2007. Flora of the Canadian Arctic Archipelago: descriptions, illustrations, identification, and information Retrieval. [CD-ROM]. NRC Research Press, Ottawa,

- Ontario.
- Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 9th ed. 2001 / Eds.: P. M. Kirk et al. CAB International. 655 p.
- Akiyama M. 1967. On some Antarctic terrestrial and subterranean algae from the Ongul Island, Antarctica // Antarctic Res. (Tokyo). N 32. P. 71–77.
- Ali S. H., Alias S. A., Siang H. Y., Smykla J., Pang K. L., Guo S. Yu., Convey P. 2013. Studies on diversity of soil microfungi in the Hornsund area, Spitsbergen // Pol. Polar Res. Vol. 34. N 1. P. 39–54.
- Alias S. A. 2005. Occurrence of filamentous microfungi and effects of nutrient, pH temperature and salinity on growth of selected Antarctic soil fungi from Windmill Islands // Materials of XVII International Botanical Congress. Vienna. P. 66–67.
- Almqvist E. 1879. Lichenologiska iakttagelser pe Sibiriens nordkust // Öfvers. Kongl. Vet.-Akad. Förhandl. N. 9. S. 29–59.
- Alstrup V. 2004. New records in distribution of lichens and lichenicolous fungi // Graphis Scripta. Vol. 16. N 2. P. 46–57.
- Alstrup V., Olech M. 1993. Lichenicolous fungi from Spitsbergen // Pol. Polar Res. Vol. 14. N 1. P. 33–42.
- Arenz B. E., Blanchette R. A. 2011. Distribution and abundance of soil fungi in Antarctica at sites on the Peninsula, Ross Sea Region and McMurdo Dry Valleys // Soil Biol. Biochem. Vol. 43. N 2. P. 308–315.
- Arnell H. 1918. Die Moose der Vega Expedition // Ark. Bot. Bd. 15. H. 5. S. 1–111.
- Arnell S., Mårtensson O. 1959. A contribution to the knowledge of the bryophyte flora of W. Spitsbergen and Kongsfjorden (Kings Bay, 79° N) in particular // Ark. Bot. Vol. 4. N 6. P. 104–164.
- Baxter C. J., Magan N., Lane B., Wildman H. G. 1998. Influence of water activity and temperature on in vitro growth of surface cultures of a *Phoma* sp. and production of the pharmaceutical metabolites, squalestatins S1 and S2 // Appl. Microbiol. Biotechnol. Vol. 49. N 3. P. 328–332.
- Bay Ch. 1997. Floristical and ecological characterization of the polar desert zone of Greenland // J. Veg. Sci. Vol. 8. N 5. P. 685–696.
- Bednarek-Ochyra H. 2006. A taxonomic monograph of moss genus *Codriophorus* P. Beauv (*Grimmiaceae*). Kraków. 276 p.
- Belkina O. A., Likhachov A. Yu. 2013. Mosses of the Oskar Land (Nordaustlandet, Svalbard) // Arctoa. Vol. 22. P. 27–34.
- Bell K. L., Bliss L. C. 1980. Plant reproduction in a high Arctic environment // Arctic Alpine Res. Vol. 12. N 1. P. 1–10.
- Bergero R., Girlanda M., Varese G. C., Intili D., Luppi A. M. 1999. Psychrooligotrophic fungi from Arctic soils of Franz Joseph Land // Polar Biol. Vol. 21. N 6. P. 361–368.
- Berggren S. 1875. Musci et Hepaticae Spetsbergenses. Bericht über die Untersuchung der Moosflora Spitzbergensis und Beeren-Eilands während der Schwedischen Expeditionen 1864 und 1868, und Verzeichniss der dort gesammelten Arten // Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 13. H. 7. S. 1–103.
- Berkeley M. J. 1880. On the fungi of the arctic expedition. Enumeration of Fungi collected during the Arctic Expedition, 1875–76 // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 17. P. 13–17.
- Beshel R. E. 1970. The diversity of tundra vegetation // Productivity and conservation in northern circumpolar lands. Proc. conf. morges. Switzerland. P. 413–92. (IUCN Publications. New ser. N 16).
- Billings W. D., Peterson K. M. 1980. Vegetational change and ice-wedge polygons through the taw-lake cycle in Arctic Alaska // Arctic and Alpine Res. Vol. 12. N 2. P. 41–432.
- Bigelow H. E. 1970. *Omphalina* in North America // Mycologia. Vol. 62. P. 1–32.
- Bigelow H. E. 1982. North American species of *Clitocybe*. Part I // Beih. Nova Hedwigia. H. 72. S. 1–280.
- Bigelow H. E. 1985. North American species of *Clitocybe*. Part II // Beih. Nova Hedwigia. H. 81. S. 281–471.
- Bliss L. C. 1981. North American and Scandinavian tundras and polar deserts // Tundra ecosystems: a comparative analysis. Cambridge. P. 8–24.

- Bliss L. C. 1988. Arctic tundra and polar desert biomes // North American terrestrial vegetation. New York. P. 1–32.
- Bliss L. C., Svoboda J. 1984. Plant communities and plant production in the Western Queen Elizabeth Islands // Holarctic ecology. Vol. 7. P. 325–344.
- Bliss L. C., Svoboda J., Bliss D. I. 1984. Polar deserts, their plant cover and plant production in the Canadian high Arctic // Holarctic ecology. Vol. 7. P. 305–324.
- Blom H. H. 1996. A revision of the *Schistidium apocarpum* complex in Norway and Sweden // Bryophyt. Bibliotheca. Vol. 49. P. 1–333.
- Blom H. H. 1998. *Schistidium* Bruch et Schimp. in B. S. G. // Nyholm E. Illustrated flora of Nordic mosses. Fasc. 4. Copenhagen; Lund. P. 249–405.
- Bonilla S., Villeneuve V., Vincent W. F. 2005. Benthic and planktonic algal communities in a high arctic lake: pigment structure and contrasting responses to nutrient enrichment // J. Phycol. Vol. 41. P. 1120–1130.
- Borge O. 1899. Süswasser-algen von Franz-Josef Land: gesammelt von der Jackson-Harmsworth'schen Expedition // Öfvers. Kongl. Vet.-Akad. Förhandl. Stockholm. N 7. P. 751–766.
- Borge O. 1911. Die Süswasser-algenflora Spitzbergens // Videnskapselskapets Skifter. I. Mat.-Natur. Kl. N 11. P. 1–38.
- Borgen T. 1993. Svampe i Grønland. Nuuk. 112 p.
- Borgen T., Elborne S. A., Knudsen H. 2006. A check-list of the Greenland Basidiomycetes // Medd. om Grønland, Biosci. Vol. 56. P. 37–59.
- Brassard G. R. 1971a. The mosses of Northern Ellesmere Island, Arctic Canada. I. Ecology and Phytogeography, with an analysis for the Queen Elizabeth Islands // Bryologist. Vol. 74. N 3. P. 233–281.
- Brassard G. R. 1971b. The mosses of Northern Ellesmere Island, Arctic Canada. II. Annotated list of the taxa. // Bryologist. Vol. 74. N 3. P. 282–311.
- Brassard G. R. 1976. The mosses of Northern Ellesmere Island, Arctic Canada. III. New or additional records // Bryologist. Vol. 79. N 4. P. 480–487.
- Broadly P. A. 1996. Diversity, distribution and dispersal of Antarctic terrestrial algae // Biodivers. Conservation. Vol. 5. P. 1307–1335.
- Broadly P. A., Weinstein R. N. 1998. Algae, lichens and fungi in La Gorce mountains, Antarctica // Antarctic Sci. Vol. 10. N 4. P. 376–385.
- Brodo I. M., Sharnoff S. D., Sharnoff S. 2001. Lichens of North America. New Haven, London. 795 p.
- Brotherus V. F. 1910. Die Moose des arctischen Küstengebietes von Sibirien nach der Summlung der Russischen Nordpolar-Expedition, 1900–1903 // Mem. Acad. Sci. St.-Petersb. Ser. 8. Bd 27. H. 2. S. 1–15.
- Bruggemann P. F., Calder J. A. 1953. Botanical investigations in northeast Ellesmere Island, 1951 // Can. Field Nat. Vol. 67. N 4. P. 15–174.
- Bryhn N. 1906. Bryophyta in itinere polari Norvagorum secundo collecta (Fortegnelse over de under den 2den Norske Polar-Expedition indsamlede Moser.) // Rept. 2nd Norwegian Arctic Exped. «Fram». Vol. 11. P. 1–160.
- Burley J. S., Pritchard N. M. 1990. Revision of the genus *Ceratodon* (Bryophyta) // Harvard Pap. Bot. Vol. 2. P. 17–76.
- Butinar L., Spencer-Martins I., Gunde-Cimerman N. 2007. Yeasts in high Arctic glaciers: the discovery of a new habitat for eukaryotic microorganisms // Antonie van Leeuwenhoek. Vol. 91. N 3. P. 277–289.
- Cameron R. E., Knox A. D., Morelli F. A. 1978. The role of algae in tundra soils // Tieszen L. L. (ed.) Vegetation and production ecology of Alaskan Arctic tundra. New York. P. 207–227.
- Cavacini P. 2001. Soil algae from northern Victoria Land (Antarctica) // Polar Biosci. Vol. 14. P. 45–60.
- CAVM Team. 2003. Circumpolar Arctic vegetation map. Scale 1:7 500 000. Conservation of Arctic flora and fauna (CAFF). Map N 1. Anchorage (Alaska).
- Chapin D. M., Bliss L. C., Bledsoe L. J. 1991. Environmental regulation of nitrogen fixation in a high arctic lowland ecosystem // Can. J. Bot. Vol. 69. P. 2744–2755.

- Cooke R. C., Whipps J. M. 1980. The evolution of modes of nutrition in fungi parasitic on terrestrial plants // Biol. Rev. Vol. 55. P. 341–362.
- Couteaud A. 1893. Bactériologie de la zone glaciale // Revue des sciences. Vol. 51. N 6. P. 169–173.
- Dahlberg A., Bültmann H., Cripps K. L., Eyjólfsdóttir G. G., Gulden G., Kristinsson H., Zhurbenko M. 2013. Chapter 10. Fungi // H. Meltofte (ed.). Arctic biodiversity assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. Conservation of Arctic flora and fauna. Akureyri, Island. P. 356–371. Режим доступа: <http://www.arcticbiodiversity.is/index.php/the-report/chapters/fungi>. Дата обращения: 23.02.2014.
- Damsholt K. 2002. Illustrated flora of Nordic liverworts and hornworts // Nord. Bryol. Soc. Lund. 840 p.
- Damsholt K. 2013. The liverworts of Greenland // Nord. Bryol. Soc. Lund. 626 p.
- Daniëls F. J. A., Elvebakk A., Matveyeva N. V., Mucina L. 2016. The Drabo corymbosae–Papaveretea dahlmani – a new vegetation class of the high Arctic polar desert // Hacquetia. Vol. 15. N 1. P. 1–10.
- Daniëls F. J. A., Gillespie L. J., Poulin M., Afonina O. M., Alsos I. G., Aronsson M., Bültmann H., Ickert-Bonda S., Konstantinova N. A., Lovejoy C., Väre H., Westergaard B. 2013. Chapter 9. Plants // Arctic biodiversity assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. Conservation of Arctic flora and fauna. Akureyri, Island. P. 311–353. Режим доступа: <http://www.arcticbiodiversity.is/index.php/the-report/chapters/fungi>. Дата обращения: 23.02.2014.
- Davydov D. 2013. Diversity of the Cyanoprokaryota in polar deserts of Rippfjorden east coast, North-East Land (Nordaustlandet) island, Spitsbergen // Algological studies. Vol. 142. P. 29–44.
- Dearness J. 1923. Report of the Canadian Arctic expedition 1913–18. Vol. 4: Botany. Part C: Fungi. Ottawa. 24 p.
- Derry M., Staddon W. J., Kevan P. G., Trevors J. T. 1999. Functional diversity and community structure of microorganisms in three arctic soils as determined by sole-carbon-source-utilization // Biodivers. conservation. Vol. 8. N 2. P. 205–221.
- Dibben M. J. 1980. The chemosystematics of the lichen genus *Pertusaria* in North America North of Mexico // Publications in biology and geology. N 5. Milwaukee (Wis.). 162 p.
- Dickson L. G. 2000. Constraints to nitrogen fixation by cryptogamic crusts in a polar desert ecosystem, Devon Island, N. W. T., Canada // Arct. Antarct. Alpine Res. Vol. 32. P. 40–45.
- Diederich P., Etayo J. 2000. A synopsis of the genera *Skyttea*, *Llimoniella* and *Rhymbocarpus* (lichenicolous Ascomycota, Leotiales) // Lichenologist. Vol. 32. N 5. P. 423–485.
- Diederich P., Sérusiaux E. 2000. The lichens and lichenicolous fungi of Belgium and Luxembourg. An annotated checklist. Luxembourg. 207 p.
- Diederich P., Zhurbenko M. P. 1997. *Taeniolella rolffii* sp. nov., a new lichenicolous hyphomycete from the Siberian Arctic // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups. Vol. 32. N 1. P. 11–16.
- Diederich P., Zhurbenko M. P. 2001. Nomenclatural notes on *Taeniolella rolffii* (lichenicolous hyphomycete) // Graphis Scripta. Vol. 12. N 2. P. 37–40.
- Diederich P., Zhurbenko M., Etayo J. 2002. The lichenicolous species of *Odontotrema* (syn. *Lethariicola*) (Ascomycota, Ostropales) // Lichenologist. Vol. 34. N 6. P. 479–501.
- Dixon H. N. 1924. Spitzbergen mosses // Bryologist. Vol. 27. N 1. P. 1–69.
- Edlund S. 1980. Vegetation of Lougheed Island. District of Franklin // Geol. Survey of Canada. Paper 80-1A. P. 329–333.
- Edlund S. 1983. Bioclimatic zonation in a high Arctic: central Queen Elizabeth Islands // Geol. Survey of Canada. Paper 83-1A. P. 381–390.
- Edlund S. 1986. Modern arctic vegetation distribution and its congruence with summer climate pattern // Impact of climate change on the Canadian Arctic (Orillia, Ontario, March 3–5, 1986. Proceedings). Downsview, Ontario. P. 84–99.
- Edlund S. 1987. Plants: living weather stations // GEOS. Vol. 16. N 2. P. 9–13.
- Edlund S., Alt B. T. 1989. Regional congruence of vegetation and summer climate patterns in the Queen Elizabeth Islands, Northwest territories, Canada // Arctic. Vol. 42. N 1. P. 3–23.

- Elster J., Lukesová A., Svoboda J., Kopecky J., Kanda H. 1999. Diversity and abundance of soil algae in the polar desert, Sverdrup Pass, central Ellesmere Island // *Polar Rec.* Vol. 194. P. 231–254.
- Elvebakk A. 1985. Higher phytosociological syntaxa on Svalbard and their use in the subdivision of the Arctic // *Nord. J. Bot.* N 5. P. 273–284.
- Elvebakk A. 1990. A new method for defining biogeographical zones in the Arctic // *Arctic research: advances and prospects.* Pt. 2. P. 175–186.
- Elvebakk A. 1994. A survey of plant associations and alliances from Svalbard // *J. Veg. Sci.* N 5. P. 791–802.
- Elvebakk A. 1999. Bioclimatic delimitation and subdivision of the Arctic // *The species concept in the high North – A panarctic flora initiative.* P. 81–112.
- Elven R., Elvebakk A. 1996. Part 1. Vascular plants // Elvebakk A., Prestrud P. (eds.). *A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria.* Norsk Polarinstitut, Skrift. Vol. 198. P. 9–55.
- Esslinger T. L. 2014. A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. North Dakota State University, Fargo, North Dakota, USA. First Posted 1 December 1997, Most Recent Version (#18) 13 December 2012. Режим доступа: <http://www.ndsu.edu/pubweb/~esslinge/chcklst/chcklst7.htm>. Дата обращения: 23.02.2014.
- Ettl H., Gärtner G. 1995. *Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen.* Stuttgart. 721 S.
- Eurola S., Hakkala A. V. K. 1977. The bird cliff vegetation of Svalbard // *Aquilo. Ser. Bot.* T. 15. S. 1–18.
- Farrell R. L., Arenz B. E., Duncan S. M., Held B. W., Jurgens J. A., Blanchette R. A. 2011. Introduced and indigenous fungi of the Ross Island historic huts and pristine areas of Antarctica // *Polar Biol.* Vol. 34. N 11. P. 1669–1677.
- Ferrari B. C., Zhang C., van Dorst J. 2011. Recovering greater fungal diversity from pristine and diesel fuelcontaminated sub-Antarctic soil through cultivation using both a high and a low nutrient media approach // *Frontiers in microbiology.* Vol. 2. N 217. P. 1–14.
- Feurerer T., Hawksworth D. L. 2007. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions // *Biodivers. Conservation.* Vol. 16. N 1. P. 85–98.
- Fisher H. 1896. Some remarks of the flora of Franz Josef Land Archipelago // *Geogr. Journ.* Vol. 8. P. 560–563.
- Fisher P. J., Sutton B. C. 1998. Fungal biodiversity in dead leaves of fertilized plants of *Dryas octopetala* from a high arctic site // *Mycol. Res.* Vol. 102. P. 573–576.
- Fries T. M. 1860. *Lichenes Arctoi Europae Groenlandiaeque hactenus cogniti.* Upsaliae. 298 p.
- Fries T. M. 1867. *Lichenes Spitzbergensis* // *Kongl. Svenska Vet.-Akad. Hand.* Stockholm. Vol. 7. P. 1–53.
- Frisvoll A. A. 1981. Fifteen bryophytes new to Svalbard, including notes on some rare or interesting species // *Lindbergia.* Vol. 7. P. 91–102.
- Frisvoll A. A. 1983a. A taxonomic revision of the *Racomitrium canescens* group (Bryophyta, Grimmiales) // *Gunneria.* Vol. 41. P. 1–181.
- Frisvoll A. A. 1983b. Revision of Svalbard bryophytes. II. The genus *Racomitrium* // *Lindbergia.* Vol. 9. P. 41–52.
- Frisvoll A. A., Elvebakk A. 1996. Part 2. Bryophytes // Elvebakk A., Prestrund P. (eds.). *A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria.* Norsk Polarinstitut, Skrift. Vol. 198. P. 57–172.
- Frisvoll A. A., Lewinsky J. 1981. The genus *Orthotrichum* in Svalbard // *Lindbergia.* Vol. 7. P. 2–9.
- Gawas-Sakhalkar P., Singh S. M. 2011. Fungal community associated with Arctic moss, *Tetraplodon mnioides* and its rhizosphere: bioprospecting for production of industrially useful enzymes // *Current science.* Vol. 100. N 11. P. 1701–1705.
- Gawas-Sakhalkar P., Singh S. M., Naik S., Ravindra R. 2012. High-temperature optima phosphatases from the cold-tolerant Arctic fungus *Penicillium citrinum* // *Polar Res.* Vol. 31. P. 111–105.

- Geml J., Timling I., Robinson C. H., Lennon N., Nusbaum H. Ch., Brochmann Ch. M., Noordeloos E., Taylor D. L. 2011. An arctic community of symbiotic fungi assembled by long-distance dispersers: phylogenetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes in Svalbard based on soil and sporocarp DNA // *J. Biogeogr.* Vol. 39. P. 74–88.
- Goffinet B., Buck W. R. 2004. Systematics of the Bryophyta (mosses): from molecules to a revised classification // *Monographs in systematic botany from the Missouri botanical garden.* Vol. 98. P. 205–239.
- Gonzales G., Gould W., Reynolds M. 2000. 1999. Canadian transect for the circumpolar Arctic vegetation map. Data report. Univ. of Alaska, Fairbanks. 89 p. (Manuscript).
- Gostinčar C., Uršič V., de Hoog G. S., Gunde-Cimerman N. 2006. Local evolution of black yeast *Aureobasidium pullulans* in subglacial Arctic ice // *Int. Conference on alpine and polar microbiology.* Innsbruck. Austria. P. 19.
- Göttlich E., Lubbe W., Lange B., Fiedler S., Melchert I., Reifenrath M., Flemming H., de Hoog G. S. 2002. Fungal flora in ground water derived public drinking water // *Int. J. Hyg. Envir. Health.* Vol. 205. N 4. P. 269–279.
- Goward T., Ahti T. 1992. Macrolichens and their zonal distribution in Wells Gray Provincial Park and its vicinity, British Columbia, Canada // *Acta Bot. Fennica.* Vol. 147. P. 1–60.
- Grundt H. H., Popp M., Brochmann C., Oxelman B. 2004. Polyploid origins in a circumpolar complex in *Draba (Brassicaceae)* inferred from cloned nuclear DNA sequences and fingerprints // *Molec. phylogen. evol.* Vol. 32. P. 695–710.
- Gulden G., Torkelsen A.-E. 1996. Fungi I. Basidiomycota: *Agaricales, Gasteromycetales, Aphyllophorales, Exobasidiales, Dacrymycetales* and *Tremellales* // *A catalogue of Svalbard plant, fungi, algae and cyanobacteria.* Norsk Polarinstitut, Skrift. Vol. 198. P. 173–206.
- Gunde-Cimerman N., Frisvad J. C., Zalar P., Plemenitas A. 2005. Halotolerant and halophilic fungi // *Biodiversity of fungi: their role in human life.* New Delhi, India. P. 69–127.
- Gunde-Cimerman N., Ramos J., Plemenitas A. 2009. Halotolerant and halophilic fungi // *Mycol. Res.* Vol. 113. P. 1231–1241.
- Gunde-Cimerman N., Sonjak S., Zalar P., Frisvad J. C., Diderichsen B., Plemenita A. 2003. Extremophilic fungi in arctic ice: a relationship between adaptation to low temperature and water activity // *Physics and chemistry of the earth.* Vol. 28. P. 1273–1278.
- Hafellner J., Türk R. 2001. Die lichenisierten Pilze Österreichs – eine Checkliste der bisher nachgewiesenen Arten mit Verbreitungsangaben // *Stapfia.* Bd 76. S. 3–167.
- Hagen A. 1950. Notes on Arctic fungi // *Norsk Polarinstitut, Skrift.* Vol. 93. P. 1–25.
- Hallingbäck T. 1995. *Ekologisk katalog över lavar.* Uppsala. 141 p.
- Halonen P., Myllys L., Velmala S., Hyvärinen H. 2009. *Gowardia (Parmeliaceae)* – a new alec-torioid lichen genus with two species // *Bryologist.* Vol. 112. N 1. P. 138–146.
- Hansen E. S. 1995. The lichen flora of the Jørgen Brønlund fjord area, northern Greenland // *Bibl. Lichenol.* Vol. 57. P. 187–198.
- Hansen E. S. 2000. Lichens collected at Cape Belknap near Alert, northeastern Ellesmere Island // *Evansia.* Vol. 17. N 1. P. 15–17.
- Hansen E. S. 2008. A contribution to the lichen flora of Johannes V. Jensen Land, northern Peary Land, North Greenland // *Cryptogamie Mycol.* Vol. 29. N 1. P. 25–33.
- Hansen E. S. 2013. Lichen from Peary Land, North Greenland // *Folia Cryptogamica Estonica.* Fasc. 50. P. 3–11.
- Hanssen O., Lid J. 1932. Flowering plants of Franz Joseph Land // *Skrifter om Svalbard og Ishavet.* N 39. P. 4–42.
- Haugen J. 2000. Possible hybrid origins of *Poa hartzii* and *Poa arctica* ssp. *caespitans (Poaceae)* investigated by morphology and isoenzymes // *Cand. scient. thesis, Univ. Oslo, Oslo.* 321 p.
- Heatwole H., Saenger P., Spain A., Kerry E., Donelan J. 1989. Biotic and chemical characterization of some soils from Wilkes Land, Antarctica // *Antarctic Sci.* N 1. P. 225–234.
- Hedenaes L. 1989. The genus *Sanionia* (Musci) in Northwestern Europe, a taxonomic revision // *Ann. Bot. Fennici.* Vol. 26. P. 399–419.
- Henry G. H. R., Svoboda J. 1986. Dinitrogen fixation (acetylene reduction) in high arctic sedge meadow communities // *Arct. Antarct. Alpine Res.* Vol. 18. P. 181–187.
- He-Nygre X., Ahonen I., Juslen, I., Glenney D., Piippo S. 2004. Phylogeny of liveworts –

- beyond a leaf and thallus. Molecular systematics of bryophytes // Monographs in Systematic Botany from the Missouri Bot. Gard. Vol. 89. P. 87–118.)
- Hesselbo A. 1910. Mosses from North-East Greenland (N. of 76° N lat.) // Medd. om Grønland. Vol. 43. P. 171–183.
- Hesselbo A. 1923. Mosses collected on north coast of Greenland by the Late Dr. Th. Wulff // Medd. om Grønland. Vol. 64. P. 271–277. (Den 2. Thule Ekspedition til Grønlands Nordkyst 1916–18. H. 10).
- Hibbett D. S., Binder M., Bischoff J. F., Blackwell M., Cannon P. F., Eriksson O. E., Huhndorf S., James T., Kirk P. M., Lücking R., Lumbsch T., Lutzoni F., Matheny P. B., McLaughlin D. J., Powell M. J., Redhead S., Schoch C. L., Spatafora J. W., Stalpers J. A., Vilgalys R., Aime M. C., Aptroot A., Bauer R., Begerow D., Benny G. L., Castlebury L. A., Crous P. W., Dai Y. -C., Gams W., Geiser D. M., Griffith G. W., Gueidan C., Hawksworth D. L., Hestmark G., Hosaka K., Humber R. A., Hyde K., Ironside J. E., Koljalg U., Kurtzman C. P., Larsson K. -H., Lichtwardt R., Longcore J., Miadlikowska J., Miller A., Moncalvo J.-M., Mozley-Standridge S., Oberwinkler F., Parmasto E., Reeb V., Rogers J. D., Roux C., Ryvarden L., Sampaio J. P., Schuster A., Sugiyama J., Thorn R. G., Tibell L., Untereiner W. A., Walker C., Wang Z., Weir A., Weis M., White M. M., Winka K., Yao Y.-J., Zhang N. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // Mycol. Res. Vol. 111. P. 509–547.
- Hill M. O., Bell N., Bruggeman-Nannenga M. A., Brugués M., Cano M. J., Enroth J., Flatberg K. I., Frahm J.-P., Gallego M. T., Garilleti R., Guerra J., Hedenas L., Holyoak D. T., Hyvönen J., Ignatov M. S., Lara F., Mazimpaka V., Muñoz J., Söderström L. 2006. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macronesia // J. Bryol. Vol. 28. P. 198–267.
- Hirsh P., Sibert J., Peiss L. 1995. Biodiversity and components of microbial communities of stressed Antarctic environments and their interaction // Materials of the int. conf. exploration of microbial diversity. Ecological basis and biotechnological utility. Goslar. P. 157–162.
- Hoch H. C., Galvani C. D., Szarowski D. H., Turner J. N. 2005. Two new fluorescent dyes applicable for visualization of fungal cell walls // Mycologia. Vol. 97. N 3. P. 580–588.
- Hoffmann L. 1989. Algae of terrestrial habitats // Bot. Rev. Vol. 55. P. 77–105.
- Hoiland K. 1987. The basidiolichens of Norway and Svalbard // Graphis Scripta. Vol. 1. P. 81–90.
- Holmen K. 1957. The vascular plants of Peary Land. A list of species found between Victoria Fjord and Danmark Fjord // Medd. om Grønland. Bd. 24. H. 9. 149 S.
- Holmen N. K. 1960. The mosses of Peary Land North Greenland // Medd. om Grønland. Bd. 163. H. 2. S. 1–96.
- Holtan-Hartwig J. 1991. A revision of the lichens *Bryonora castanea* and *B. curvescens* // Mycotaxon. Vol. 40. P. 295–305.
- Horton D. G. 1983. A revision of the *Encalyptaceae* (Musci), with particular reference to the North American taxa. Part II // J. Hattori Bot. Lab. N 3. P. 353–532.
- Huttunen S., Ignatov M. S. 2004. Phylogeny of the *Brachytheciaceae* (Bryophyta) based on morphology and sequence level data // Cladistics. Vol. 20. P. 151–183.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A. A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Czerdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kamukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Naprenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. Vol. 15. P. 1–130.
- Ignatov M. S., Huttunen S. 2002. *Brachytheciaceae* (Bryophyta) – a family of sibling genera // Arctoa. Vol. 11. P. 245–294.
- Ignatov M. S., Milyutina I. A. 2010. The genus *Brachythecium* (*Brachytheciaceae*, Musci) in Russia: comments on species and key for identification // Arctoa. Vol. 19. P. 1–30.
- Ignatova E., Muñoz J. 2004. The genus *Grimmia* Hedw. (*Grimmiaceae*, Musci) in Russia // Arctoa. Vol. 13. P. 101–182.
- Index Fungorum*. Режим доступа: <http://www.indexfungorum.org>. Дата обращения: 23.02.2014.
- Ivarson K. C. 1973. Fungal flora and rate of decomposition of leaf litter at low temperatures // Can. J. Soil Science. Vol. 53. P. 79–84.
- Jørgensen P. M., Zhurbenko M. 2002. Two new, remarkable, arctic species in the lichen genus *Fuscopannaria* (*Pannariaceae*, lichenized Ascomycetes) // Bryologist. Vol. 105. N 3. P. 465–469.
- Jungblut A. D., Lovejoy C., Vincent W. F. 2010. Global distribution of cyanobacterial ecotypes in the cold biosphere // ISME Journ. Vol. 4. P. 191–202.
- Jüriado I., Lõhmus P., Martin J., Martin L., Nilson E., Piin T., Randlane T., Saag A., Saag L., Sarv M., Suija A., Temina M., Trass H. 1999. Second checklist of lichenized, lichenicolous and allied fungi of Estonia // Folia Cryptogamica Estonica. Fasc. 35. P. 1–132.
- Kaštovská K., Elster J., Stibal M., Šantrůčková H. 2005. Microbial assemblages in soil microbial succession after glacial retreat in Svalbard (High Arctic) // Microb. Ecol. Vol. 50. P. 396–407.
- Kaštovská K., Stibal M., Šabacká M., Černá B., Šantrůčková H., Elster J. 2007. Microbial community structure and ecology of subglacial sediments in two polythermal Svalbard glaciers characterized by epifluorescence microscopy and PLFA // Polar Biol. Vol. 30. N 3. P. 277–287.
- Kerry E. 1990a. Effects of temperature on growth rates of fungi from subantarctic Marquarie Islands and Casey, Antarctica // Polar Biol. Vol. 10. N 4. P. 293–299.
- Kerry E. 1990b. Microorganisms colonizing plants and soil subjected to different degrees of human activity, including petroleum contamination in the Vestfold Hills and MacRobertson Land, Antarctica // Polar Biol. Vol. 10. N 6. P. 423–430.
- Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. 2008. Ainsworth and Bisby's dictionary of the Fungi. 10th ed. Wallingford: CABI. 746 p.
- Kirtsideli I. J. 2009. Soil microfungi from polar deserts // Species and communities in extreme environments. Sofia–Moscow. P. 219–238.
- Knudsen H. 2003. Fungal diversity // The biodiversity of Greenland – a country study. Pinngortitaleriffik, Grønlands Naturinstitut. N 55. P. 42–47.
- Knudsen H. 2006. Mycology in Greenland - an introduction // Medd. om Grønland. Vol. 56. P. 1–16.
- Knudsen K., Kocourkova J. 2008. A study of lichenicolous species of *Polysporina* (*Acarosporaceae*) // Mycotaxon. Vol. 105. P. 149–164.
- Koivo L., Seppala M. 1994. Diatoms from an ice-wedge furrow, Ungava Peninsula, Quebec, Canada // Polar Res. Vol. 13. N 2. P. 237–241.
- Komárek J. 2013. Cyanoprokaryota III. Nostocales, Stigonematales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19. H. 3. Heidelberg; Berlin. 1130 S.
- Komárek J., Anagnostidis K. 1998. Cyanoprokaryota I. Chroococcales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19. H. 1. Heidelberg; Berlin. 548 S.
- Komárek J., Anagnostidis K. 2005. Cyanoprokaryota II. Oscillatoriales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19. H. 2. München. 643 S.
- Komárek O., Komárek J. 2010. Diversity and ecology of cyanobacterial microflora of Antarctic seepage habitats: comparison of King George Island, Shetland Islands, and James Ross Island, NW Weddell Sea, Antarctica // J. Seckbach, A. Oren (eds.). Microbial mats: modern and ancient microorganisms in stratified systems, cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology. Vol. 14. Pt 4. P. 515–539.
- Komárek J., Kovacic L., Elster J., Komárek O. 2012. Cyanobacterial diversity of Petuniabukta, Billefjorden, central Spitsbergen // Pol. Polar Res. Vol. 33. P. 347–368.
- König G. M., Hofle G. 2001. Isolation, structure determination and biological activity assessment of secondary metabolites from marine-derived fungi // J. Org. Chem. Vol. 65. P. 6412–6417.
- Konstantinova N. A. 2001. *Eremonotus myriocarpus* (Carr.) Lindb. et Kaal. – an addition to the hepatic flora of Russia // Arctoa. Vol. 10. P. 115–120.
- Konstantinova N. A., Potemkin A. D. 1996. Liverworts of the Russian Arctic: an annotated check-list and bibliography // Arctoa. Vol. 6. P. 125–150.
- Konstantinova N., Savchenko A. 2008. Contributions to the hepatic flora of Svalbard //

- Lindbergia. Vol. 33. P. 13–22.
- Konstantinova N. A., Savchenko A. N. 2012. Contribution to the hepatic flora of the Nordaustlandet (Svalbard). I. Hepatics of the north coast of Murchison Fjorden // Pol. Bot. J. Vol. 57. N 1. P. 181–195
- Koponen T., Ignatova E. A., Kuznetsova O. I., Ignatov M. S. 2012. *Philonotis* (Bartramiaceae, Bryophyta) in Russia // Arctoa. Vol. 21. P. 21–62.
- Kosonen T., Huhtinen S. 2008. Wood-rotting basidiomycetes of Svalbard (Norway) // Karstenia. Vol. 48. N 1. P. 21–28.
- Kotiranta H., Mukhin V. A. 2000. Aphyllophorales (Basidiomycetes) of Tiksi, Republic of Sakha (Yakutia), Northeast Siberia // Karstenia. Vol. 40. N 1-2. P. 65–69.
- Kotlov Y. V. 1993. Underwater lichens from Predgornoe Lake (Bolshevik Island, Severnaya Zemlya) // Global change and Arctic terrestrial ecosystems: an international conference 21–26 August 1993, Oppdal, Norway. Abstracts. P. 123.
- Kotlov Y. V. 1994. Lichens from two bird colonies in the West Siberian Arctic // Graphis Scripta. Vol. 6. Issue 2. P. 57–59.
- Kristinsson H., Zhurbenko M., Hansen E. S. 2010. Panarctic checklist of lichens and lichenicolous fungi // CAFF technical report N 20, CAFF International Secretariat, Akureyri, Iceland. 120 p.
- Kuc M. 1969. Additions to the arctic moss flora. I // Rev. Bryol. Lichenol. T. 36. Fasc. 3-4. P. 635–642.
- Kuc M. 1970a. Additions to the arctic moss flora – III. Mosses of Meighen Island (Canada) // Rev. Bryol. Lichenol. T. 37. Fasc. 2. P. 355–360.
- Kuc M. 1970b. Vascular plants from some localities in the western and northern parts of the Canadian Arctic archipelago // Can. J. Bot. Vol. 48. N 11. P. 1931–1938.
- Kuc M. 1973a. Bryogeography of Expedition Area, Axel Heiberg Island, N. W. T., Canada // Bryophyt. Bibliotheca. Vol. 2. 120 p.
- Kuc M. 1973b. A review of the mosses of Svalbard // Rev. Bryol. Lichenol. T. 39. Fasc. 3. P. 401–472.
- Kukwa M. 2011. The lichen genus *Ochrolechia* in Europe. Gdańsk. 309 p.
- Kukwa M., Zhurbenko M. P. 2010. Notes on the lichen genus *Lepraria* from the Arctic // Graphis Scripta. Vol. 22. Issue 1. P. 3–8.
- Kusber W.-H., Jahn R. 2003. Annotated list of diatom names by Horst Lange-Bertalot and co-workers. Vers. 3.0. Режим доступа: http://www.algatera.org/Names_Version3_0.pdf. (дата обращения: 24.02.2015).
- Lawrey J. D., Diederich P. 2003. Lichenicolous fungi: interactions, evolution, and biodiversity // Bryologist. Vol. 106. N 1. P. 81–120.
- Lawrey J. D., Diederich P. 2014 «2011». Lichenicolous fungi – worldwide checklist, including isolated cultures and sequences available. Режим доступа: <http://www.lichenicolous.net> [1/27/2012] (дата обращения: 15.03 2015).
- Lennihan R., Chapin D. M., Dickson L. G. 1994. Nitrogen fixation and photosynthesis in high Arctic forms of *Nostoc commune* // Can. J. Bot. Vol. 72. P. 940–945.
- Levin C. 1889. Les microbes dans les régions arctiques // Ann. Inst. Pasteur. Vol. 13. P. 558–567.
- Lichen flora of the Greater Sonoran desert region. 2002, 2004, 2007. Tempe. Vol. 1. 742 p.; Vol. 2. 742 p.; Vol. 3. 567 p.
- Lichens of the Russian Arctic // Svalbard area (Zemlya Frantsa-Iosifa Archipelago). Режим доступа: http://www.binran.ru/infosys/ra_lich/Svalbard.html (дата обращения: 24.10.2011).
- Liengen T., Olsen R. A. 1997. Nitrogen fixation by cyanobacteria form different coastal sites in a high Arctic tundra, Spitsbergen // Arct. Antarct. Alpine Res. Vol. 29. N 4. P. 470–477.
- Lindberg S. O. 1867. Förteckning öfver mossor insamlade under de svenska expeditionerna till Spitsbergen 1858 och 1861 // Öfvers. Kongl. Vet.-Akad. Förhandl. Bd. 23. S. 535–561.
- Line A. 1988. Microbial flora of some soils of Mawson Base and the Vestfold Hills, Antarctica // Polar Biol. Vol. 8. N 6. P. 421–427.
- Lohtander K., Urbanavichus G. P., Ahti T. 2007. The phylogenetic position of two new *Physconia* species from Russia // Bibl. Lichenol. Vol. 96. P. 175–184.

- Long D. G. 1985. *Polytrichaceae* // Illustrated moss flora of Arctic North America and Greenland. I // Medd. om Grønland, Biosci. Vol. 17. P. 9–57.
- Lumbsch H. T., Huhndorf S. M. (eds.). 2007. Outline of Ascomycota – 2007. Myconet. Vol. 13. P. 1–58. Режим доступа: <http://archive.fieldmuseum.org/myconet/outline.asp>. (дата обращения: 01.01.2014).
- Lynge B. 1929. Vascular plants and lichens // Norw. North Polar exped. with «Maud» 1918–1925, scientific results. Vol. 5. N 1. P. 1–15.
- Lynge B. 1938. Lichens from the west and north coasts of Spitsbergen and the North-East Land collected by numerous expeditions. I. The macrolichens // Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo. I. Mat.-Nat. Kl. N 6. P. 1–136.
- Magnusson A. H. 1944. Studies in the *ferruginea*-group of the genus *Caloplaca* // Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälles Handlingar. Sjätte Följden. Ser. B. Vol. 3. N. 1. P. 1–71.
- Magnusson A. H. 1947. Studies in non-saxicolous species of *Rinodina* mainly from Europe and Siberia // Acta Horti Gothoburg. Vol. 17. P. 191–338.
- Malme G. O. 1932. Lichenes orae Sibiriae borealis inde ab insula Minin usque ad promontorium Ryrkajpia in expeditione Vegae lecti // Ark. Bot. Vol. 25 A. N 2. P. 1–42.
- Matthes U., Turner, S. J., Larson D. W. 2001. Light attenuation by limestone rock and its constraint on the depth distribution of endolithic algae and cyanobacteria // J. Plant Sci. Vol. 162. P. 263–270.
- Mattsson J., Flyen A.-C., Nunez M. 2010. Wood-decaying fungi in protected buildings and structures on Svalbard // Agarica. Vol. 29. P. 5–14.
- Matula J., Mirosława P., Richter D., Wojtuń B. 2007. Cyanoprokaryota and algae of Arctic terrestrial ecosystems in the Hornsund area, Spitsbergen // Pol. Polar Res. Vol. 28. N 4. P. 283–315.
- Matveyeva N. V. 1988. The horizontal structure of tundra communities // Diversity and pattern in plant communities. The Hague. P. 59–65.
- Metting B. 1981. The systematics and ecology of soil algae // Bot. Rev. Vol. 47. N 2. P. 195–312.
- Miller D. H., Miller H. A. 2007. *Funaria* // Flora of North America north of Mexico. New York. Vol. 27. P. 188–194.
- Moller C., Dreyfuss M. 1994. Microfungi from Antarctic lichens, mosses and plants // 5th Int. Mycol. Congr. Vancouver. P. 140.
- Muc M., Bliss L. 1977. Plant communities of Truelove Lowland // Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a high Arctic ecosystem. Edmonton. P. 143–154.
- Nannfeldt J. A. 1940. On the polymorphy of *Poa arctica* R. Br., with special reference to its Scandinavian forms // Symb. Bot. Upsal. Vol. 4. N 4. P. 1–86.
- Navarro-Rosinés P., Zhurbenko M. P., Roux C. 2010. *Pseudopyrenidium* nova genro por inkludi *Weddellomyces tartaricola* (nelikeniĝinta fungo likenloĝa, Ascomycota) // Bull. Soc. Linn. Provence. Vol. 61. P. 129–140.
- Newsham K. K., Upson R., Read D. J. 2009. Mycorrhizas and dark septate root endophytes in polar regions // Fungal ecology. Vol. 2. N 1. P. 10–20.
- Nordenskjöld O., Mecking L. 1928. The geography of polar regions. New York. 359 p.
- Nordic Lichen Flora. 1999, 2002, 2007. Uddevalla. Vol. 1. 94 p.; Vol. 2. 115 p.; Vol. 3. 219 p.
- Nordin A. 2010. Lichens new to Svalbard and Norway // Graphis Scripta. Vol. 24. P. 28–31.
- Novichkova-Ivanova L. N. 1972. Soil and aerial algae of polar deserts and arctic tundra // Proc. IV Int. meeting on the biological program. Leningrad. P. 261–265.
- Nyholm E. 1987. Illustrated flora of Nordic mosses. Fasc. 1. Copenhagen, Lund. P. 1–72.
- Nystrom C. 1868. Om jashings- och forruttnel seprossena pa Spetsbergen. Uppsala. Vol. 4. P. 551–571.
- Ochyra R. 1989. Animadversions on the moss genus *Cratoneuron* (Sull.) Spruce // J. Hattori Bot. Lab. N 67. P. 203–242.
- Ochyra R. 1998. The moss flora of King George Island, Antarctica. Cracow. 279 p.
- Ochyra R., Lewis Smith R. I., Bednarek-Ochyra H. 2008. The illustrated moss flora of Antarctica. Cambridge. 685 p.
- Odasz A. M. 1994. Nitrate reductase activity in vegetation below a bird cliff, Svalbard, Nor-

- way // J. Veg. Sci. Vol. 5. N 6. P. 24–32.
- Odasz A. M. 1996. Bryophyte vegetation and habitat gradients in the Tikhaia Bay Region, Hooker Island, Franz Josef Land, Arctic Russia // Bryologist. Vol. 99. N 4. P. 407–415.
- Ohenoja E., Vauras J., Ohenoja M. 1998. The *Inocybe* species found in the Canadian Arctic and West Siberian sub-arctic, with ecological notes // V. A. Mukhin, H. Knudsen (eds.) Arctic and alpine mycology. Vol. 5. Ekaterinburg. P. 106–121.
- Oostendorp C. 1987. The bryophytes of the Paleozoic and the Mesozoic // Bryophyt. Bibl. Vol. 34. 112 p. + 49 plates.
- Øvstedal D. O., Lewis Smith R. I. 2001. Lichens of Antarctica and South Georgia. Cambridge. 411 p.
- Øvstedal D. O., Tønsberg T., Elvebakk A. 2009. The lichen flora of Svalbard // Sommerfeltia. Vol. 33. P. 1–393.
- Palibin I. V. 1903. Resultats botaniques du voyage à l'Océan Glacial sur le bateau briseglace «Ermak», pendant l'été de l'année 1901. II. Végétation de la partiémeridionale de la Terre François Joseph // Bull. du Jard. Imp. Bot. de St.-Petersbourg. T. III. Livr. 5. P. 34–66.
- Pang K. L., Raymond K. K., Chow K., Chan C. W., Vrijmoed L. P. 2011. Diversity and physiology of marine lignicolous fungi in Arctic waters: a preliminary account // Polar Res. Vol. 30. P. 58–59.
- Pankow H., Haendel D., Richter W. 1991. Die Algenflorader Schirmacheroase (Ostantarktika) // Beih. Nova Hedwigia. Vol. 103. P. 1–195.
- Passarge S. 1920. Die Grundlagen der Landschaftskunde. Hamburg. 588 S.
- Patova E., Sivkov M. 2002. Diversity of soil Cyanophyta, CO₂-gas exchange and acetylene reduction of the soil crust in the cryogenic soils (East European tundra) // Beih. Nova Hedwigia. Vol. 123. P. 387–395.
- Pegler D. N., Spooner B. M., Smith R. I. L. 1981. Higher fungi of Antarctica, the subantarctic zone and Falkland Islands // Kew Bull. Vol. 35. P. 499–562.
- Petrini O., Petrini L. E., Dreyfuss M. M. 1992. Psychrophilic deuteromycetes from alpine habitats // Mycol. Helv. Vol. 5. N 1. P. 9–20.
- Plemenitaš A., Vaupotič T., Lenassi M. 2008. Adaptation of extremely halotolerant black yeast *Hortaea werneckii* to increased osmolarity: a molecular perspective at a glance // Studies in mycology. N 61. P. 67–75.
- Polunin N. 1951. The real Arctic: suggestion for its delimitation, subdivision and characterization // J. Ecol. Vol. 39. N 2. P. 308–315.
- Porsild A. E. 1957. Illustrated flora of the Canadian Arctic archipelago. Ottawa. 209 p. (National museum of Canada. Bull. N 146).
- Potemkin A. D. 2000. An updated list of liverworts of the Severnaya Zemlya Archipelago (East Siberian High Arctic) with description of new species, *Scapania matveyevae* // Arctoa. Vol. 9. P. 95–100.
- Potemkin A. D. 2014. Contributions to the liverwort flora of the Russian Arctic: Frantz Josef Land, Vize, Uedineniya, Troynoy and Vaygach islands // Novosti sist. nizsh. rast. Vol. 48. P. 374–379.
- Potemkin A. D., Safronova I. N. 2015. Contribution to the liverwort flora of the Russian Arctic. 2: Uedineniya Island (Kara Sea) // Novosti Sist. Nizsh. Rast. Vol. 49. P. 382–386.
- Powell J. M. 1967. Some lichen and bryophytes from the Lake Hazen area, Ellesmere Island, N. W. T. // Bryologist. Vol. 70. N 2. P. 246–250.
- Pugh G. J. F., Allsopp D. 1982. Microfungi in Signy Island, South Orkney Islands // British Antarctic survey bulletin. Vol. 57. P. 55–67.
- Recent literature on lichens and Mattick's literature index. Режим доступа: <http://www.nhm.uio.no/botanisk/lav/RLL/RLL>. HTM (дата обращения: 23.02.2014).
- Redhead S. A. 1984. *Arrhenia* and *Rimbachia*, expanded generic concepts, and a re-evaluation of *Leptoglossum* with emphasis on muscicolous North American taxa // Can. J. Bot. Vol. 62. P. 865–892.
- Redhead S. A. 1989. A biogeographical overview of the Canadian mushroom flora // Can. J. Bot. Vol. 67. P. 3003–3062.
- Redhead S. A., Kuyper T. W. 1987. Lichenized agarics: taxonomic and nomenclatural riddles // Arctic Alpine Mycology. Vol. 11. P. 319–348.

- Redhead S. A., Miller O. K., Watling R., Ohenoja E. 1982. *Marasmius epidryas* // Fungi Canadenses. Ottawa. N 213.
- Robinson C. H. 2001. Cold adaptation in Arctic and Antarctic fungi // New Phytologist. N 151. P. 341–353.
- Robinson C. H., Borisova O. B., Callaghan T. V., Lee J. A. 1996. Fungal hyphal length in litter of *Dryas octopetala* in a high Arctic polar semidesert, Svalbard // Polar Biol. Vol. 16. N 1. P. 71–74.
- Round F., Crawford R., Mann D. 1990. The diatoms. Biology and morphology of genera. Cambridge et al. 747 p.
- Ruisi S., Barreca D., Selbmann L., Zucconi L., Onofri S. 2007. Fungi in Antarctica // Rev. Envir. Sci. Biotechnol. N 6. P. 127–141.
- Russell N. J. 2006. Antarctic microorganisms: coming in from the cold // Culture. Vol. 27. N 2. P. 1–8.
- Ryberg M., Larsson E., Molau U. 2009. Ectomycorrhizal diversity on *Dryas octopetala* and *Salix reticulata* in an alpine cliff ecosystems // Arct. Antarct. Alpine Res. Vol. 41. N 4. P. 506–514.
- Saag L., Saag A., Randlane T. 2009. World survey of the genus *Lepraria* (*Stereocaulaceae*, lichenized Ascomycota) // Lichenologist. Vol. 41. Part 1. P. 25–60.
- Santesson R. 1993. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund. 240 p.
- Savile D. B. O. 1961. The botany of the northwestern Queen Elizabeth islands // Can. J. Bot. Vol. 39. P. 909–942.
- Sayre G. 1951. The identity of *Grimmia ovalis* and *G. commutata* // Bryologist. Vol. 54. N 2. P. 91–94.
- Schuster R. M. 1966. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Vol. 1. New York, London. XVII + 802 p.
- Schuster R. M. 1969. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Vol. 2. New York, London. XII + 1062 p.
- Schuster R. M. 1974. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Vol. 3. New York, London. IX + 880 p.
- Schuster R. M. 1980. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Vol. 4. New York. XVIII + 1334 p.
- Schuster R. M. 1988. The Hepaticae of South Greenland // Beih. Nova Hedwigia. Vol. 92. P. 1–255.
- Schuster R. M. 1992a. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Vol. 5. Chicago. XVII + 854 p.
- Schuster R. M. 1992b. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Vol. 6. Chicago. XVII + 937 pp.
- Schuster R. M., Damsholt K. 1974. The Hepaticae of West Greenland from ca. 66° N to 72° N // Medd. om Grønland. Vol. 199. N 1. P. 1–373.
- Schuster R. M., Steere W. C., Thomson J. W. 1959. The terrestrial cryptogams of northern Ellesmere Island // Nation. Mus. Can. Bull. N 164. P. 1–132.
- Sculberg O. M. 1996. Terrestrial and limnic algae and cyanobacteria // Elvebakk A., Prestrud P. (eds.). A catalog of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Norsk Polar-institut, Skrift. Vol. 198. Oslo P. 383–395.
- Sekretareva N. 1999. The vascular plants of the Russian arctic and adjacent territories. Sofia; Moscow. 160 p.
- Shaw A. J. 1981. A taxonomic revision of the propaguliferous species of *Pohlia* (Musci) in North America // J. Hattori Bot. Lab. N 50. P. 1–81.
- Sheath R. G., Muller K. M. 1997. Distribution of stream macroalgae in four high arctic drainage basins // Arctic. Vol. 50. P. 355–364.
- Shiryayev A. G. 2006. Clavarioid fungi of the Urals. III. The arctic zone // Микология и фитопатология. Т. 40. Вып. 4. С. 294–306.
- Shiryayev A. G. 2013. Spatial heterogeneity of the species composition of a clavarioid fungi's complex in the Eurasian Arctic // Contemporary problems of ecology. Vol. 6. N 4. P. 381–389.
- Shiryayev A. G., Mukhin V. A. 2010. Clavarioid-type fungi from Svalbard: their spatial distri-

- tribution in the European high Arctic // North American Fungi. Vol. 5. N 5. P. 67–84.
- Singh S. M., Singh P., Thajuddin N. 2008. Biodiversity and distribution of Cyanobacteria at Dronning Maud Land East Antarctica // Acta Bot. Malacitana. Vol. 33. P. 17–28.
- Smith R. I. L. 1984. Terrestrial plant biology of the sub-Antarctic and Antarctic // Antarctic Ecology. R. M. Laws (ed.). London. Vol. 1. P. 63–162.
- Smith R. I. L. 1994. Species diversity and resource relationships of South Georgian fungi // Antarctic Sci. Vol. 6. N 1. P. 45–52.
- Sochting U., Zhurbenko M., Hansen E. S. 1992. Notes on the genus *Caloplaca* in the Siberian arctic // Graphis Scripta. Vol. 4. Issue 1. P. 30–32.
- Sonjak S., Frisvad J. C., Gunde-Cimerman N. 2006. *Penicillium* mycobiota in arctic subglacial ice // Microb. Ecol. Vol. 52. N 2. P. 207–216.
- Sonjak S., Frisvad J. C., Gunde-Cimerman N. 2007. Genetic variation among *Penicillium crustosum* isolates from Arctic and other ecological niches // Microb. Ecol. Vol. 53. N 4. P. 521–532.
- Steere W. C. 1959. Musci // The terrestrial cryptogams of northern Ellesmere Island / Nat. Mus. Can. Bull. N 164. P. 70–108.
- Stibal M., Šabacká M., Kaštovská K. 2006. Microbial communities on glacier surfaces in Svalbard: impact of physical and chemical properties on abundance and structure of cyanobacteria and algae // Microb. Ecol. Vol. 52. P. 644–654.
- Storner P. 1940. Bryophytes from Franz-Josef Land and eastern Svalbard. Norg. Svalb. og Isbavs // Undersök Medd. Vol. 47. P. 1–16.
- Scoboda J., Henry G. H. 1987. Succession in marginal arctic environments // Arctic and Alpine Research. Vol. 19. N 4. P. 373–384.
- Tang E. P. Y., Tremblay R., Vincent W. F. 1997. Cyanobacterial dominance of polar freshwater ecosystems: are high-latitude mat-formers adapted to low temperature? // J. Phycol. Vol. 33. P. 171–181.
- Tedrow J. C. F. 1977. Soils of the polar landscapes. New Brunswick (New Jersey). 638 p.
- Temina M., Kondratyuk S. Y., Zelenko S. D., Nevo E., Wasser S. P. 2005. Lichen-forming, lichenicolous, and allied fungi of Israel. Ruggell. 384 p.
- The lichens of Great Britain and Ireland. 2009. 2nd ed. Great Britain. 1046 p.
- Thomasson K. 1958. Zur planktonkunde Spitzbergens, 1 // Hydrobiologia. Vol. 12. N 2-3. P. 226–236.
- Thomson J. W. 1984. American Arctic lichens. 1. The Macrolichens. New York. 504 p.
- Thomson J. W. 1990. Lichens in the Canadian Arctic islands // Canada's missing dimension. Ottawa. Vol. 1. P. 385–420.
- Thomson J. W. 1997. American Arctic lichens. 2. The Microlichens. Madison. 675 p.
- Thorsteinsson R. 1961. The history and geology of Meighen Island, Arctic Arhipelago // Geol. Survey of Canada. Bull. N 75. P. 1–19.
- Timdal E. 1990. *Gypsoplacaceae* and *Gypsoplaca*, a new family and genus of squamiform lichens // Bibl. Lichenol. Vol. 38. P. 419–427.
- Timdal E. 1992. A monograph of the genus *Toninia* (*Lecideaceae*, Ascomycetes) // Opera Botanica. N 110. P. 1–137.
- Tönsberg T., Zhurbenko M. 2006. *Lepraria gelida*, a new species from the Arctic // Graphis Scripta. Vol. 18. Issue 2. P. 64.
- Tosi S., Onofri S., Brusoni M., Zucconi L., Vishniac H. 2005. Response of Antarctic soil assemblages to experimental warming and reduction of UV radiation // Polar Biol. Vol. 28. N 6. P. 470–482.
- Turicchia S., Ventura S., Schütte U. M. E., Soldati E., Zielke M., Solheim B. 2005. Biodiversity of the cyanobacterial community in the foreland of the retreating glacier Midre Lovénbreen, Spitsbergen, Svalbard // Arch. Hydrobiol. Suppl. Vol. 117. P. 427–440.
- Vézina S., Vincent W. F. 1997. Arctic cyanobacteria and limnological properties on their environment: Bilot Island, Northwest Territories, Canada (73° N, 80° W) // Polar Biol. Vol. 17. P. 523–534.
- Villeneuve V., Vincent W. F., Komarek J. 2001. Community structure and microhabitat characteristics of cyanobacterial mats in an extreme high Arctic environment: Ward Hunt Lake // Algae and extreme environments. Beih. Nova Hedwigia. N 123. P. 199–224.

- Vincent W. F. 2000. Cyanobacterial dominance in the Polar regions // The ecology of Cyanobacteria. Dordrecht. P. 321–340.
- Vincent W. F., Downes M. T., Castenholz R. W., Howard-Williams C. 1993. Community structure and pigment organisation of cyanobacteria-dominated microbial mats in Antarctica // Eur. J. Phycol. N 28. P. 213–221.
- Vitikainen O. 1994. Taxonomic revision of *Peltigera* (lichenized Ascomycotina) in Europe // Acta Bot. Fennica. Vol. 152. P. 1–96.
- Vohnlanthen C. M., Walker D. A., Reynolds M. K., Kade A. N., Kuss P., Daniëls F. J. A., Matveyeva N. V. 2008. Patterned ground plant communities along a bioclimatic gradient in the high Arctic // Phytocoenologia. Vol. 38. N 1–2. P. 23–63.
- Washburn A. 1956. Classification of patterned ground and review of suggested origins // Geol. Sci. Amer. Vol. 67. P. 823–866.
- Westberg M. 2007. *Candelariella* (*Candelariaceae*) in western United States and northern Mexico: the 8-spored, lecanorine species // Bryologist. Vol. 110. Issue 3. P. 391–419.
- Wille N. 1879. Ferskvandsalger fra Novaja Semlja samlede af Dr. F. Kjellman paa Norden-skiöld's Expedition 1875 // Öfvers. Kongl. Vet.-Akad. Förhandl. Bd. 5. S. 13–74.
- Yarden O., Ainsworth T. D., Leggat G. R. W., Fine M., Hoegh-Guldberg O. 2007. Increased prevalence of ubiquitous Ascomycetes in an acropoid coral (*Acropora formosa*) exhibiting symptoms of brown band syndrome and skeletal eroding band disease // Applied and environmental microbiology. Vol. 73. N 8. P. 2755–2757.
- Young S. B. 1971. The vascular flora of St. Lawrence Island with special references to floristic zonation in the Arctic regions // Contrib. Gray Herb. Vol. 201. P. 11–115.
- Yurtsev B. A. 1994. Floristic division of the Arctic // J. Veg. Sci. N 5. P. 765–776.
- Zakhia F., Jungblut A. D., Taton A., Vincent W. F., Wilimotte A. 2007. Cyanobacteria in cold environments // Psychrophiles: from biodiversity to biotechnology. Berlin. P. 121–135.
- Zhurbenko M. P. 1996. Lichens and lichenicolous fungi of the northern Krasnoyarsk Territory, Central Siberia // Mycotaxon. Vol. 58. P. 185–232.
- Zhurbenko M. 2007. *Corticifraga santessonii* and *C. chugachiana* (Lecanoromycetes, Ascomycota), new species of lichenicolous fungi from the Holarctic // Lichenologist. Vol. 39. N 3. P. 221–226.
- Zhurbenko M. P. 2008. Lichenicolous fungi from Russia, mainly from its Arctic. II // Mycologia Balcanica. Vol. 5. N 1–2. P. 13–22.
- Zhurbenko M. P. 2009a. Lichenicolous fungi and lichens from the Holarctic. Part II // Opuscula Philolich. Vol. 7. P. 121–186.
- Zhurbenko M. P. 2009b. Lichenicolous fungi and some lichens from the Holarctic // Opuscula Philolich. Vol. 6. P. 87–120.
- Zhurbenko M. P. 2009c. New and interesting lichenicolous hypocrealean fungi from the Northern Hemisphere // Sydowia. Vol. 61. N 1. P. 177–188.
- Zhurbenko M. P. 2009d. *Sagediopsis pertusariicola* (Verrucariales), a new lichenicolous ascomycete from the Arctic // Nova Hedwigia. Vol. 88. N 3–4. P. 549–555.
- Zhurbenko M. P. 2010a. Lichenicolous fungi and lichens growing on *Stereocaulon* from the Holarctic, with a key to the known species // Opuscula Philolich. Vol. 8. P. 9–39.
- Zhurbenko M. P. 2010b. New and interesting lichenicolous fungi from Eurasia. II // Mycosphere. Vol. 1. Issue 3. P. 213–222.
- Zhurbenko M. P. 2012. Lichenicolous fungi growing on *Thamnia*, mainly from the Holarctic, with a worldwide key to the known species // Lichenologist. Vol. 44. N 2. P. 147–177.
- Zhurbenko M. P. 2013. Lichenicolous fungi and some allied lichens from the Canadian Arctic // Opuscula Philolich. Vol. 12. P. 180–197.
- Zhurbenko M., Ahti T. 2005. Contribution to the study of the lichen genera *Cladina* and *Cladonia* in the Russian Arctic, mainly from Taimyr Peninsula and Severnaya Zemlya // Nova Hedwigia. Vol. 81. N 1–2. P. 79–95.
- Zhurbenko M. P., Alstrup V. 2004. Lichenicolous fungi on *Cladonia* mainly from the Arctic // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups. Vol. 34. N 1. P. 477–499.
- Zhurbenko M. P., Brackel W. von. 2013. Checklist of lichenicolous fungi and lichenicolous lichens of Svalbard, including new species, new records and revisions // Herzogia. Vol. 26. P. 323–359.

- Zhurbenko M. P., Grube M. 2010. *Arthonia pannariae* (Arthoniaceae, Arthoniales), a new lichenicolous fungus from northern Holarctic // *Graphis Scripta*. Vol. 22. P. 47–51.
- Zhurbenko M. P., Hansen E. S. 1992. New, rare or otherwise interesting lichen species from the Siberian Arctic // *Mycotaxon*. Vol. 45. P. 275–284.
- Zhurbenko M. P., Santesson R. 1996. Lichenicolous fungi from the Russian Arctic // *Herzogia*. Vol. 12. P. 147–161.
- Zhurbenko M. P., Triebel D. 2003. *Cercidospora lecidomae* (Dothideales, Ascomycetes), a new lichenicolous fungus from the North Holarctic // *Bibl. Lichenol.* Vol. 86. P. 205–214.
- Zhurbenko M. P., Triebel D. 2005. *Lasiosphaeriopsis pilophori* sp. nov. (Sordariales) and other lichenicolous fungi on *Pilophorus* // *Mycol. Progress*. Vol. 4. P. 317–323.
- Zhurbenko M. P., Triebel D. 2008. Three new species of *Stigmidium* and *Sphaerellothecium* (lichenicolous ascomycetes) on *Stereocaulon* // *Mycol. Progress*. Vol. 7. P. 137–145.
- Zhurbenko M. P., Laursen G. A., Walker D. A. 2005. New and rare lichenicolous fungi and lichens from the North American Arctic // *Mycotaxon*. Vol. 92. P. 201–212.
- Zhurbenko M. P., Matveeva N. V., Vonlanthen C., Walker D. A., Reynolds M. K. 2006. Lichens from Ellef Ringnes Island, Canadian Arctic Archipelago // *Evansia*. Vol. 23. N. 3. P. 69–78.
- Zielke M., Ekker A., Olsen R., Spjelkkavik S., Solheim B. 2002. The influence of abiotic factors on biological nitrogen fixation in different types of vegetation in High Arctic, Svalbard // *Arct. Antarct. Alpine Res.* Vol. 34. P. 293–299.
- Zielke M., Solheim B., Spjelkkavik S., Olsen R. 2005. Nitrogen fixation in the High Arctic: role of vegetation and environmental conditions // *Arct. Antarct. Alpine Res.* Vol. 37. P. 372–378.

Интернет-ресурсы:

http://ib.komisc.ru/add/j2/index.php?option=com_wrapper&Itemid=211

<http://www.binran.ru/projects/paf/index.htm>

<http://www.mun.ca/biology/delta/arcticf/>

www.indexfungorum.org/Names/fungic.asp

ИНДЕКС ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ¹

INDEX OF LATIN NAMES

Сосудистые растения

Vascular plants

- Alopecurus alpinus* Smith
Androsace triflora Adams
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.
Arenaria rossii R. Br.
A. rubella (Wahl.) Sm. f. *lis* (Fern.) Polunin
Artemisia borealis Pall.
Batrachium circinatum (Sibth.) Spach
B. trichophyllum (Chaix) van den Bosch
 subsp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Jan-
 chen
Braya purpurascens (R. Br.) Bunge
Calamagrostis holmii Lange
Caltha arctica R. Br.
Cardamine bellidifolia L.
Carex ensifolia Turcz. ex V. Krecz. subsp. *arcti-*
 sibirica Jurtz.
C. misandra R. Br.
C. nardina Fries s. l.
C. stans Drej.
C. ursina Dew.
Catabrosa algida (Sol.) Th. Fries
C. concinna Th. Fries
Cerastium alpinum L.
C. arcticum Lange
C. beeringianum Cham. et Schlecht. subsp. *bi-*
 alynickii (Tolm.) Tolm.
C. bialynickii Tolm.
C. edmondstonii (Wats.) Murb. et Ostenf.
C. hyperboreum Tolm.
C. regelii Ostenf.
Chamaenerion latifolium (L.) Holub
Chrysosplenium alternifolium L. s. l.
Cochlearia arctica Schlecht.
C. groenlandica L.
C. officinalis L.
Deschampsia alpina (L.) Roem. et Schult.
D. borealis (Trautv.) Roshev.
D. brevifolia R. Br.
D. adamsii Ledeb.
D. alpina L.
D. barbata Pohle
D. bellii Holm
D. cinerea Adams
D. corymbosa R. Br. ex DC.
D. fladnizensis Wulf
D. kjellmanii Lid ex Ekman
D. lactea Adams
D. micropetala Hook.
D. nivalis Liljebl.
D. oblongata R. Br.
D. pauciflora R. Br.
D. pilosa DC.
D. pohlei Tolm.
D. psilosantha Rupr.
D. subcapitata Simm.
Dryas integrifolia Vahl s. l.
D. octopetala L. s. l.
D. punctata Juz. s. l.
Dupontia fisheri R. Br.
Equisetum arvense L.
E. arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Rupr.
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr
Erigeron eriocephalus J. Vahl
Eriophorum angustifolium Honck. var. *triste* Th.
 Fries
E. angustifolium L.
E. polystachyon L.
E. scheuchzeri Hopp
E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Love
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge s. l.
Eutrema edwardsii R. Br.
Festuca baffinensis Polun.
F. brachyphylla Schult. et Schult.
F. hyperborea Holmen
F. viviparoidea Krajina ex Pavlicek
Gastrolychnis × *triflorum* (R. Br.) Tolm. et
 Kozh.
G. affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozh.
G. apetala (L.) Tolm. et Kozh.
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.
Juncus biglumis L.
Lagotis glauca Gaert. subsp. *minor* (Willd.)

¹ Прямым шрифтом приведены растения, встречающиеся в зоне полярных пустынь, курсивом — исключенные таксоны и основные синонимы.

Hult.
L. minor (Willd.) Standl.
Luzula arctica Blytt
L. arcuata Wahlbn.
L. confusa Lindeb.
L. nivalis (Laest.) Spreng.
Lychnis apetalata L. var. *arctica* (Fries) Cody
L. triflora R. Br.
Melandrium apetalum (L.) Fenzl
Minuartia arctica (Stev. ex Sér.) Aschers. et Graebn.
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.
M. rossii R. Br.
M. rubella (Wahlenb.) Hiern
M. verna (L.)
Myosotis alpestris F. W. Schmidt subsp. *asiatica* Vestergr. ex Hult.
M. asiatica (Vesterg.) Schischk. et Serg.
Nardosmia frigida (L.) Hook.
Neurolooma nudicaule (L.) DC.
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle
Oxyria digyna (L.) Hill
Papaver polare (Tolm.) Perf.
Parrya nudicaulis (L.) Regel
Pedicularis hirsuta L.
Petasites frigidus (L.) Fries
Phippsia algida (Soland.) R. Br.
P. concinna (Th. Fries) Lindeb.
Pleuropogon sabinii R. Br.
Poa abbreviata R. Br.
P. alpigena (Blytt) Lindm. s. l.
P. alpina L.
P. arctica R. Br.
P. glauca Vahl
P. hartzii Gand.
P. lindebergii Tzvel.
P. pseudoabbreviata Roschev.
P. rigens Hartm.
Polygonum viviparum L.
Potentilla emarginata Pursch.
P. hyperarctica Malte
P. pulchella R. Br.
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand et Redf.
P. bruggemanni T. J. Sørensen
P. paupercula (Holm) Fern. et Weath.
P. phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr.
P. tenella (Lange) Holmb. s. l.
P. vaginata (Lge) Fern. et Weath.
P. vahliana (Liebm.) Scribn. et Merr.
Ranunculus circinatus (Sibth.) Spach f. *subrigidus* (W. Drew) Benson,
R. hyperboreus Rottb.
R. nivalis L.
R. sabinei R. Br.
R. sulphureus C. J. Phipps
Sagina intermedia Fenzl
S. linnaei Presl.
S. saginoides (L.) Karst
Salix arctica Pall.
S. polaris Wahlenb.

S. reptans Rupr.
Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.
Saxifraga cernua L.
S. cespitosa L.
S. comosa (Retz.) Fellm.
S. foliolosa R. Br.
S. groenlandica L.
S. hieracifolia L.
S. hirculus L.
S. hyperborea R. Br.
S. nivalis L.
S. oppositifolia L.
S. platysepala (Trautv.) Tolm.
S. rivularis L.
S. serpyllifolia Pursh
S. stellaris L.
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith
S. tricuspidata Rottb.
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.
Sieversia glacialis (Adams) R. Br.
Silene acaulis (L.) Jacq.
S. involucrata (Cham. et Schlecht.) Bocquet
Stellaria crassipes Hult.
S. edwardsii R. Br.
S. laeta Richard.
S. longipes Goldie.
S. monantha Hulten.
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst.
T. lacerum Greene
T. phymatocarpum J. Vahl
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.

Мхи Mosses

Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch.
Aloina brevirostris (Hook. et Grev.) Kindb.
Amblystegium jungermannioides (Brid.) A. J. E. Sm.
A. riparium (Hedw.) Schimp.
A. serpens (Hedw.) Beuch et al.
A. sprucei (Bruch) Bruch et al.
A. varium (Hedw.) Lindb.
Amphidium fulvella (Dicks.) Bruch et al.
A. lapponicum (Hedw.) Schimp.
A. mougeotii (Bruch et al.) Schimp.
Andreaea blyttii Bruch et al.
A. obovata Thed.
A. papillosa Lindb.
A. rupestris var. *acuminata* (Bruch et al.) Scharp
A. rupestris var. *papillosa* (Lindb.) Podp.
A. rupestris Hedw. var. *rupestris*
A. rupestris var. *sparsifolium* (J. E. Zetterst.) Sharp
Anoetangium tenuinerve (Limpr.) Paris
Aplodon wormskjoldii (Hornem.) R. Br.
Arctoa anderssonii Wich.
A. fulvella (Dicks.) Bruch et al. var. *anderssonii* (Wich.) Grout

Aulacomnium acuminatum (Lindb. et Arnell) Kindb.
A. palustre (Hedw.) Schwägr. var. *imbricatum* Bruch et al.
A. palustre var. *palustre*
A. turgidum (Wahlenb.) Schwägr.
Bartramia ithyphylla Brid.
B. oederi Brid.
Blindia acuta (Hedw.) Bruch et al.
Brachytheciastrum collinum (Schleich. ex Müll. Hal.) Ignatov et Huttunen
B. trachypodium (Funck ex Brid.) Ignatov et Huttunen
Brachythecium cirroscum (Schwaegr.) Schimp.
B. collinum (Schleich. ex Müll. Hal.) Bruch et al.
B. coruscum I. Hagen
B. glaciale Bruch et al.
B. groenlandicum (C. E. O. Jensen) Schljakov
B. mildeanum (Schimp.) Schimp.
B. plumosum (Hedw.) Bruch et al.
B. salebrosum (F. Weber et D. Mohr) Bruch et al.
B. trachypodium (Brid.) Bruch et al.
B. turgidum (Hartm.) Kindb.
B. udum (I. Hagen) I. Hagen
Bryobrittonia longipes (Mitt.) D. G. Horton
B. pellucida R. S. Williams
Barbula ferruginascens Stirt.
B. icmadophila Schimp. ex Müll. Hal.
B. recurvirostris (Hedw.) Dixon
B. rigidula (Hedw.) Milde
B. rufa (Lorentz) Jur.
Bryoerythrophyllum ferruginascens (Stirt.) Giacom.
B. recurvirostrum (Hedw.) P. C. Chen
B. rubrum (Jur. ex Geh.) P. C. Chen.
Bryum algovicum Sendtn. ex Müll. Hal.
B. amblyodum Müll. Hall.
B. annotinete Kindb.
B. annotinum Hedw.
B. arcticum (R. Br.) Bruch et al.
B. argenteum Hedw.
B. bimum (Schreb.) Turner
B. calophyllum R. Br.
B. capillare Hedw.
B. coruscum I. Hagen
B. crudum (Hedw.) Turner
B. cryophilum Mörtensson
B. cucullatum Schwägr.
B. cyclophyllum (Schwägr.) Bruch et al.
B. elegans Nees
B. globosum Lindb.
B. knowltonii Barnes
B. neodamense Itzigs.
B. nitidulum Lindb.
B. nutans (Hedw.) Turner
B. obtusifolium Lindb.
B. oeneum Blytt ex Bruch et al.

B. ovatum Jur.
B. pallescens Schleich. ex Schwägr.
B. pendulum (Hornsch.) Schimp.
B. pendulum var. *compactum* (Hornsch.) Hartm.
B. pseudocrispulum (Podp.) L. I. Savicz
B. pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.
B. rutilans Brid.
B. schimperii Müll. Hal.
B. stenotrichum Müll. Hal.
B. subneodamense Kindb.
B. teres Lindb.
B. tortifolium Funck ex Brid.
B. ventricosum Relh.
B. weigeliai Spreng.
B. wrightii Sull. et Lesq.
Bucklandiella sudetica (Funck) Bednarek-Ochyra et Ochyra
Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb.
C. sarmentosum (Wahlenb.) Kindb.
C. stramineum (Dicks. ex Brid.) Kindb.
C. trifarium (F. Weber et D. Mohr) Kindb.
C. turgescens (T. Jensen) Kindb.
C. richardsonii (Mitt.) Kindb.
Camptothecium nitens (Hedw.) Schimp.
C. trichoides Lindb.
Campylium arcticum (R. S. Williams) Broth.
C. polygamum (Bruch et al.) Lange et C. E. O. Jensen
C. stellatum (Hedw.) C. E. O. Jensen
C. zemliae (C. O. E. Jensen) C. E. O. Jensen
Catharinaea laevigata Brid.
Catoscopium nigratum (Hedw.) Brid.
Ceratodon heterophyllum Kindb.
C. purpureus (Hedw.) Brid.
C. purpureus var. *rotundifolius* Berggr.
Cinclidium arcticum (Buch et al.) Schimp.
C. stygium Sw. G. R. Brassard
C. latifolium Lindb.
C. subrotundum Lindb.
Cirriphyllum cirroscum (Schwägr.) Grout
Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr
Cnestrum schisti (F. Weber et D. Mohr) I. Hagen
Codiophorus fascicularis (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra
Conostomum boreale Sw.
C. tetragonum (Hedw.) Lindb.
Cratoneuron arcticum Steere
C. curvicaule (Jur.) G. Roth
C. filicinum (Hedw.) Spruce
C. filicinum var. *arcticum* (Steere) Brassard
C. filicinum var. *curvicaule* (Jur.) Mönk.
Cratoneuroopsis relaxa (Hook. f. et Wilson) M. Fleisch ex Broth. subsp. *minor* (Wilson et Hook.f.) Ochyra.
Ctenidium procerrimum (Molendo) Lindb.
Cynodontium polycrapon (Hedw.) Schimp.

- C. sp.*
C. tenellum (Schimp.) Limpr.
C. virens (Hedw.) Schimp.
Cyrtomnium hymenophylloides (Huebener) T. J. Kop.
C. hymenophyllum (Bruch et al.) Holmen
Desmatodon ellesmerensis Brassard
D. heimii var. *arcticus* (Lindb.) H. A. Crum
D. latifolius (Hedw.) Brid.
D. leucostoma (R. Br.) Berggr.
D. obliquus Bruch et al.
D. suberectus (Hook.) Limpr
D. systylius Schimp.
Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp.
Dicranella crispa (Hedw.) Schimp.
D. sp.
D. subulata (Hedw.) Schimp.
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Milde
Dicranum acutifolium (Lindb. et Arnell) C. E. O. Jensen
D. arcticum Schimp.
D. fulvellum (Dicks.) Sm.
D. angustum Lindb.
D. bonjeani De Not.
D. brevifolium (Lindb.) Lindb.
Dicranum congestum Brid.
D. elongatum Schleich. ex Schwägr.
D. flexicaule Brid.
D. fuscescens Turner
D. groenlandicum Brid.
D. laevidens R. S. Williams
D. leioneuron Kindb.
D. majus Turner
D. muehlenbeckii Bruch et al.
D. scoparium Hedw. var. *scoparium*
D. scoparium var. *integrifolium* Lindb.
D. spadiceum J. E. Zetterst.
Didymodon asperifolius (Mitt.) H. A. Crum, Steere et L. E. Anderson
D. idymodon recurvirostris (Hedw.) Jenn.
D. rufus Lorentz
D. icmadophilus (Schimp. ex Müll. Hal.) R. H. Zander
D. rigidulus Hedw.
Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch et al.
D. montanum I. Hagen
D. hagenii Ryan. ex H. Philib.
D. inclinatum (Hedw.) Bruch et al.
Ditrichum flexicaule (Schwägr.) Hampe
Drepanocladus arcticus (R. S. Williams) Hedenäs
D. badius (C. Hartm.) G. Roth
D. brevifolius (Lindb.) Warnst.
D. exannulatus (Schimp.) Warnst.
D. exannulatus var. *tundrae* (Arnell) Warnst.
D. fluitans (Hedw.) Warnst.
D. intermedius (Lindb.) Warnst.
D. latifolius (Lindb. et Arnell) Warnst.
D. lycopodioides (Brid.) Warnst.
D. pseudostramineus (Müll. Hal.) G. Roth
D. revolvens (Sw. ex anon.) Warnst.
D. tundrae (Arnell) Loeske
D. uncinatus (Hedw.) Warnst.
D. polygamus (Bruch et al.) Hedenäs
D. sendtneri (Schimp. ex H. Müll.) Warnst.
Encalypta affinis R. Hedw.
E. alpina Sm.
E. procera Bruch
E. rhaptocarpa Schwägr.
E. rhaptocarpa var. *actica* (Lindb.) I. Hagen
E. rhaptocarpa var. *leptodon* Lindb.
E. streptocarpa Hedw.
E. vulgaris Hedw.
Erythrophyllum rubellum Hilp. var. *ruberrimum* L. Savicz
Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et Huttune
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn.
Fissidens arcticus Bryhn
F. viridulus (Sw.) Wahlenb.
Funaria arctica (Berggr.) Kindb.
Grimmia alpestris (F. Weber et D. Mohr) Schleich.
G. alpicola Hedw.
G. alpicola var. *latifolia* (J. E. Zetterst.) Limpr.
G. anodon Bruch et al.
G. apocarpa Hedw.
G. donniana Sw.
G. elatior Bruch ex Bals.-Criv. et De Not.
G. incurva Schwägr.
G. longirostris Hook.
G. ovalis (Hedw.) Lindb.
G. tenera J. E. Zetterst.
G. tenuicaulis R. S. Williams
G. torquata Drumm.
Gymnostomum aeruginosum Sm.
G. recurvirostrum Hedw.
Haplodon wormskjoldii (Hornem.) I. Hagen
Hennediella heimii (Hedw.) R. H. Zander var. *arctica* (Lindb.) R. H. Zander
Holmgrenia chrysea (Schwägr.) Lindb.
H. stricta (Lorentz) Lorentz
Hygroamblystegium tenax (Hedw.) Jenn.
H. varium (Hedw.) Mönk.
Hygrohypnella polare (Lindb.) Ignatov et Ignatova
Hygrohypnum alpestre (Hedw.) Loeske
H. cochlearifolium (Venturi) Broth.
H. luridum (Hedw.) Jenn.
H. polare (Lindb.) Loeske
Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al.
Hymenoloma crispulum (Hedw.) Ochyra
Hymenostylium recurvirostrum (Hedw.) Dixon
Hypnum apiculatum Thede.
H. bambergeri Schimp.
H. brevifolium Lindb.
H. callichroum Brid.
H. catenulatum Brid. ex Paris
H. catenulatum (Brid. ex Schrad.) Brid.
H. cirrosum Schwägr.
H. collinum Müll. Hal.
H. cupressiforme Hedw.
H. hamulosum Bruch et al.
H. herjedalicum (Schimp.) Lindb.
H. holmenii Ando
H. julaceum (Schwägr.) Vill. ex Schwägr.
H. nitens Hedw.
H. polare Lindb.
H. procerrimum Molendo
H. proliferum Hedw.
H. revolutum (Mitt.) Lindb.
H. salebrosus Hoffm. ex F. Weber et D. Mohr
H. sarmentosum Wahlenb.
H. stellatum Hedw.
H. stramineum Dicks ex Brid.
H. subimponens Lesq.
H. turgescens T. Jensen
H. uncinatum Hedw.
H. uncinatum var. *orthothecioides* (Lindb.) J. E. Zetterst.
H. vaucheri Lesq.
Isopterygiopsis pulchella (Hedw.) Z. Iwats.
Isopterygium pilchellum (Hedw.) A. Jaeger et Sauerb.
Kiaeria blyttii (Bruch et al.) Broth.
K. glacialis (Berggr.) I. Hagen
K. starkei (F. Weber et D. Mohr) I. Hagen
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson
Leptodictyum riparium (Hedw.) Warnst.
Leskea chrysea (Schwägr.) Ångstr.
L. rupestris Berggr.
L. rupestris Berggr.
L. sprucei Bruch
L. stricta Lindb.
Leskeella nervosa (Brid.) Loeske
Limprichtia cossonii (Schimp.) L. E. Anderson, H. A. Crum, W. R. Buck
L. revolvens (Sw. ex anon) Loeske
Loeskygnum badium (Hartm.) H. K. G. Paul
Lyellia aspera (I. Hagen et C. E. O. Jensen) Frye
Meesia longiseta Hedw.
M. trifaria H. A. Crum, Steere et L. E. Anderson
M. tristicha Bruch
M. triquetra (Jolycl.) Ångstr.
M. uliginosa Hedw.
Mielichhoferia mielichhoferiana (Funck) Loeske
Mniobryum albicans (Wahlenb.) Limpr.
M. wahlenbergii (F. Weber et D. Mohr) Jenn.
Mnium affine Bland. var. *integrifolium* (Lindb.) Milde
M. ambiguum H. Müll.
M. blyttii Bruch et al.
M. hymenophylloides Huebenner
M. orthorrhynchum Müll. Hal.
M. rugicum Laurer
M. serratum Schrad. ex Brid.
M. lycopodioides Schwägr.
M. marginatum (Dicks.) P. Beauv.
M. thomsonii Schimp.
Molendoa tenuinervis Limpr.
Myurella appiculata (Sommerf.) Bruch et al.
M. julacea (Schwägr.) Bruch et al.
M. tenerrima (Brid.) Lindb.
Niphotrichum canescens (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra subsp. *canescens*
N. canescens subsp. *latifolium* (C. E. O. Jensen) Bednarek-Ochyra et Ochyra
N. ericoides (Brid.) Bednarek-Ochyra et Ochyra
N. panschii (Müll. Hal.) Bednarek-Ochyra et Ochyra
Ochyraea alpestris (Hedw.) Ignatov et Ignatova
O. cochlearifolia (Venturi) Ignatov et Ignatova
Oligotricum hercynicum (Hedw.) Lam et DC.
Oncophorus compactus (Bruch et al.) Kindb.
O. virens (Hedw.) Brid.
O. wahlenbergii Brid.
Orthotheciella varia (Hedw.) Ochyra
Orthothecium acuminatum Bryhn
O. rufescens (Schwägr.) Bruch et al.
O. chryseon (Schwägr.) Bruch et al.
O. strictum Lorentz
Orthotrichum arcticum Schimp.
O. killiasii Müll Hal.
O. pellucidum Lindb.
O. pylaisii Brid.
O. speciosum Nees
Philocrya aspera I. Hagen et C. E. O. Jensen
Philonotis caespitosa Jur.
P. fontana (Hedw.) Brid.
P. tomentella Molendo var. *borealis* (I. Hagen) Loeske
P. tomentella var. *tomentella*
Plagiomnium affine (Bland.) T. J. Kop.
P. curvatulum (Lindb.) Schljakov
P. drummondii (Müll. Hal.) A. L. Andrews
P. ellipticum (Brid.) T. J. Kop.
P. medium (Bruch et al.) T. J. Kop.
P. medium subsp. *curvatulum* (Lindb.) T. J. Kop.
Plagiopus oederianus (Sw.) H. A. Crum et L. E. Anderson
Plagiothecium berggrenianum Frisvoll
P. beringiensis A. J. Shaw
P. cavifolium (Brid.) Z. Iwats.
P. denticulatum (Hedw.) Bruch et al.
P. laetum Bruch et al.
P. pulchellum (Hedw.) Schimp.
P. svalbardense Frisvoll
Platydictya jungermannioides (Brid.) H. A. Crum
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.
Pogonatum alpinum (Hedw.) Röhl.
P. capillare (Michx.) Brid.
P. dentatum (Brid.) Brid.

P. urnigerum var. *subintegrifolium* (Arnell et C. E. O. Jensen) H. Moeller
P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv. var. *urnigerum*
Pohlia andrewsii A. J. Shaw
P. rutilans (Schimp.) Lindb.
P. annotina (Hedw.) Lindb.
P. cruda (Hedw.) Lindb.
P. crudoides (Sull. et Lesq.) Broth.
P. filum (Schimp.) Mörtensson
P. nutans (Hedw.) Lindb.
P. obtusifolia (Vill. ex Brid.) L. F. Koch
P. prolifera (Kindb.) Lindb. ex Broth.
P. schimperii (Müll. Hal.) A. L. Andrews
P. wahlenbergii (F. Weber et D. Mohr) A. L. Andrews
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm.
P. fragile (Bryhn) Schljakov
P. septentrionale (Brid.) E. I. Ivanova, N. E. Bell et Ignatov
P. sexangulare (Brid.) G. L. Sm.
Polytrichum alpestre Hoppe
P. alpinum Hedw.
P. alpinum var. *septentrionale* (Röhl.) Lindb.
P. fragile Bryhn
P. heimii var. *obtusifolia* (Müll. Hal.) I. Hagen
P. hyperboreum R. Br.
P. jensenii I. Hagen
P. juniperinum Hedw.
P. juniperinum var. *strictum* (Menzies ex Brid.) Röhl.
P. lanciolata (Hedw.) Müll. Hal.
P. obtusifolia (R. Br.) Müll. Hal.
P. piliferum Hedw.
P. strictum Brid.
P. swartzii Hartm.
Pottia heimii var. *arctica* Lindb.
Pseudocalliergon brevifolium (Lindb.) Hedenäs
P. lycopodioides (Brid.) Hedenäs
P. trifarium (F. Weber et D. Mohr) Loeske
P. turgescens (T. Jensen) Loeske
Pseudocrossidium obtusum (Lindb.) H. A. Crum et L. E. Anderson
Pseudoleskeella chilensis (Lor.) Ochyra
P. nervosa (Brid.) Nyholm
P. nervosa var. *rupestris* (Berggr.) Nyholm
P. catenulate (Brid. ex Schrad.) Kindb. var. *rupestris*
P. rupestris (Berggr.) Hedenäs et L. Söderstr.
P. tectorum (Funck ex Brid.) Kindb. ex Broth.
Pseudostereodon procerrimum (Molendo) M. Fleisch.
Psilopilum arcticum Brid.
P. cavifolium (Wilson) I. Hagen
P. laevigatum (Wahlenb.) Lindb.
Pterigynandrum filiforme Hedw.
Pterygoneurum arcticum Steere
P. lamellatum (Lindb.) Jur.
P. ovatum (Hedw.) Dixon
Racomitrium canescens (Hedw.) Brid.

R. canescens var. *ericoides* (Brid.) Hampe
R. canescens subsp. *latifolium* (C. E. O. Jensen) Frisvoll.
R. ericoides (Brid.) Brid.
R. fasciculare (Hedw.) Brid.
R. hypnoides Lindb.
R. lanuginosum (Hedw.) Brid.
R. panschii (Müll. Hal.) Kindb.
R. sudeticum (Funck) Bruch et al.
Rhizomnium andrewsianum (Steere) T. J. Kop.
Saelania glaucescens (Hedw.) Broth.
Sanionia georgicouncinata (Müll. Hal.) Ochyra et Hedenäs
S. nivalis Hedenäs
S. orthothecioides (Lindb.) Loeske
S. uncinata (Hedw.) Loeske
Sarmentypnum sarmentosum (Wahlenb.) Tuom. et T. J. Kop.
Schistidium abrupticostatum (Bryhn) Ignatova et H. H. Blom
S. agassizii Sull. et Lesq.
S. alpicola (Hedw.) Limpr.
S. andreaeopsis (Müll. Hal.) Laz.
S. apocarpum (Hedw.) Limpr.
S. apocarpum var. *didymontoides* Loeske et L. Savicz
S. confertum (Funck) Bruch et al.
S. flexipile (Lindb. ex Broth.) G. Roth
S. frigidum H. H. Blom
S. frissvollianum H. H. Blom
S. gracile (Schwägr.) Limpr.
S. grandirete H. H. Blom
S. holmenianum Steere et Brassard
S. papillosum Culm.
S. platyphyllum (Mitt.) H. Perss.
S. pulchrum H. H. Blom
S. rivulare (Brid.) Podp.
S. rivulare subsp. *latifolium* (J. E. Zetterst.) H. A. Crum et L. E. Anderson
S. sordidum I. Hagen
S. sp.
S. strictum (Turner) Loeske ex Mårtensson
S. tenerum (J. E. Zetterst.) Nyholm
Sciuro-hypnum glaciale (Bruch et al.) Ignatov et Huttunen
S. plumosum (Hedw.) Ignatov et Huttunen
Scorpidium cossonii (Schimp.) Hedenäs
S. turgescens (T. Jensen) Loeske
Seligeria polaris Berggr.
Sphagnum girgensohnii Russow
S. squarrosum Crome
S. subsecundum Nees
S. teres (Schimp.) Ångstr.
Splachnum vasculosum Hedw.
S. wormskioldii Hornem.
Stegonia latifolia (Schwägr.) Venturi ex Broth.
S. pilifera (Brid.) H. A. Crum et L. E. Anderson
Stereodon bambergeri (Schimp.) Lindb.

S. callichrous (Brid.) Braithw.
S. hamulosus (Bruch et al.) Lindb.
S. holmenii (Ando) Ignatov et Ignatova
S. plicatulus Lindb.
S. procerrimus (Molendo) Bauer
S. revolutus Mitt.
S. subimponens (Lesq.) Broth.
S. vaucheri (Lesq.) Lindb. ex Broth.
Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenäs
Syntrichia norvegica F. Weber
S. ruralis (Hedw.) F. Weber et D. Mohr
Tayloria acuminata Hornsh.
Tetraplodon bryioides Lindb.
T. bryioides var. *cavifolius* (Schimp.) H. Möller
T. mnioides (Hedw.) Bruch et al.
T. mnioides var. *paradoxus* (R. Br.) C. E. O. Jensen
T. pallidus I. Hagen
T. paradoxus (R. Br.) I. Hagen
T. urceolatus (Hedw.) Bruch et al.
Thuidium abietinum (Hedw.) Schimp.
Timmia austriaca Hedw.
T. megapolitana Hedw. var. *norvegica* Lindb.
T. bavarica Hessel.
T. norvegica J. E. Zeterst.
T. sibirica Lindb. et Arnell
Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske
Tortella arctica (Arnell) Crundw. et Nyholm
T. fragilis (Hook. et Wilson) Limpr.
T. tortuosa (Hedw.) Limpr.
Tortula euryphylla R. H. Zander
T. hoppeana (Schultz) Ochyra
Tortula lanceolata R. H. Zander.
T. leucostoma (R. Br.) Hook. et Grev.
T. mucronifolia Schwägr. var. *aristata* Warnst.
T. mucronifolia var. *mucronifolia*
T. norvegica (F. Weber) Lindb.
T. ruralis (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.
T. systylia (Schimp.) Lindb.
Trichostomum arcticum Kaal.
T. flexicaule (Schwägr.) Bruch et al.
T. cuspidatissimum Cardot et Thér.
Voitia hyperborea Grev. et Arn.
Warnstorfia exannulata (Bruch et al.) Loeske
W. fluitans (Hedw.) Loeske
W. pseudostraminea (Müll. Hal.) Tuom. et T. J. Kop.
W. sarmentosa (Wahlenb.) Hedenäs
W. tundrae (Arnell) Loeske
Webera annotina (Hedw.) Bruch
W. cruda (Hedw.) Fürnr.
W. gracilis (Bruch et al.) De Not.
W. nutans Hedw.
W. prolifera Kindb.
W. schimperii Schimp.
W. wahlenbergii A. L. Andrews
Weissia crispula Hedw.

Печеночники
 Liverworts
Anastrophyllum assimile (Mitt.) Steph.
A. minutum (Schreb.) R. M. Schust.
Aneura pinguis (L.) Dumort.
Anthelia juratzkana (Limpr.) Trevis.
Apomarsupella revoluta R. M. Schust.
Arnellia fennica (Gottsche) Lindb.
Athalamia hyalina (Sommerf.) S.Hatt.
Barbilophozia barbata (Schmid. ex Schreb.) Loeske
B. hatcheri (A. Evans) Loeske
B. rubescens (R. M. Schust. et Damsh.) Kart. et L. Söderstr.
Blepharostoma trichophyllum (L.) Dumort.
Cephalozia bicuspidata (L.) Dumort. (incl. *C. ambigua* C. Massal.)
C. lunulifolia (Dumort.) Dumort.
C. pleniceps (Autin) Lindb.
Cephaloziella arctogena (R. M. Schust.) Konstant.
C. biloba auct. non (Lindb.) Müll. Frib.
C. divaricata (Sm.) Schiffn.
C. grimsulana (J. B. Jack ex Gottsche et Rabenh.) Lacout.
C. pearsonii auct. non (Spruce) Douin
C. polystratosa (R. M. Schust. et Damsh.) Konstant.
C. spinigera (Lindb.) Warnst.
C. subdentata Warnst.
C. uncinata R. M. Schust.
C. varians (Gottsche) Steph.
Cryptocolea imbricata R. M. Schust.
Diplophyllum albicans (L.) Dumort.
D. taxifolium (Wahlenb.) Dumort.
Eremonotus myriocarpus (Carrington) Pearson
Frullania nisquallensis auct. non Sull.
F. subarctica Vilnet, Borovichev et Bakalin
Gymnocolea inflata (Huds.) Dumort. (subsp. *acutiloba* (Schiffn.) R. M. Schust. et Damsh. ex L. Söderstr. et Váňa)
Gymnomitrium apiculatum (Schiffn.) Müll. Frib.
G. concinnatum (Lightf.) Corda
G. corallioides Nees
G. obtusum auct. non (Lindb.) Pearson
Jungermannia cf. *borealis* Damsh et Váňa
J. crenulata Smith f. *gracillima* auct. non (Smith.) Hook.
J. polaris Lindb.
J. pumila With.
Leiocolea badensis (Gottsche) Jørg.
L. collaris (Nees) Schljakov
L. gillmanii (Austin) A. Evans
L. heterocolpos (Hartm.) M. A. Howe
Lophozia excisa (Dicks.) Dumort.
L. excisa (Dicks.) Dumort. var. *grandiretis* S. W. Arnell
L. gillmanii var. *ciliolata* auct. non R. M. Schust.

L. groenlandica (Nees) Macoun)
L. jurensis Müll. Frib.
L. longiflora (Nees) Schifffn. var. *longiflora* sensu Schljakov 1980 non Damsholt 2002
L. pellucida R. M. Schust.
L. perssonii H. Buch et S. W. Arnell
L. polaris (R. M. Schust.) R. M. Schust. et Damsh.
L. rubrigemma R. M. Schust.
L. savicziae Schljakov
L. schusteriana Schljakov
L. sudetica (Nees ex Huebener) Grolle
L. ventricosa (Dicks.) Dumort. s. l.
L. wenzelii (Nees) Steph.
Marchantia alpestris (Nees) Burgeff
Marsupella apiculata Schifffn.
M. arctica (Berggr.) Bryhn et Kaal.
M. boeckii (Austin) Kaal.
M. sprucei (Limpr.) Bernet
Mesoptychia badensis (Gottsche ex Rabenh.) L. Söderstr. et Váňa
M. collaris (Nees) L. Söderstr. et Váňa
M. gillmanii (Austin) L. Söderstr. et Váňa
M. heterocolpos (Thed. ex Hartm.) L. Söderstr. et Váňa
M. sahlbergii (Lindb.) A. Evans
Moerckia hibernica (Hook.) Gottsche
Odontoschisma denudatum auct. non (Mart.) Dumort.
O. elongatum (Lindb.) A. Evans
O. macounii (Austin) Underw.
Orthocaulis atlanticus (Kaal.) H. Buch
O. binsteadii (Kaal.) H. Buch
O. cavifolius H. Buch et S. W. Arnell
O. florigatus auct. non (Lindb.) Evans
O. floerkei (F. Weber et D. Mohr) H. Buch
O. hyperboreus (R. M. Schust.) Konstant.
O. kunzeanus (Huebener) H. Buch
O. quadrilobus (Lindb.) H. Buch
Plagiochila arctica Bryhn et Kaal.)
P. asplenioides (L.) Dumort. s. l.
P. porelloides (Torr. ex Nees) Lindenb.
Prasanthus suecicus (Gottsche) Lindb.
Preissia quadrata (Scop.) Nees
Ptilidium ciliare (L.) Hampe
Radula prolifera Arnell
Sauteria alpina (Nees) Nees
Scapania brevicaulis Taylor
S. calcicola auct. non (Arnell et J. Perss.) Ingham
S. crassiretis Bryhn
S. curta (Mart.) Dumort.
S. cuspiduligera (Nees) Müll. Frib.
S. gymnostomophila Kaal.
S. hyperborea Jørg.
S. kaurinii Ryan
S. ligulifolia (R. M. Schust.) R. M. Schust.
S. lingulata H. Buch
S. matveyevae Potemkin
S. mucronata H. Buch subsp. *praetervisiva* (Meyl.) R. M. Schust.
S. nemorea (L.) Grolle subsp. *crassiretis* (Bryhn) Potemkin
S. nemorosa (L.) Dumort.
S. obcordata (Berggr.) S. W. Arnell
S. paludicola Loeske et Müll. Frib.
S. perssonii R. M. Schust.
S. scandica (Arnell et H. Buch) Macvicar
S. simmonsii Bryhn et Kaal.
S. spitsbergensis (Lindb.) Müll. Frib.
S. undulata (L.) Dumort.
S. zemliae S. W. Arnell
Schistochilopsis grandiretis (Lindb. ex Kaal.) Konstant.
S. hyperarctica (R. M. Schust.) Konstant.
S. opacifolia (Culm. ex Meyl.) Konstant.
Solenostoma cf. *sphaerocarpum* (Hook.) Steph.
S. obovatum (Nees) R. M. Schust. s. l.
Sphenolobopsis pearsonii (Spruce) R. M. Schust.
Sphenolobus minutus (Schreb.) Berggr.
Tetralophozia setiformis (Ehrh.) Schljakov
Tritomaria exsectiformis (Breidl.) Loeske
T. heterophylla R. M. Schust.
T. polita (Nees) Jørg.
T. quinquentata (Huds.) H. Buch
T. scitula (Tayl.) Jørg. var. *spinosa* Herzog ex Müll. Frib.
T. scitula (Taylor) Jørg.

Цианопрокариоты и водоросли

Cyanoprokaryotes and algae

Achnanthes affinis Grun.
Achnanthidium affine (Grun.) Czarnecki
A. minutissimum (Kütz.) Czarnecki
Actinochloris terrestris (Vich.) Ettl et Gärtner
Ammatoidea normannii W. West et G. S. West
Anabaena laxa A. Braun ex Born. et Flah.
A. sp.
Anathece minutissima (W. West) Komárek et al.
A. saxicola Näg.
Aphanocapsa conferta (W. West et G. S. West) Kom.-Legn. et Cronb.
A. elachista W. West et G. S. West.
A. sp.
A. grevillei (Hass.) Rabenh.
A. incerta (Lemm.) Cronb. et Komárek
A. muscicola (Menegh.) Wille
A. testacea Näg.
Aphanothece caldariorum Richt.
A. castagnei (Bréb.) Rabenh.
A. microscopica Näg.
A. saxicola Näg.
Ascochloris multinucleata Bold et Mac Entee
Asterococcus superbus (Cienkowski) Scherffel
Borodinelopsis texensis Dykstra
Botrydiopsis arhiza Borzi

B. cf. intercedens Pasch.
Bracteacoccus aeriis Bischoff et Bold
B. sp.
B. aggregatus Tereg
B. cohaerens Bischoff et Bold
B. giganteus Bischoff et Bold
B. grandis Bischoff et Bold
B. medionucleatus Bischoff et Bold
B. minor (Chod.) Petrová
B. pseudominor Bischoff et Bold
Bumilleria sp.
Calothrix elenkinii Kossinsk.
C. parietina Thur. ex Born. et Flah.
Cecidichloris adnata (Korsch.) Ettl
Chamaesiphon polonicus (Rost.) Hansg.
Characiopsis malleus Pasch.
C. minima Pasch.
Characium simplex Korsch.
Chlamydocapsa lobata Broady
C. sp.
Chlamydomonas clathrata (Korsch.) Pascher.
C. oblonga Anachin
C. sp.
Chlamydomonium simplex (Korsch.) Ettl et Komárek
C. sp.
C. starrii (Fott) Ettl et Gärtner
Chlorella saccharophila (Krüger) Migula
C. ellipsoidea Gern.
C. terricola Hollerb.
C. vulgaris Beijer.
Chloridella neglecta Pasch.
Chlorococcum ellipsoideum Deason et Bold
C. humicola (Näg.) Rabenh.
C. infusium (Schränk) Menegh.
C. robustum Ettl et Gärtner
Chlorogloea sp.
Chloromonas clathrata (Pasch.) Korsch. ex Ettl
C. cf. moewusii Gerloff
C. infirma (Gerloff) P. C. Silva
C. macroplastida Lund
C. oblongella Lund
C. obtusata Korsh.
C. sectilis Korsh.
C. snowiae Prantz. var. *snowiae*
C. snowiae var. *palmelloides* Lund
Chlorophysema chlorastera Ettl
Chloroplana terricola Hollerb.
Chlorosarcina longispinosa Chant. et Bold
Chlorosarcinopsis arenicola Groover et Bold
C. communis Groover et Bold
C. gelatinosa Chant. et Bold
C. sp.
Chlorosphaeropsis alveolata Herndon
Chroococcus cohaerens (Bréb.) Näg.
C. dispersus (Keissl.) Lemm.
C. limneticus Lemm.
C. minutus (Kütz.) Näg.
C. pallidus (Näg.) Näg.
C. sp. 1
C. sp. 2
C. sp. 3
C. sp. 4
C. spelaeus Erceg.
C. turgidus (Kütz.) Näg.
C. varius A. Braun
Closterium cornu Ehr. ex Ralfs
C. striolatum Ehr. ex Ralfs
Coccobotrys sp.
Coelosphaerium kuetingianum Näg.
Cosmarium biretum Bréb. ex Ralfs var. *trigibberum* Nordstedt
C. botrytis Menegh. ex Ralfs
C. crenulatum Näg.
C. cyclicum P. Lundell var. *arcticum* (Nordstedt) West et G. S. West
C. globosum Bulnheim var. *compressa*
C. holmiense P. Lundell var. *holmiense*
C. holmiense var. *integrum* P. Lundell
C. impressulum Elfving
C. microsphinctum Nordstedt
C. ochthodes Nordstedt
C. praemorsum Bréb.
C. quadratum (F. Gay) De Toni
C. quadratum var. *willei* (Schmidle) W. Krieger et Gerloff
C. quadratum Ralfs ex Ralfs var. *quadratum*
C. sp.
C. speciosum P. Lundell var. *speciosum*
C. speciosum var. *biforme* Nordstedt
C. spetsbergense Nordstedt
C. subtumidum Nordstedt
Cyanosarcina sp.
Cyanothece aeruginosa (Näg.) Komárek
C. major (Schröt.) Komárek
Cylindrocystis brebissonii (Ralfs) De Bary
C. crassa De Bary
Coccomyxa solarinae Chod.
Deasonia cohaerens (Deason) Ettl et Komárek
D. gigantea (Deason) Ettl et Komárek
D. multinucleata (Deason et Bold) Ettl et Komárek
D. variabilis (Deason) Ettl et Gärtner
Desmotetra stigmatica (Deason) Deason et Floyd
Diadesmis contenta (Grun. in V. H.) Mann
Dichothrix compacta Born. et Flah.
D. gypsophila (Kütz.) Born. et Flah.
Dictyochloris pulchra Deason et Herndon
Dictyochloropsis splendida Geitl. emend. Tsch.-Woess
D. symbiontica Tsch.-Woess var. *symbiontica*
D. symbiontica var. *ellipsoidea* Tsch.-Woess
Dictyococcus pseudovarians Korsch.
D. schumacherensis Metting
Diplosphaera chodatii Bialosuknia emend. Vischer
Eolimna minima (Grun.) Lange-Bert.
Ettlia sp.

Eucapsis alpina Clem. et Shantz
 E. minor (Skuja) Elenk.
 E. sp. 1
 E. sp. 2
 Eunotia praerupta Ehr. var. praerupta
 E. praerupta var. muscicola J. B. Pet.
 Eustigmatus cf. magnus (J. B. Pet.) Hibberd
 Fernandinella alpina Chodat var. semiglobosa
 Fritsch et John
 Fottea pyrenoidosa Broady
 Geissleria ignota (Krasske) Lange-Bert. et
 Metzeltin
 G. schoenfeldii (Hustedt) Lange-Bert. et Met-
 zeltin
 Geitlerinema sp.
 G. splendidum (Grev.) Anagn.
 Geminella terricola Boye-Pet.
 Gloeocapsa alpina (Näg.) Brand
 G. sp.
 G. atrata Kütz.
 G. biformis Erceg.
 G. compacta Kütz.
 G. fusco-lutea (Näg.) Kütz.
 G. kuetzingiana Näg.
 G. novacekii Komárek et Anagn.
 G. punctata Näg.
 G. ralfsii (Harvey) Kütz.
 G. rupicola Kütz.
 G. sanguinea (C. Ag.) Kütz.
 G. violascea (Corda) Rabenh.
 Gloeocapsopsis magma (Bréb.) Komárek et
 Anagn.
 Gloeococcus braunii Lund
 G. minutissima King.
 Gloeotheca rupestris (Lyngb.) Born.
 G. sp. 1
 G. sp. 2
 G. sp. 3
 Gloeotila protogenita Kütz.
 G. scopulina (Hazen) Heering.
 Gomphosphaeria aponina Kütz.
 Halochlorella rubescens Dang.
 Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.
 Hassalia byssoidea Hass. ex Born. et Flah.
Heterococcus chodatii Visch.
 H. sp.
 H. viridis Chodat
Heterothrix debilis Visch.
 H. exilis Pasch.
 Hormoscilla sp.
 Hormotilopsis gelatinosa Trainor et Bold
 Jaaginema pseudogeminatum (Schmid)
 Anagn. et Komárek
 Kamptonema formosum (Bory ex Gom.) Stru-
 necký et al.
 Keratococcus bicaudatus (A. Br.) Boye-Pet.
 Klebsormidium flaccidum (Kütz.) Silva. et
 Mat. et Black.
 K. subtilissimum (Rabenh.) Pickett-Heaps
 Kobayasiella subtilissima (Cl.) Lange-Bert.

Korschpalmella microscopica (Korsh.) Fott
 Leptolyngbia aeruginea (Kütz. ex Hansg.)
 Komárek
 L. gelatinosa (Voronich.) Anagn. et Komárek
 L. boryana (Gom.) Anagn. et Komárek
 L. foveolarum (Mont. ex Gom.) Anagn. et
 Komárek
 L. gracillima (Zopf ex Hansg.) Anagn. et
 Komárek
 L. nostocorum (Born. ex Gom.) Anagn. et
 Komárek
 L. notata (Schmidle) Anagn. et Komárek
 L. tenuis (Gom.) Anagn. et Komárek
 L. sp. 1
 L. sp. 2
 Limnococcus limneticus (Lemm.) Komárková
 et al.
 Luticola mutica (Kütz.) Mann
Lyngbya aestuarii Liebman ex Gom.
 var. *antarctica* Fritsch
 L. fritschii Anagn.
 L. sp.
 Macrochloris dissecta Korsch.
 M. multinucleata (Reisigl) Ettl et Gärtner
 M. radiosa Ettl et Gärtner
 M. sp.
 Mayamaea atomus (Kütz.) Lange-Bert.
 Merismopedia arctica (Kosinsk.) Komárek et
 Anagn.
 M. glauca (Ehrenb.) Kütz.
 M. punctata Meyen
 M. tenuissima Lemm.
 M. thermalis Kütz.
 Microchaete calothrichoides Hansg.
 Microcoleus autumnalis (Trev. ex Gom.) Stru-
 necky Komárek et J. R. Johansen
 M. *tenerrimus* Gom.
 M. favosus (Gom.) Struncky, Komárek et
 J. R. Johansen
 M. paludosus Gom. ex Gom.
 M. vaginatus (Vauch.) Gom. ex Gom. f. vagi-
 natus
 M. vaginatus f. monticola (Kütz.) Elenk.
 Microcystis pulvereae (Wood) Forti emend.
 Elenk. f. irregularis (B. -Peters.) Elenk.
Microneis linearis (W. Smth) Meister
 Monodus sp.
 Monoraphidium cf. terrestre (Brist.) Krienitz
 Mougeotia sp.
 Muriella cf. decolor Visch.
 M. sp.
 M. terrestris Boye-Pet.
 Muriellopsis pyrenigera Reisigl
 M. sphaerica Broady
 Mychonastes homosphaera (Skuja) Kalina et
 Punč.
 Myrmecia incisa Reisigl
 Nautococcus solutus Archib.
 N. terrestris Archib.
Navicula atomus (Kütz.) Grun.

N. cincta (Ehr.) Ralfs
 N. *contenla* (Grun in Van) Heurck
 N. *lagerstedtii* Cleve
 N. *minima* var. *atomooides* (Grun.) Cl. Grun.
 N. *mutica* Kütz.
 N. *pupula* Kütz.
 N. *schoenfeldii* Hust.
 N. *subtilissima* Cl.
 N. dicephala Ehr.
 N. microcephala Grun.
 Neochloris minuta Arce et Bold
 N. sp.
 N. pyrenoidosa Arce et Bold
 N. terrestris Herndon
 N. texensis Archib.
 Neochlorosarcina deficiens (Groover et Bold)
 Watanabe
 N. minuta (Groover et Bold) Watanabe
 Neospongiococcum concentricum (Anderson
 et Nichols) Deason
 N. excentricum (Deason et Bold) Deason et
 Cox
 N. macropyrenoidosum Deason et Cox
 N. mobile Deason et Cox
 Nostoc commune Vauch. ex Born. et Flah.
 N. *entophytum* Born. et Flah.
 N. edaphicum Kondrateva
 N. kihlmanii Lemm.
 N. linckia Born. ex Born. et Flah.
 N. paludosum Kütz. ex Born. et Flah.
 N. parmelioides Kütz. ex Born. et Flah.
 N. punctiforme (Kütz. ex Hariot) Hariot
 Oscillatoria curviceps C. Ag. ex Gom.
 O. *deflexoides* Elenk. et Kosinsk.
 O. sancta Kütz. ex Gom.
 O. sp. 2
 O. sp. 1
Palmella microscopica Korsch.
 P. miniata Leibl.
 Palmellopsis gelatinosa Korsch.
 Parietochloris alveolaris (Bold) Watanabe et
 Floyd
 Penium curtum (Bréb. ex Ralfs) Kütz. f. majus
 Wille
 Petalonema alatum Berk. ex Kirchn.
 P. crustaceum C. Ag. ex Kirchn.
 Phormidesmis molle (Gom.) Turicchia et al.
 Phormidium ambiguum f. novae-semiliae
 (Schirsch.) Elenk.
 P. ambiguum Gom. f. Ambiguum
 P. animale (C. Ag.) Trev. ex Gom. Anagn. et
 Komárek
 P. deflexoides (Elenk. et Kosinsk.) Anagn.
 P. *formosum* (Bory ex Gom.) Anagn. et Komá-
 rek
 P. inundatum Kütz. ex Gom.
 P. jenkelianum G. Schmid
 P. lividum Näg.
 P. subfuscum Kütz. ex Gom.
 P. sp.

P. uncinatum Gom. ex Gom.
 Pinnularia borealis Ehr.
 P. interrupta W. Smith f. minutissima Hust
 P. microstauron (Ehr.) Cl.
 P. molaris Grun. var. lapponica K. Mölder
 P. undulata W. Gregory
 Planktolyngbya limnetica (Lemm.) Kom.-
 Legn. et et Cronb.
 Planktosphaeria gelatinosa G. M. Smith
 Planophila terrestris Groover et Hofstetter
Plectonema gracillimum Zopf ex Hansg.
 Prasiola crispa (Lightfoot) Kütz.
 P. sp.
 Pseudanabaena frigida (Fritsch) Anagn.
 Pseudochlorococcum typicum Archibald
 Pseudococcomyxa simplex (Mainx) Fott
 Pseudodictyochloris dissecta Vinatzer
 P. multinucleata (Broady) Ettl et Gärtner
 Pseudophormidium sp. 1
 P. sp. 2
 Pseudosphaerocystis lacustris (Lemm.) Novák.
 P. neglecta (Teil.) Bourr.
 P. sp.
 Radiosphaera minuta Herndon
 R. sp.
 Rhabdoderma irregulare (Naum.) Geitl.
 Rhopalocystis cucumis Reisigl
 Rivularia biasoletiana Menegh. ex Born. et
 Flah.
 Schizothrix arenaria (Berk.) Gom.
 S. *friesii* (C. Ag.) Gom.
 S. sp.
 Scotiellopsis levicostata (Hollerb.) Punč. et
 Kalina
 S. sp.
 Scytonema crispum (C. Ag.) Born.
 S. hofmannii C. Ag. ex Born. et Flah.
 S. ocellatum Lyngb. ex Born. et Flah.
 Sellaphora pupula (Kütz.) Meresch.
 Snowella lacustris (Chodat) Komárek et Hin-
 dák
 Sphaerellopsis stellata Ettl
 Spongiocloris excentrica Starr
 S. gigantea Bischoff et Bold
 S. incrassata Chant. et Bold
 S. minor Chant. et Bold
 Stichococcus bacillaris Näg.
 S. chodatii (Bial.) Heering
 S. exiguus Gern.
 S. minor Näg.
 S. mirabilis Lagerh.
 Stigonema hormoides Kütz. ex Born. et Flah.
 S. minutum (C. Ag.) Hass. ex Born. et Flah.
 S. ocellatum (Dillw.) Thur. ex Born. et Flah.
 Stylosphaeridium stipitatum (Bachm.) Geitl.
 et Gimesi
 Symploca muscorum (C. Ag.) Gom.
 Symplocastrum aurantiacum (Hansg. ex
 Hansg.) Anagn.
 S. *friesii* (C. Ag.) ex Kirchn.

Synechococcus elongatus (Näg.) Näg.
S. sp. 1
S. sp. 2
S. sp. 3
Synechocystis crassa Voronich.
Tetracystis aerea Brown et Bold
T. aggregata Brown et Bold
T. aplanospora (Arce et Bold) Brown et Bold
T. excentrica Brown et Bold
T. fissurata Nakano
T. sp.
T. texensis Brown et Bold
Tetrasporidium javanicum Möbius
Tolypotrrix conglutinata Borzi
T. distorta Kütz. ex Born. et Flah.
T. fasciculata Gom.
T. penicillata Thur. ex Born. et Flah.
T. tenuis Kütz. f. tenuis
T. tenuis f. terrestris B. -Peters.
Trachelomonas volvocina Ehr.
Trebouxia arboricola Puym.
Trebouxia sp.
Tribonema bombycinum Derbes et Solier
T. utriculosum (Kütz.) Hazen
T. vulgare Pasch.
Trichocoleus sociatus (W. West et G. S. West)
Anagn.
T. tenerimus (Gom.) Anagn.
Ulothrix variabilis Kütz.
Woronichinia compacta (Lemm.) Komárek et Hindak
W. naegeliana (Unger) Elenk.
Xanthonema debile (Visch.) Silva
X. exile (Klebs) Silva*
X. sp.
Zygnema sp.

Напочвенные лишайники Terrestrial lichens

Agonimia gelatinosa (Ach.) M. Brand et Diederich
A. tristicula (Nyl.) Zahlbr.
Alectoria chalybeiformis (L.) Rohl.
A. jubata auct. var. chalybeiformis Ach.
A. minuscula Nyl.
A. nigricans (Ach.) Nyl.
A. nitidula (Th. Fr.) Vain.
A. ochroleuca (Hoffm.) A. Massal.
A. pubescens (L.) R. Howe
Allantoparmelia alpicola (Th. Fr.) Essl.
Alloctetraria madreporiformis (Ach.) Kärnefelt et A. Thell
Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Scheid.
Anaptychia bryorum Poelt
Arctocetraria andrejevii (Oxner) Kärnefelt et A. Thell
A. nigricans (Nyl.) Kärnefelt et A. Thell

Arctomia delicatula Th. Fr.
A. interfixa (Nyl.) Vain.
Arctoparmelia centrifuga (L.) Hale
A. incurva (Pers.) Hale
A. separata (Th. Fr.) Hale
Arthrorhaphis alpina (Schaer.) R. Sant.
A. citrinella (Ach.) Poelt
A. vacillans Th. Fr.
Bacidia bagliettoana (A. Massal. et De Not) Jatta
B. illudens (Nyl.) Lyngae
B. subfuscata (Nyl.) Th. Fr.
Baeomyces carneus Flörke
B. placophyllus Ach.
B. rufus (Huds.) Rehbent.
Biatora cuprea (Sommerf.) Fr.
B. sphaeroides (Dicks.) Körb.
B. subduplex (Nyl.) Printzen
Biatorella contigua N. S. Golubk. et Piin
Bilimbia lobulata (Sommerf.) Hafellner et Coppins
B. microcarpa (Th. Fr.) Th. Fr.
B. sabuletorum (Schreb.) Arnold
Blastenia ammiospila (Wahlenb.) Arup, Söchting et Frödén
Brigantiaea fuscolutea (Dicks.) R. Sant.
Brodoa intestiniiformis (Vill.) Goward
B. oroarctica (Krog) Goward
Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnefelt
B. hyperborea Øvstedal
Bryodina rhypariza (Nyl.) Hafellner et Türk
Bryonora castanea (Hepp) Poelt
B. pruinosa (Th. Fr.) Holt.-Hartw.
B. septentrionalis Holt.-Hartw.
Bryoplaca jungermanniae (Vahl) Söchting, Frödén et Arup
B. sinapisperma (Lam. et DC.) Söchting, Frödén et Arup
B. tetraspora (Nyl.) Söchting, Frödén et Arup
Bryoria chalybeiformis (L.) Brodo et D. Hawksw.
B. fuscescens (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw.
B. nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.
Buellia elegans Poelt
B. epigaea (Pers.) Tuck.
B. nivalis (Bagl. et Carestia) Hertel in Hafellner
B. papillata (Sommerf.) Tuck.
Caloplaca ammiospila (Ach.) H. Olivier
C. celata Th. Fr.
C. cerina (Hedw.) Th. Fr. s. l.
C. cerina (Hedw.) Th. Fr. var. chloroleuca (Sm.) Th. Fr.
C. elegans (Link) Th. Fr.
C. jungermanniae (Vahl) Th. Fr.
C. phaeocarpella (Nyl.) Zahlbr.
Caloplaca psoricida E. S. Hansen, Poelt et Söchting
C. saxifragarum Poelt
C. sinapisperma (Lam.) Maheu et A. Gillet

C. stillicidiorum (Vahl) Lyngae
C. subolivacea (Th. Fr.) Lyngae
C. tetraspora (Nyl.) H. Olivier
C. tirolensis Zahlbr.
C. tominii (Savicz) Ahlner
C. tornöensis H. Magn.
C. xanthostigmoidea (Räsänen) Zahlbr.
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.
C. canadensis H. Magn.
C. kuusamoensis Räsänen
C. placodizans (Nyl.) Lyngae
C. terrigena Räsänen
C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg.
C. aggregata M. Westb.
C. terrestris Räsänen
C. borealis M. Westb. (Westberg, 2007).
C. terrigena Räsänen
Catapyrenium cinereum (Pers.) Körb.
C. daedaleum (Kremp.) Stein
Cetraria aculeata (Schreb.) Fr.
C. cucullata (Bell.) Ach.
C. delisei (Bory) Th. Fr.
C. ericetorum Opiz
C. hepaticum (Ach.) Vain.
C. islandica (L.) Ach.
C. laevigata Rass.
C. muricata (Ach.) Eckfeldt
C. nigricans Nyl.
C. nivalis (L.) Ach.
Cetrariella delisei (Schaer.) Kärnefelt et A. Thell
C. fastigiata (Nyl.) Kärnefelt et A. Thell
Cladonia acuminata (Ach.) Norrl.
C. alaskana A. Evans
C. alinii Trass
C. alpicola (Flot.) Vain.
C. amaurocraea (Flörke) Schaer.
C. arbuscula (Wallr.) Flot. em. Ruoss s. l.
C. arbuscula (Wallr.) Flot. em. Ruoss subsp. arbuscula
C. arbuscula (Wallr.) Flot. em. Ruoss subsp. mitis (Sandst.) Ruoss
C. bellidiflora (Ach.) Schaer.
C. borealis S. Stenroos
C. cariosa (Ach.) Spreng.
C. carneola (Fr.) Fr.
C. cenotea (Ach.) Schaer.
C. cervicornis (Ach.) Flot.
C. cf. islandica Kristinsson et Ahti
C. chlorophaea (Sommerf.) Spreng.
C. coccifera (L.) Willd. s. l.
C. coccifera (L.) Willd. s. str.
C. cornuta (L.) Hoffm.
C. cornutoradiata (Coem.) Vain.
C. cryptochlorophaea Asahina
C. deformis (L.) Hoffm.
C. degenerans (Flk.) Spreng.
C. delessertii (Nyl.) Vain.
C. digitata (L.) Hoffm.
C. ecmocyna Leight.

C. elongata auct.
C. fimbriata (L.) Fr.
C. floerkeana (Fr.) Flörke
C. furcata (Huds.) Schrad.
C. gracilis (L.) Willd. s. l.
C. gracilis (L.) Willd. subsp. elongata (Wulfen) Vain.
C. lepidota Nyl.
C. luteoalba Wheldon et A. Wilson
C. macroceras (Delise) Hav.
C. macrophylla (Schaer.) Stenh.
C. macrophyllodes Nyl.
C. metacorallifera Asahina
C. mitis Sandst.
C. phyllophora Hoffm.
C. pleurota (Flörke) Schaer.
C. pocillum (Ach.) Grognot
C. pyxidata (L.) Hoffm.
C. rangiferina (L.) F. H. Wigg.
C. scabriuscula (Delise) Nyl.
C. squamosa Hoffm. s. l.
C. squamosa Hoffm. var. subsquamosa (Leight.) Vain.
C. stricta (Nyl.) Nyl. s. l.
C. stricta (Nyl.) Nyl. s. str.
C. stygia (Fr.) Ruoss
C. subcervicornis (Vain.) Kernst.
C. subfurcata (Nyl.) Arnold
C. subulata (L.) F. H. Wigg.
C. sulphurina (Michx.) Fr.
C. symphycarpia (Flörke) Fr.
C. thomsonii Ahti
C. trassii Ahti
C. turgida Hoffm.
C. uncialis (L.) F. H. Wigg. s. l.
C. uncialis (L.) F. H. Wigg. subsp. biuncialis (Hoffm.) M. Choisy
Coenogonium nigrum (Huds.) Ehrenb.
Collema arcticum Lyngae
Collema bachmanianum (Fink) Degel.
C. ceranicum Nyl.
C. polycarpon Hoffm.
C. pulposum (Bernh.) Ach.
C. substellatum H. Magn.
C. tenax (Sw.) Ach. emend. Degel. s. l.
C. tenax var. substellatum (H. Magn.) Degel.
C. undulatum Flot. var. granulosum Degel.
Cornicularia aculeata (Schreb.) Ach.
C. divergens Ach.
Cystocoleus ebeneus (Dillwyn) Thwaites
Dacampia hookeri (Borrer) A. Massal.
Dactylina arctica (Richardson) Nyl.
D. ramulosa (Hook.) Tuck.
Dermatocarpon arnoldianum Degel.
D. intestiniiforme (Körb.) Hasse
D. miniatum (L.) W. Mann s. l.
D. miniatum (L.) W. Mann var. complicatum (Lightf.) Th. Fr.
D. polyphyllizum (Nyl.) Blomb. et Forssell
D. polyphyllum (Wulfen) Dalla Torre et Sarnth.

Dibaeis baeomyces (L. fil.) Rambold et Hertel
 Diploschistes muscorum (Scop.) R. Sant.
Diplozomma alboatrum (Hoffm.) Flot.
 D. nivale (Bagl. et Carestia) Hafellner
 Endocarpon pusillum Hedw.
 Epilichen glauconigellus (Nyl.) Hafellner
 E. scabrosus (Ach.) Clem.
 Euopsis cf. granatina (Sommerf.) Nyl.
 E. pulvinata (Schaer.) Vain.
 Flavocetraria cucullata (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell
 F. nivalis (L.) Kärnefelt et A. Thell
 Frutidella caesia (Schaer.) Kalb
 Fulgensia bracteata (Hoffm.) Räsänen
 F. desertorum (Tomin) Poelt
 Fuscopannaria praetermissa (Nyl.) P. M. Jørg.
 F. viridescens P. M. Jørg. et Zhurb.
 Gowardia arctica P. Halonen, L. Myllys, S. Velmala et H. Hyvärinen
G. nigricans (Ach.) P. Halonen et al.
 G. sp.
 Gyalecta foveolaris (Ach.) Schaer.
 G. peziza (Mont.) Anzi
 Gyalolechia xanthostigmoidea (Räs.) Søchting, Frödén et Arup
 Gypsoplaca macrophylla (Zahlbr.) Timdal
Hypogymnia intestiniformis (Vill.) Räsänen
 H. physodes (L.) Nyl.
 H. subobscura (Vain.) Poelt
 Japewia tornöensis (Nyl.) Tønsberg
 Lecania subfuscula (Nyl.) S. Ekman
 Lecanora epibryon (Ach.) Ach.
 L. geophila (Th. Fr.) Poelt
 L. hagenii (Ach.) Ach. var. fallax Hepp
L. hagenii (Ach.) Ach. var. *saxifragae* (Anzi) R. Sant.
 L. leptacina Sommerf.
 L. leptacinella Nyl.
 L. luteoventralis Brodo
 Lecidea alpestris Sommerf.
L. collodea (Th. Fr.) Leight.
 L. ementiensis Nyl.
 L. epiphaea Nyl.
 L. ramulosa Th. Fr.
 L. septentrionalis Th. Fr.
 Lecidella euphorea (Flörke) Hertel
 L. wulfenii (Hepp) Körb.
 Lecidoma demissum (Rutstr.) Gotth. Schneid. et Hertel
 Leciophysma finmarkicum Th. Fr.
 Lepraria alpina (de Lesd.) Tretiaeh et Baruffo
L. cacuminum (A. Massal.) Loht.
 L. gelida Tønsberg et Zhurb.
 L. membranacea (Dickson) Vain.
 L. neglecta (Nyl.) Lettau
 L. vouauxii (Hue) R. C. Harris
Leproloma vouauxii (Hue) J. R. Laundon
 Leptogium arcticum P. M. Jørg.
 L. gelatinosum (With.) J. R. Laundon
 L. lichenoides (L.) Zahlbr.

L. pulvinatum (Hoffm.) Cromb.
 L. saturninum (Dicks.) Nyl.
 L. subtile (Schrad.) Torss.
 L. tenuissimum (Dicks.) Körb.
 Lobaria linita (Ach.) Rabenh.
 Lobotheallia alphoplaca (Wahlenb.) Hafellner
 L. melanaspis (Ach.) Hafellner
 Lopadium coralloideum (Nyl.) Lyngé
 L. pezizoideum (Ach.) Körb.
 Megalaria jemtlandica (Th. Fr. et Almq.) Fryday
 M. verrucosa (Ach.) Hafellner et V. Wirth
 Melanelia agnata (Nyl.) A. Thell.
 M. commixta (Nyl.) A. Thell
 M. hepaticum (Ach.) A. Thell
 M. stygia (L.) Essl.
 Melanohalea infumata (Nyl.) O. Blanco et al.
 Micarea assimolata (Nyl.) Coppins
 M. incrassata Hedl.
 M. peliocarpa (Anzi) Coppins et R. Sant.
 Mycobilimia berengeriana (A. Massal.) Hafellner et V. Wirth
 M. hypnorum (Lib.) Kalb et Hafellner
 M. lurida (Ach.) Hafellner et Türk
M. lurida (Ach.) Hafellner et Türk
 M. pilularis (Körb.) Hafellner et Türk
M. pilularis (Körb.) Hafellner et Türk
 Mycoblastus alpinus (Fr.) Hellb.
 M. sanguinarius (L.) Norman
 Nephroma arcticum (L.) Torss.
 N. expallidum (Nyl.) Nyl.
 Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold
 O. bryophaga (Erichsen) K. Schmitz et Lumb-sch
 O. frigida (Sw.) Lyngé f. lapuënsis (Vain.) Coppins
 O. frigida (Sw.) Lyngé s. l.
 O. grimmiae Lyngé
 O. gyalectina (Nyl.) Zahlbr.
O. inaequatula (Nyl.) Zahlbr.
 O. upsaliensis (L.) A. Massal.
O. inaequatula (Nyl.) Zahlbr.
 Pannaria hookeri (Sm.) Nyl.
P. annaria pezizoides (Weber) Trevis.
Parmelia alpicola Th. Fr.
P. centrifuga (L.) Ach.
P. incurva (Pers.) Fr.
P. infumata Nyl.
P. minuscula Nyl.
 P. omphalodes (L.) Ach. s. l.
 P. omphalodes (L.) Ach. subsp. glacialis Skult
 P. omphalodes (L.) Ach. subsp. pinnatifida (Kurok.) Skult
P. physodes (L.) Ach.
P. pubescens (L.) Vain.
 P. saxatilis (L.) Ach.
P. skultii Hale
P. stygia (L.) Ach.
P. subobscura Vain.
 P. sulcata Taylor

Parmeliella lepidiota (Sommerf.) Vain.
 P. triptophylla (Ach.) Müll. Arg.
 Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl.
 Parvoplaca tirolensis (Zahlbr.) Arup, Søchting et Frödén
 Peltigera apthosa (L.) Willd.
 P. canina (L.) Willd.
 P. didactyla (With.) J. R. Laundon s. l.
 P. didactyla (With.) J. R. Laundon var. extenuata (Nyl. ex Vain.) Goffinet et Hastings
 P. elisabethae Gyelnik
P. erumpens (Taylor) Lange
 P. frippii Holt.-Hartw.
 P. kristinssonii Vitik.
 P. lepidophora (Vain.) Bitter
 P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln.
 P. lyngéi Gyeln.
 P. malacea (Ach.) Funck
 P. monticola Vitik.
 P. neckeri Müll. Arg.
 P. polydactylon (Neck.) Hoffm.
 P. rufescens (Weiss) Humb.
P. rufescens var. *incusa* (Flot.) Körb.
 P. scabrosa Th. Fr.
 P. scabrosella Holt.-Hartw.
 P. venosa (L.) Hoffm.
 Pertusaria atra Lyngé
 P. bryontha (Ach.) Nyl.
P. bryophaga Erichsen
 P. coriacea (Th. Fr.) Th. Fr.
 P. dactylina (Ach.) Nyl.
P. freyi Erichsen
 P. geminipara (Th. Fr.) Brodo
 P. glomerata (Ach.) Schaer.
 P. octomela (Norman) Erichsen
 P. oculata (Dicks.) Th. Fr.
 P. panyrga (Ach.) A. Massal.
 P. subdactylina Nyl.
 P. subobducens Nyl.
 P. trochiscea Norman
 Phaeophyscia constipata (Norrl. et Nyl.) Moberg.
 P. sciastra (Ach.) Moberg
 Phaeorrhiza nimbosea (Fr.) H. Mayrhofer et Poelt
 P. sareptana (Tomin) H. Mayrhofer et Poelt var. sphaerocarpa (Th. Fr.) H. Mayrhofer et Poelt
 Physcia caesia (Hoffm.) Fürnr.
 P. dubia (Hoffm.) Lettau
P. intermedia Vain.
P. muscigena (Ach.) Nyl.
P. sciastra (Ach.) Du Rietz
P. stellaris (L.) Nyl.
 Physconia muscigena (Ach.) Poelt
 P. rossica G. Urban.
 Pilophorus dovrensis (Nyl.) Timdal, Hertel et Rambold
 P. robustus Th. Fr.
 Placidiopsis pseudocinerea Breuss

Placidium lachneum (Ach.) de Lesd.
 P. squamulosum (Ach.) Breuss
 Placopsis gelida (L.) Linds.
 Placynthiella icmalea (Ach.) Coppins et P. James
 P. nigrum (Huds.) Gray
Platismatia lacunosa (Ach.) W. L. Culb. et C. F. Culb
 Polyblastia bryophila Lönnr.
 P. gothica Th. Fr.
 P. sendtneri Kremp.
 P. terrestris Th. Fr.
 P. theleodes (Sommerf.) Th. Fr.
 Polychidium muscicola (Sw.) Gray
Protoblastenia sieberhaariana (Körb.) J. Steiner var. *terricola* (Anzi) Hafellner et Türk
 P. terricola (Anzi) Lyngé
 Protomicarea limosa (Ach.) Hafellner
 Protopannaria pezizoides (Weber) P. M. Jørg. et S. Ekman
 Protothelenella sphinctrinoidella (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt
 P. sphinctrinoides (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt
 Pseudophebe minuscula (Arnold) Brodo et D. Hawksw.
 P. pubescens (L.) M. Choisy
 Psora decipiens (Hedw.) Hoffm.
 P. rubiformis (Ach.) Hook.
 P. vallesiaca (Schaer.) Timdal
 Psorinia conglomerata (Ach.) Gotth. Schneid.
 P. hypnorum (Vahl) Gray
 P. tenue Henssen var. boreale Henssen
 Rhexophiale rhexoblephara (Nyl.) Almq.
 Rinodina archaea (Ach.) Arnold
 R. conradii Körb.
 R. mniaraea (Ach.) Körb. s. l.
 R. mniaraea (Ach.) Körb. var. cinnamomea Th. Fr.
 R. mniaraeae (Ach.) Körb. var. mniaraeae
 R. mniaraeae (Ach.) Körb. var. mniaraeiza (Nyl.) H. Magn.
 R. olivaceobrunnea C. W. Dodge et G. E. Baker
 R. roscida (Sommerf.) Arnold
 R. terrestris Tomin
 R. turfata (Wahlenb.) Körb.
 Romularia lurida (Ach.) Timdal
 Rusavskia elegans (Link) S. Y. Kondr. et Kärnefelt
 R. subfruticulosa (Elenkin) Kondratyuk et Kärnefelt
 Santessonella arctophila (Th. Fr.) Henssen
 Schadonia fecunda (Th. Fr.) Vězda et Poelt
 Schaereria cinereorufa (Schaer.) Th. Fr.
 Segestria mammillosa Th. Fr.
 Seirophora contortuplicata (Ach.) Frödén
 Siphula ceratites (Wahlenb.) Fr.
 Solorina bisporea Nyl. s. l.
 S. bisporea Nyl. subsp. bisporea

S. bispora Nyl. var. subspongiosa (Zschacke) Frey
 S. crocea (L.) Ach.
 S. monospora Gyelnik
 S. octospora (Arnold) Arnold
 S. saccata (L.) Ach.
 S. spongiosa (Ach.) Anzi
 Sphaerophorus fragilis (L.) Pers.
 S. globosus (Huds.) Vain.
 Squamarina cartilaginea (With.) P. James f. pseudocrassa (Mattick) Poelt
 Stereocaulon alpinum Funck
 S. arcticum Lynge
 S. arenarium (Savicz) I. M. Lamb
 S. botryosum Ach.
 S. condensatum Hoffm.
 S. depressum (Frey) I. M. Lamb
 S. glareosum (Savicz) H. Magn.
 S. groenlandicum (E. Dahl) I. M. Lamb
 S. incrustatum Flörke
 S. paschale (L.) Hoffm.
 S. rivulorum H. Magn.
 S. tomentosum Fr.
 S. vesuvianum Pers.
 Sticta arctica Degel.
 Teloschistes contortuplicatus (Ach.) Clauzade et Rondon
 Tetramelas geophila (Sommerf.) Norman
 T. insignis (Nägeli ex. Hepp) Kalb
 T. papillatus (Sommerf.) Kalb
 Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer. s. l.
 T. vermicularis (Sw.) Schaer. var. subuliformis (Ehrh.) Schaer.
 T. vermicularis (Sw.) Schaer. var. vermicularis
 Thelocarpon epibolum Nyl. s. l.
 T. impressellum Nyl.
 Thrombium epigaeum (Pers.) Wallr.
 Toninia arctica Timdal
 T. sedifolia (Scop.) Timdal
 T. squalida (Ach.) A. Massal.
 T. subaromatica (Vain.) H. Olivier
 T. subaromatica (Vain.) H. Olivier
 Tuckermannopsis inermis (Nyl.) Kärnefelt
 Vahlia leucophaea (Vahl) P. M. Jørg.
 Varicellaria rhodocarpa (Körb.) Th. Fr.
 Vulpicida tilesii (Ach.) J. -E. Mattsson et M. J. Lai
 Xanthocarpia tominii (Savicz) Frödén, Arup et Sochting
 Xanthomendoza borealis (R. Sant. et Poelt) Sochting, Kärnefelt et S. Y. Kondr.
 Xanthoparmelia somloënsis (Gyeln.) Hale
 Xanthoria borealis R. Sant. et Poelt
 X. candelaria (L.) Th. Fr.
 X. elegans (Link) Th. Fr.
 X. subfruticulosa (Elenkin) Piin

Лиxенофильные грибы
 Lichenicolous fungi

Acanthonitschkea peltigericola (Alstrup et Olech) O. E. Erikss. et R. Sant.
 Arthonia almquistii Vain.
 A. rthonia clemens (Tul.) Th. Fr.
 A. digitatae Hafellner
 A. epiphyscia Nyl.
 A. excentrica Th. Fr.
 Arthonia fuscopurpurea (Tul.) R. Sant.
 A. pannariae Zhurb. et Grube
 Arthonia peltigerea Th. Fr.
 A. peltigerina (Almq.) H. Olivier
 A. stereocaulina (Ohlert) R. Sant.
 Carbonea aggregantula (Mull. Arg.) Diederich et Triebel
 C. supersparsa (Nyl.) Hertel
 C. vitellinaria (Nyl.) Hertel
 Catillaria stereocaulorum (Th. Fr.) H. Olivier
 Cercidospora epithamnolia Zhurb.
 C. lecidomae Zhurb. et Triebel
 C. lichenicola (Zopf) Hafellner
 C. lobothalliae Nav.-Ros. et Calat.
 C. ochrolechiae Zhurb.
 C. punctillata (Nyl.) R. Sant.
 C. soror Obermayer et Triebel
 C. stereocaulorum (Arnold) Hafellner
 C. thamnoliae Zhurb.
 C. tryptetheliza (Nyl.) Hafellner et Obermayer
 C. verrucosaria (Linds.) Arnold
 Corticifraga peltigeriae (Fuckel) D. Hawksw. et R. Sant.
 Dacampia engeliana (Saut.) A. Massal.
 D. thamnoliicola Zhurb. ad int.
 Dactylospora cf. lobariella (Nyl.) Hafellner
 D. deminuta (Th. Fr.) Triebel
 D. rhyparizae Arnold
 D. rinodinicola Alstrup et D. Hawksw.
 Didymellopsis pulposi (Zopf) Grube et Hafellner
 Echinothecium reticulatum Zopf
 Endococcus nanellus Ohlert
 E. propinquus (Korb.) D. Hawksw. s. l.
 E. rugulosus Nyl.
 Epibryon conductrix (Norman) Nik. Hoffm. et Hafellner
 Epithamnolia karatyginii Zhurb.
 Geltingia associata (Th. Fr.) Alstrup et D. Hawksw.
 Graphium aphthosae Alstrup et D. Hawksw.
 Illosporium carneum Fr. var. macrosporum Keissl.
 Intralichen christiansenii (D. Hawksw.) D. Hawksw. et M. S. Cole
 I. lichenicola (M. S. Christ. et D. Hawksw.) D. Hawksw. et M. S. Cole
 Lasiosphaeriopsis stereocaulicola (Linds.) O. E. Erikss. et R. Sant.
 Lichenochora arctica Zhurb.

L. constrictella (Mull. Arg.) Hafellner
 L. coppinsii Etayo et Nav.-Ros.
 L. lepidotae (Anzi) Etayo et Nav.-Ros.
 L. rinodinae Zhurb.
 L. weilii (Werner) Hafellner et R. Sant.
 Lichenocodium erodens M. S. Christ. et D. Hawksw.
 L. lecanorae (Jaap) D. Hawksw.
 L. pyxidatae (Oudem.) Petr. et Syd.
 L. usneae (Anzi) D. Hawksw.
 Lichenodiopsis lecanorae (Vouaux) Dyko et D. Hawksw.
 Lichenostigma alpinum (R. Sant., Alstrup et D. Hawksw.) Ertz et Diederich
 Llimoniella catapyrenii Zhurb., Kukwa et Flakus
 Merismatium decolorans (Arnold) Triebel
 M. heterophractum (Nyl.) Vouaux
 M. nigritellum (Nyl.) Vouaux
 M. thamnoliicola Alstrup et E. S. Hansen
 Minutoexcipula mariana V. Atienza
 Muellerella erratica (A. Massal.) Hafellner et V. John
 M. lichenicola (Sommerf. : Fr.) D. Hawksw.
 M. pygmaea (Korb.) D. Hawksw.
 M. ventosicola (Mudd) D. Hawksw.
 Nanostictis peltigeriae M. S. Christ.
 Niesslia peltigericola (D. Hawksw.) Etayo
 Odontotrema santessonii Zhurb., Etayo et Diederich
 O. thamnoliae Zhurb., Diederich et Etayo
 Opegrapha buelliae Zhurb.
 Phacopsis oroarcticae Zhurb.
 Phaeospora arctica Horakova et Alstrup
 P. peltigericola D. Hawksw.
 Phaeosporobolus alpinus R. Sant., Alstrup et D. Hawksw.
 Polycoccum tryptethelioides (Th. Fr.) R. Sant.
 Polysporina subfuscescens (Nyl.) K. Knudsen et Kocourk.
 Pronectria lecidicola Zhurb.
 P. robergei (Mont. et Desm.) Lowen s. l.
 P. solorinae Lowen et R. Sant. ined.
 P. walkerorum Zhurb.
 Protothelenella santessonii H. Mayrhofer
 Pseudopyrenidium tartaricola (Lindsay) Nav.-Ros., Zhurb. et Cl. Roux
 Pyrenidium actinellum Nyl. s. l.
 Raciborskomyces peltigericola (D. Hawksw.) M. E. Barr
 Rhagadostoma brevisporum (Nav.-Ros. et Hladun) Nav.-Ros.
 R. lichenicola (De Not) Keissl.
 Rhymbocarpus neglectus (Vain.) Diederich et Etayo
 R. stereocaulorum (Alstrup et D. Hawksw.) Etayo et Diederich
 Sagediopsis campsteriana (Linds.) D. Hawksw. et R. Sant.
 S. pertusariicola Zhurb.

Scutula stereocaulorum (Anzi) Körb.
 S. tuberculosa (Th. Fr.) Rehm
 Skyttea dacampiae Zhurb.
 Sphaerellothecium araneosum (Arnold) Zopf
 S. araneosum (Arnold) Zopf var. cladoniae Alstrup et Zhurb.
 S. cladoniae (Alstrup et Zhurb.) Hafellner
 S. minutum Hafellner
 S. reticulatum (Zopf) Etayo.
 S. thamnoliae Zhurb. var. taimyricum Zhurb.
 Stigmidium cerinae Cl. Roux et Triebel
 S. congestum (Korb.) Triebel
 S. conspurcans (Th. Fr.) Triebel et R. Sant.
 S. croceae (Arnold) Cl. Roux et Triebel
 S. frigidum (Sacc.) Alstrup et D. Hawksw.
 S. leucophlebiae Cl. Roux et Triebel ined.
 S. mitchellii Cl. Roux et Bricaud
 S. mycobilimbicae Cl. Roux, Triebel et Etayo
 S. peltideae (Vain.) R. Sant.
 S. pseudopeltideae Cl. Roux et Triebel
 S. solinarium (Vain.) D. Hawksw.
 S. stereocaulorum Zhurb. et Triebel
 Taeniola beschiana Diederich
 T. christiansenii Alstrup et D. Hawksw.
 T. rolffii Diederich et Zhurb.
 Tetramelas pulverulentus (Anzi) A. Nordin et Tibell
 Thamnogalla crombiei (Mudd) D. Hawksw.
 Unguiculariopsis refractiva (Coppins) Coppins in Rambold et Triebel
 Xenonectriella lutescens (Arnold) Weese
 Zwackhiomyces macrosporus Alstrup et Olech

Агарикоидные базидиомицеты
 Agaricoid basidiomycetes

Arrhenia auriscalpium (Fr.) Fr.
 A. lobata (Pers.) Kühner et Lamoure ex Redhead
 A. obatra (J. Favre) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys
 A. retiruga (Bull.) Redhead
 A. rickenii (Hora) Watling
 Clitocybe dryadicola (J. Favre) Harmaja
 Coprinopsis martinii (P. D. Orton) Redhead, Vilgalys et Moncalvo
 Coprinus martini P. D. Orton
 Cortinariopsis alpinus Boud.
 C. favrei D. M. Hend.
 C. oreobius J. Favre
 C. subtorvus Lamoure
 Cystoderma arcticum Harmaja
 Galerina arctica (Singer) Nezdobjm.
 G. embolus (Fr.) P. D. Orton
 G. mniophila (Lasch) Kühner
 G. moelleri Bas (Ежов и др., 2012)
 G. pseudocerina A.H. Sm. et Singer
 G. pseudomycenopsis Pilát
 G. pumila (Pers.) M. Lange
 G. tibiicystis (G.F. Atk.) Kühner

G. vittiformis (Fr.) Singer
 Hebeloma gigaspernum Gröger et Zschiesch.
 H. marginatulum (J. Favre) Bruchet
 H. polare Vesterh.
 H. remyi Bruchet
 Inocybe dulcamara (Pers.) P. Kumm.
 Laccaria pumila Fayod
 Lepista multififormis (Romell) Gulden
 Lichenomphalia alpina (Britzelm.) Redhead,
 Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys
 L. umbellifera (L.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo
 et Vilgalys
 L. velutina (Quél.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo
 et Vilgalys
 Naucoria salicis P.D. Orton
Omphalina ericetorum (Pers.) M. Lange
O. luteovitellina (Pilát et Nannf.) M. Lange
O. obatra (J. Favre) P. D. Orton
O. velutina (Quél.) Quél.
Phytoconis ericetorum (Pers.) Redhead et Kuyper
P. luteovitellina (Pilát et Nannf.) Redhead et
 Kuyper
 Russula chamiteae Kühner

Афиллофороидные грибы Aphylloporoid basidiomycetes

Antrodia serialis (Fr.) Donk
 A. xantha (Fr.) Ryvarde
 Coniophora puteana (Schumach.) P. Karst.
 Dacryobolus sudans (Alb. et Schwein.) Fr.
 Funalia trogii (Berk.) Bondartsev et Singer
 Gloeophyllum sepiarium (Wulfen) P. Karst.
 Hypoderma praetermissum (P. Karst.) J.
 Erikss. et Å. Strid
 H. setigerum (Fr.) Donk
 H. alutacea (Fr.) J. Erikss.
 Hypochniciellum molle (Fr.) Hjortstam
Leucogyrophana mollis (Fr.) Parmasto
 Multiclavula corynoides (Peck.) R.H. Petersen
 M. vernalis (Schwein.) Corner
 Peniophora incarnata (Pers.) P. Karst.
 P. pithya (Pers.) J. Erikss.
 Stereum sanguinolentum (Alb. et Schwein.)
 Fr.
 Tomentella atramentaria Rostr.
 T. badia (Link) Stalpers
 Trametes ochracea (Pers.) Gilb. et Ryvarde
T. trogii Berk in Trog
 Tubulicrinis sororius (Bourdot et Galzin) Oberw.
 Typhula caricina P. Karst.
 T. crassipes Fuckel
 T. culmigena (Mont. et Fr.) Berthier
 T. lutescens Boud.
 Veluticeps abietina (Pers.) Hjortstam et Telleria

Микромицеты Micromycetes

Acremonium charticola (Lindau) W. Gams
 A. furcatum Moreau et R. Moreau ex Gams
 A. fusidioides (Nicot) W. Gams
 A. sp.
 Acrostalagmus luteoalbus (Link) Zare,
 W. Gams et Schroers
 Alternaria tenuissima (Kunze) Wiltshire
 Antarctomyces psychrotrophicus Stchigel et
 Guarro
 Arthrinium phaeospermum (Corda) M. B. Ellis
 Arthrotrichum sp.
 Aspergillus fumigatus Fresen.
 A. niger Tiegh.
 A. ustus (Bainier) Thom et Church
 A. versicolor (Vuill.) Tirab.
 A. wentii Wehmer
 A. sp.
 Athelia rolfsii (Curzi) C. C. Tu et Kimbr.
 Aureobasidium pullulans (de By) Arnaud
 A. sp.
 Beauveria bassiana (Bals.-Criv.) Vuill.
 B. brongniartii (Sacc.) Petch
 Boeremia exigua (Desm.) Aveskamp, Gruyter
 et Verkley
 Botryotrichum piluliferum Sacc. et Marchal
 Botrytis cinerea Pers.
 B. sp.
 Cadophora fastigiata Lagerb. et Melin
 C. luteo-olivacea (J. F. H. Beyma) T. C. Harr.
 et McNew
 C. malorum (Kidd et Beaumont) W. Gams
 Candida davisiana Guffogg
 Chaetomium globosum Kunze
 C. megalocarpum Bainier
 Chloridium sp.
 Chrysosporium sp.
 Cladosporium cladosporioides (Fresen.)
 G. A. de Vries
 C. herbarum (Pers.) Link
 C. oxysporum Berk. et M. A. Curtis
 C. sp.
 C. sphaerospermum Penz.
 Clonostachys sp.
 Cochliobolus sativus (S. Ito et Kurib.)
 Drechsler ex Dastur
 Cosmospora vilior (Starbäck) Rossman et
 Samuels
 Cryptococcus gilvescens Chernov et Babeva
 Diccoccum minutissimum Corda
 Engyodontium album (Limber) de Hoog
 Epicoccum sp.
 Exophiala jeanselmei (Langeron) McGinnis et
 A. A. Padhye
 Fusarium sp.
 Geomyces asperulatus Sigler et J. W. Carmich.
 G. pannorum (Link) Sigler et J. W. Carmich.

G. vinaceus Dal Vesco
 Gibberella baccata (Wallr.) Sacc.
 Gliomastix sp.
 Gymnascella citrina (Masse et E. S. Salmon)
 G. F. Orr, G. R. Ghosh et K. Roy
 Haptocillium balanoides (Drechsler) Zare et
 W. Gams
 Herpotrichia juniperi (Duby) Petr.**
 Humicola fuscoatra Traaen
 H. grisea Traaen
 Hypophichia burtonii (Boidin, Pignal, Leho-
 dey, Vey et Abadie) Arx et Van der Walt
 Hypozyma variabilis de Hoog et M. T. Sm.
 Isaria farinosa (Holmsk.) Fr.
 Lecanicillium psalliotae (Treschew) Zare et
 W. Gams
 Microascus brevicaulis S. P. Abbott
 M. trigonosporus C. W. Emmons et B. O. Dodge
 Monodictys levis (Wiltshire) S. Hughes
 M. paradoxa (Corda) S. Hughes
 Mortierella alpina Peyronel
 M. exigua Linnem.
 M. hyalina (Harz) W. Gams
 M. minutissima Tiegh.
 M. parvispora Linnem
 Mortierella sp.
 Mucor hiemalis Wehmer
 Mucor sp.
 Myrothecium verrucaria (Alb. et Schwein.)
 Ditmar
 Niesslia sp.
 Neosartorya fischeri (Wehmer) Malloch et
 Cain
 Nigrospora sp.
 Oidiodendron tenuissimum (Peck) S. Hughes
 Ovadendron sulphureo-ochraceum
 (J. F. H. Beyma) Sigler et J. W. Carmich.
 Paecilomyces variotii Bainier
 Papulaspora sp.
 Paraconiothyrium sporulosum (W. Gams et
 Domsch) Verkley
 Parascedosporium putredinis (Corda) Lackner
 et de Hoog
 Penicillium aurantiogriseum Dierckx
 P. brevicompactum Dierckx
 P. canemberti Thom
 P. canescens Sopp
 P. chrysogenum Thom
 P. decumbens Thom
 P. expansum Link
 P. funiculosum Thom
 P. glabrum (Wehmer) Westling
 P. granulatum Bainier
 P. herquei Bainier et Sartory
 P. implicatum Biourge
 P. lanosum Westling
 P. melinii Thom
 P. raistrickii G. Sm.
 P. roquefortii Thom

P. rubrum Stoll
 P. rugulosum Thom
 P. simplicissimum (Oudem.) Thom
 P. sp.
 P. spinulosum Thom
 P. waksmanii K. M. Zalessky
 Peroneutypa scoparia (Schwein.) Carmarán et
 A. I. Romero
 Pestalotia sp.
 Phaeococcomyces catenatus (de Hoog et
 Herm.-Nijh.) de Hoog
 P. nigricans (M. A. Rich et A. M. Stern) de
 Hoog
 Phialophora alba J. F. H. Beyma
 P. cinerescens (Wollenw.) J. F. H. Beyma
 P. cyclaminis J. F. H. Beyma
 P. lagerbergii (Melin et Nannf.) Conant
 P. sp.
 Phoma herbarum Westend.
 P. laundoniae Boerema et Gruyter
 P. leveillei Boerema et G. J. Bollen
 P. sp.
 Phomopsis sp.
 Pseudogymnoascus roseus Rallo
 Radulidium subulatum (de Hoog) Arzanlou,
 W. Gams et Crous*
 Rhizoctonia sp.
 Rhizopus stolonifer (Ehrenb.) Vuill.
 Rhodotorula sp.
 Rutola graminis (Desm.) J. L. Crane et Scho-
 kn.
 Sagenomella humicola (Onions et G. L. Bar-
 ron) W. Gams
 Sarocladium strictum (W. Gams) Summerb.
 Scopulariopsis brumptii Salv.-Duval.
 S. chartarum (G. Sm.) F. J. Morton et G. Sm.
 Sphaerostilbella aureonitens (Tul. et C. Tul.)
 Seifert, Samuels et W. Gams
 Stemphylium sp.
 Sydowia polyspora (Bref. et Tavel) E. Müll
 Thelebolus microsporus (Berk. et Broome)
 Kimbr.
 Tolypocladium geodes W. Gams
 Torula herbarum (Pers.) Link
 T. terrestris P. C. Misra
 Trichocladium asperum Harz
 Trichoderma aureoviride Rifai
 T. sp.
 T. viride Pers.
 Ulocladium sp.
 Umbelopsis ramanniana (Möller) W. Gams
 U. vinacea (Dixon-Stew.) Arx
 Varicosporium elodeae Kegel¹

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

INFORMATION ABOUT AUTHORS

- В. М. Андреева.** К. б. н. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова 2; E-mail: chaplygina@binran.ru
- О. М. Афонина.** Д. б. н. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова 2; E-mail: stereodon@mail.ru
- Д. А. Давыдов.** К. б. н. Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН, 184209, г. Апатиты, ул. Ферсмана, д. 18а; E-mail: d_disa@mail.ru
- О. Н. Ежов.** К. б. н. Национальный парк «Русская Арктика», 163000, Россия, г. Архангельск, пр. Советских космонавтов, 57; E-mail: olegezhik@gmail.com
- М. П. Журбенко.** Д. б. н. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова 2; E-mail: zhurb58@gmail.com
- Л. Л. Заноха.** К. б. н. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова 2; E-mail: lidzan@binran.ru
- И. В. Змитрович.** К. б. н. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова 2; E-mail: iv_zmitrovich@mail.ru
- И. Ю. Кирцидели.** К. б. н. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова 2; E-mail: irina_kir@ Rambler.ru
- Л. А. Конорева.** К. б. н. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова 2; Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН, 184209, г. Апатиты, ул. Ферсмана, д. 18а; E-mail: ajdarzapov@yandex.ru
- Н. В. Матвеева.** Д. б. н. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова 2; E-mail: nadya_mat@mail.ru
- Е. Н. Патова.** К. б. н. Институт биологии Коми НЦ УрО, индекс Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая 28; e-mail: patova@ib.komisc.ru
- А. Д. Потемкин.** Д. б. н. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова 2; E-mail: Potemkin_alexey@binran.ru
- А. Г. Ширяев.** Д. б. н. Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144, Россия, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

Научное издание

**РАСТЕНИЯ И ГРИБЫ
ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЬ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ**

Редактор *И. Ю. Сумерина*,

Макет, иллюстрации, компьютерная верстка: *В. Н. Храмов*

Налоговая льгота — общероссийский классификатор продукции ОК-005-93;
953000 — книги, брошюры.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический институт
им. В.Л. Комарова Российской академии наук (БИН РАН)
197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2

Подписано к печати **00.00.2015**. Формат 60×84¹/₈. Бумага офсетная.

Гарнитура Petersburg.

Печать офсетная. Печ. л. 40.

Заказ № 000

Издательско-полиграфическая фирма «МАРАФОН»
191023, г. Санкт-Петербург, Наб. реки Фонтанки, д. 59

E-mail:

Отпечатано ООО «Дитон»
194044, Санкт-Петербург, Большой Сампсониевский пр., д. 60, корп. М