

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ им. М.В.ЛОМОНОСОВА**  
Биологический факультет

На правах рукописи  
УДК 582.33

**КОНСТАНТИНОВА**  
Надежда Алексеевна

**ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ФЛОР ПЕЧЕНОЧНИКОВ  
СЕВЕРА ГОЛАРКТИКИ**

(На примере сравнительного анализа флоры  
печеночников Мурманской области)

03.00.05 - ботаника

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени доктора  
биологических наук

МОСКВА - 1998

Работа выполнена в лаборатории Флоры и растительных ресурсов  
Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского  
научного центра РАН

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Л.В.Бардунов

доктор биологических наук М.С.Игнатов

доктор биологических наук А.П.Хохряков

Ведущее учреждение: Ботанический институт имени  
В.Л.Комарова РАН

Защита диссертации состоится «24» апреля 1998г. в <sup>30</sup>15 час. на  
заседании специализированного Совета Д. 053. 05. 65 по присужде-  
нию ученой степени доктора биологических наук при Московском  
государственном университете им. М.В.Ломоносова.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологичес-  
кого факультета МГУ:

Москва, Ленинские горы, МГУ, биологический факультет.

Автореферат разослан «20» марта 1998г.

Ученый секретарь  
специализированного Совета  
~~доктор~~ биологических наук

С.Н. Лекомцева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы определяется: 1) тем, что печеночники - это одна из самых малоизученных групп высших растений не только в России, но и в мире и в то же время это - один из важнейших компонентов растительного покрова, особенно на Севере и в горах; 2) значительным антропогенным влиянием, которому подвергается флора и растительность на Севере и, в особенности, в таком сильно загрязненном и промышленно развитом районе как Мурманская область; 3) необходимостью осмысления накопленных разрозненных данных по распространению и экологии печеночников на севере Голарктики, характеристике и уточнению основных географо-генетических элементов с целью использования этой очень перспективной и своеобразной группы растений в сравнительно-флористических анализах и ботанико-географическом районировании.

Цели и задачи исследования. Основной целью было изучение флоры печеночников Мурманской области, сравнение ее с другими флорами Севера и выявление на основе этого сравнения характерных черт арктических и гипоарктических флор печеночников. Исходя из этого решались следующие задачи: 1) возможно более полное выявление видового разнообразия флоры печеночников Мурманской области; 2) изучение и сравнение ряда локальных флор Мурманской области; 3) выявление особенностей поясного-зонального распределения печеночников в Мурманской области; 4) анализ ареалов, представленных на севере Голарктики видов печеночников, характеристика основных географо-генетических элементов печеночников Арктики и Гипоарктики; 5) сравнение наиболее изученных флор печеночников Арктики и Гипоарктики и характеристика таксономических и фитогеографических особенностей северных флор печеночников; 6) сопоставление списков редких видов в сравниваемых флорах, анализ причин редкой встречаемости видов.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Впервые детально изучена флора печеночников Мурманской области, что позволяет использовать ее в качестве эталонной в сравнительно-флористических анализах. Описано 3 новых для науки вида: *Cephaloziella polystratosa* Konst., *Apotreubia hortonae* Schust. & Konst. и *Lophozia schljakoviana* Schust. & Konst. Впервые на территории области обнаружено 25 видов, в том числе два - новые для

Евразии, 3 - новые для территории России и 3 - новые для европейской части России. Изучены флоры печеночников Хибинских и Ловозерских гор, Рыбачьего полуострова и некоторых заповедных территорий (Кандалакшского государственного заповедника, заповедной территории Полярно-альпийского ботанического сада), проведено сравнение этих флор друг с другом. Выявлены характерные особенности таксономической структуры флор Арктики и Гипоарктики, заключающиеся в удивительном единообразии распределения ведущих семейств и родов как в локальных флорах, так и флорах крупных регионов. Показано, что печеночники заметно отличаются от других групп высших растений ( в том числе и мхов) по характеру своего распространения, что отражается в таксономической и географической структурах их флор. Проанализировано распространение более 150 редких и фитогеографически интересных видов печеночников, составлены точечные и контурные карты ареалов 91 вида. Установлено, что существует значительная эндемичная метаарктическая флора печеночников различного происхождения, сохранившаяся в плейстоцене в высокоарктических условиях.

**Основные положения диссертации, выносимые на защиту:**

1. Особенности таксономической и географической структур флор печеночников Арктики и Гипоарктики как отражение характерных черт распространения и экологии этой группы высших растений.

2. Характеристика основных географо-генетических элементов печеночников Арктики и Гипоарктики, соотношение консервативных и прогрессивных черт в различных фракциях.

3. Эндемизм во флоре печеночников севера Голарктики, значительная флористическая общность Арктики и Гипоарктики.

**Практическая значимость работы.** Результаты работы использованы при составлении Красной книги Мурманской области (Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области, 1990), Красной книги Восточной Финноскандии (1998, в печати), Красной книги мохообразных Европы (Red Data Book of European Bryophytes, 1995). Наши рекомендации легли в основу выделения 5 видоохранных памятников природы и 2 заказников. Гербарий Полярно-альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ) пополнен 6000 образцов печеночников из Мурманской области, Аляски, Скалистых гор, Аппалачей, Центральной Европы, собранных мной. Печеночники Мурманской области (55 видов) изданы в экс-

катах Bryophyta Murmanica Exsiccata (fasc. I, 1989, fasc. II, 1992, fasc. III, 1998). Разработана и заполняется оригинальная компьютерная база данных по экологии, биологии, распространению печеночников включающая 6500 записей, содержащих систематизированные сведения этикеток всех образцов печеночников из Мурманской области, хранящихся в гербарии (КРВГ). База данных может быть использована при написании флоры Мурманской области, флоры России, составлении различных списков. По моему представлению в список наиболее редких и нуждающихся в охране печеночников мира включена *Scapania sphaerifera*.

**Апробация результатов диссертации.** Основные положения диссертации докладывались на Всес. совещ.: "Бриолихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР" (Апатиты, 1981), совещаниях секции бриологии научного совета АН СССР по проблеме "Биол. основы рац. использов., преобразов. и охраны растит. мира" (Ленинград, 1986, С.Петербург, 1995), VIII делегатском съезде ВБО (Алма-Ата, 1988), V, VI и VII совещаниях бриологов восточной Европы (Лейпциг, 1986, Либлице, 1988, Кировск, 1990), конф., посв. 90-летию со дня рождения А.С.Лазаренко "Бриология в СССР, ее достижения и перспективы" (Львов, 1991), I и II международных симпозиумах по изучению и охране редких и исчезающих мохообразных Европы (Упсала, 1990, Цюрих, 1994), межд. конференции "Сохранение ботанических коллекций" (С.-Петербург, 1993), рабочем совещ. "Флора России и проблемы ее изучения", секц. бриологии (С.-Петербург, 1996), третьем совещании "Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях" (С.-Петербург, 1997).

**Публикации.** Материалы диссертации опубликованы в 70 научных работах (2 монографиях, 6 препринтах, 42 научных статьях, из которых 11 на английском или немецком языках, и 20 тезисах докладов). Общий объем публикаций около 85 п. л.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 380 страницах машинописного текста (340 - текст и 40 страниц - приложение) и состоит из введения, 9 глав, заключения, списка цитированной литературы, насчитывающего 305 наименований (из них 134 на иностранных языках). Работа иллюстрирована 19 таблицами, 16 рисунками и 81 картой ареалов.

**Благодарности.** Поистине счастливая судьба постоянно ставила меня с замечательными людьми и прекрасными учеными, общение с которыми всегда служило огромной поддержкой в работе

и жизни. Прежде всего, это мои родители Галина Степановна Константинова и Алексей Павлович Тыртиков - энтузиасты-мерзлотоведы, привившие мне с детства любовь к северной природе и науке. Затем обучение у прекрасных педагогов кафедры геоботаники МГУ, после чего - аспирантура у замечательного бриолога и систематика Р.Н.Шлякова, который всегда охотно делился своими знаниями и опытом. Общение с ним и в настоящее время всегда интересно и плодотворно. На первых порах работы на Севере большую поддержку мне оказала А.В.Домбровская. В дальнейшем, коллектив бриолихенологической группы лаборатории Флоры и растительных ресурсов всегда был надежной опорой во всех моих начинаниях и работах. Всегда полезной и приятной оказывалась для меня совместная работа с соавторами статей, прежде всего с Р.Н.Шляковым, А.Д.Потемкиным, В.Р.Филиным и др. Знакомство, обмен литературой и гербарием, встречи на совещаниях с замечательными российскими, европейскими и американскими бриологами (в особенности О.М.Афониной, М.С.Игнатовым, Л.В.Бардуновым, А.Д.Потемкиным, J. Vana, R. Grolle, D. Horton и многими др.) помогли критически оценить свои работы, перейти к публикациям в международных журналах. Огромное значение имели для меня встречи и совместная работа с крупнейшим гепатикологом нашего времени Р.Шустером. Завершение диссертации, как, собственно и работа над ней были бы невозможны без постоянной помощи моего мужа А.Н.Савченко, разработавшего и курирующего базу данных по мохообразным и взявшего на себя все заботы по оформлению работы. На последнем этапе большую помощь при оформлении диссертации оказали сотрудники лаборатории, в особенности О.А.Белкина, А.Ю.Лихачев, Т.Н.Сеничева, а также О.В.Петрова и Н.Е.Королева. Всем им я выражаю свою глубокую признательность.

Разработка и использование базы данных (для чего потребовался достаточно мощный компьютер), экспедиции по Мурманской области в последние четыре года стали возможны благодаря поддержке РФФИ. Экспедиции по Северной Америке осуществились по гранту NGS. Большую помощь в самое трудное время оказали стипендии и грант Д.Сороса. Все это помогло выстоять в нелегкие времена и не только не снизить, но даже увеличить интенсивность и, в особенности, темп работы.

## Глава I. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на основе оригинальных материалов, собранных мною с 1973 по 1996 годы преимущественно в Мурманской области. Наряду с маршрутным, был использован метод локальных флор. Документальной основой работы является гербарий печеночников Мурманской области, насчитывающий в настоящее время 6500 образцов, с более чем 20 000 определений в них. Всего было собрано и определено около 6 000 образцов из более чем 2000 местонахождений. Кроме того, критически пересмотрены все образцы, собранные на территории области другими коллекторами из гербариев Полярно-альпийского ботанического сада института (ПАБСИ) и Ботанического института РАН (всего около 1000 образцов). Для каждого образца из моей коллекции давалось более или менее детальное описание экотопа, а нередко и описание окружающей растительности, что использовалось в дальнейшем при экологической и фитоценотической характеристике вида. Все этикеточные данные занесены в разработанную совместно с А.Н.Савченко оригинальную базу данных. Применение базы данных облегчило работы по составлению списков печеночников отдельных регионов, поиск видов в гербарии, процесс печатания этикеток и т.д.

Параллельно с изучением флоры печеночников Мурманской области, были определены коллекции печеночников из некоторых других районов Севера и гор Голарктики: Полярного Урала (Константинова, Чернядьева, 1995), низовьев р. Лены (Константинова, Филин, 1997), Саян (Konstantinova & Vasiljev, 1994), Архангельской области (Константинова, 1990), переопределен ряд образцов из различных секторов Арктики (Konstantinova & Potemkin, 1996). Просмотрены и частично переопределены виды некоторых родов (*Marsupella*, *Gymnomitrium*, *Scapania*, *Lophozia* и др.) из гербариев LE, MHA, H, NY, UPS, F и др. Наряду с изучением гербарных материалов, была проанализирована обширная литература по региональным флорам печеночников разных секторов и зон Голарктики. К тому же мне удалось побывать и собрать небольшие коллекции печеночников в таких интереснейших регионах как Аляска, Каскадные и Скалистые горы, Аппалачи, горы Центральной Европы (Швейцарские Альпы, Гарц, Карпаты). Эти материалы позволили уточнить распространение большого числа видов, критически пересмотреть опубликованные данные и на этой основе выявить некоторые закономерности в распространении печеночников.

При определении образцов печеночников использовался общепринятый сравнительно-морфологический метод. Учитывая специфику группы, первичные определения образцов по возможности делались на живом материале (т.е. с учетом быстро разлагающихся масляных телец). Анализ флоры печеночников проводился на основе ботанико-географического, сравнительно-флористического и статистико-флористического методов (Толмачев, 1986; Бардунов, 1974; Шмидт, 1984; Юрцев, 1987 и др.)

В работе я придерживалась, в основном, узкой трактовки родов, следуя в этом скандинавским авторам (Buch, 1936; Koronen et al., 1977) и Р.Н.Шлякову (1976, 1979-1982), а не консервативной системе Шустера (Schuster, 1966, 1969, 1974, 1980, 1992).

## Глава II. КРАТКИЙ ОЧЕРК ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ.

Мурманская область (площадь 145 тыс. кв. км) расположена на северо-западе России. Рельеф западной части области (до меридиана реки Вороньей) средне- и низкогорный со значительными амплитудами высот. Срединное положение занимает полоса средневысотных сильно расчлененных глыбовых горных массивов, вытянутых на юго-восток от границы с Финляндией до озера Ловозеро. Долины рек, понижения, озерные впадины разделяют массив на Сариселян-тунтури, Сальные тундры, Чуна-, Монче- и Волчьи тундры, плосковерхие массивы Хибинских и Ловозерских гор. В Хибинах находится высшая точка области - гора Часначорр (1191 м). В восточной части области рельеф более однообразный - плоский равнинный или увалистый. В северо-западной части области, за полосой Лотто-Туломских низин поднимаются низкие глыбовые горы. Северная полоса возвышенностей заканчивается на Кольском полуострове плоской грядой Кейв. В геологическом отношении Мурманская область представляет собой северо-восточную часть Балтийского кристаллического щита. Здесь наиболее широко развиты сильно метаморфизованные породы архея и протерозоя; подчиненно присутствуют интрузивные породы и осадочно-вулканогенные слабо измененные образования палеозоя. Почти повсеместно эти комплексы перекрыты тонким покровом рыхлых отложений четвертичной системы. Мурманская морена в основном представляет собой продукт разрушения кислых пород и сильно обогащена кварцем.

Рассматриваемая территория находится в Атлантико - Арктической зоне умеренного климата с преобладанием теплых воздушных



потоков с Северной Атлантики и холодных - из Атлантического сектора Арктики. Близость теплого течения Гольфстрим обуславливает здесь аномально высокие зимние температуры воздуха, а большие температурные различия Баренцева моря и материка в летние и зимние месяцы - большую изменчивость температуры при смене направлений ветра. Средняя температура наиболее холодных зимних месяцев (январь, февраль) не опускается ниже  $-13.5^{\circ}\text{C}$  в центре области,  $-9.5^{\circ}\text{C}$  на побережье Баренцева моря и  $-11.5^{\circ}\text{C}$  на побережье Белого моря. Средняя температура самого теплого месяца (июль) колеблется от  $10$  до  $14.5^{\circ}\text{C}$  в центре области и от  $9$  до  $11.5^{\circ}\text{C}$  - на побережьях. Область полностью относится к району избыточного увлажнения. Годовое количество осадков достигает  $1000$  мм и более в горах,  $600-700$  мм на Мурманском побережье и  $500-600$  мм в остальных районах. Наибольшее количество осадков выпадает в летние и осенние месяцы, наименьшее - в весенние.

По данным Е.Г.Чернова (1953) 80% территории Мурманской области расположено в подзоне северной тайги и 20% - в подзоне южных тундр. Растительный покров представлен тремя основными типами: тундрами, лесами (включая лесотундру), болотами. Незначительные площади занимают также луга и горные арктические пустыни. Леса и тундры в Мурманской области представлены двумя ландшафтными единицами - горными и равнинными.

Пояс горных тундр в области расположен выше  $350-450$  м над у.м. и ниже пояса горных арктических пустынь. Границы горных тундр очень извилисты и зависят от величины массива, экспозиции и крутизны склона, географического положения. В целом же по области с продвижением на север и восток граница горных тундр опускается, и они постепенно переходят в равнинные. Между горными и равнинными тундрами нет резких различий вследствие почти полной тождественности четвертичных отложений, а также хорошо развитого рельефа и значительных площадей с каменистыми россыпями и осыпями, обнажениями скал.

Разнообразие природных условий, мягкий океанический климат предопределяют богатство флоры печеночников области.

### Глава III. КОНСПЕКТ ФЛОРЫ ПЕЧЕНОЧНИКОВ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ.

Составленный аннотированный список печеночников области насчитывает 187 видов и является основой для анализа флоры. Для

каждого вида перечисляются все типы местообитаний, на которых он встречается в области, распространение в пределах области, указываются сопутствующие виды, наличие органов размножения. Редкие и таксономически сложные виды и виды, приводящиеся впервые для России, снабжены комментариями, касающимися их морфологических и анатомических особенностей. Распространение в области приводится по флористическим районам, принятым нами (Шляков, Константинова, 1982). Для редких в области видов перечисляются все известные местонахождения.

#### Глава IV. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФЛОР ПЕЧЕНОЧНИКОВ АРКТИКИ И ГИПОАРКТИКИ<sup>1</sup>

##### Видовое разнообразие флор печеночников Мурманской области

К началу наших работ для территории Мурманской области приводилось 110 видов (Жукова, 1973). В настоящее время список печеночников области насчитывает 187 видов. Очевидно, что для сравнительно небольшой по площади области (145 000 кв. км) цифра достаточно большая. Это всего немногим менее половины видов флор таких обширных территорий, как территория бывшего СССР (46%) или Европа (42.5%). Видовое богатство локальных флор Мурманской области, изученных мною, варьирует значительно в зависимости от площади, фациального богатства и степени изученности. Однако флоры даже таких небольших территорий, как территория ПАБСИ или беломорская часть Кандалакшского заповедника, насчитывают почти сотню и более видов, что свидетельствует о богатстве флор нашего региона. Сравнение с флорами сосудистых растений и мхов показывает, что флора печеночников небольших районов и, в особенности, горных значительно полнее отражает видовой состав более крупных регионов, в которые эти флоры входят, чем флоры мхов и сосудистых растений. Отношения числа видов печеночников к числу видов мхов и сосудистых растений колеблются в очень небольших пределах в локальных флорах, но сильно отличаются от таковых по области в целом. Обнаружена определенная закономерность: в горах относительное число видов печеночников

<sup>1</sup> Арктика и Гипоарктика рассматриваются здесь в границах, предложенных Юрцевым и др., 1978.

выше, чем на равнинных территориях и в области в целом. Так, если в горных флорах доля печеночников от общего числа видов высших растений колеблется от 15.5% в Хибинах до 16.7% и 16.8% в Ловозерских горах и ПАБСИ соответственно, то в Мурманской области печеночники составляют только 12.1 % флоры высших растений.

#### Таксономический анализ флор печеночников Мурманской области

Одна из наиболее важных общих характеристик флоры - ее таксономическая структура. Флора печеночников Мурманской области представлена 66 родами из 28 семейств. Семейство Lophoziaceae стоит на первом месте, причем доля его во флоре области очень велика. В изученных локальных флорах процент видов этого семейства выше, чем в области. При этом, чем меньше по площади локальная флора и чем меньше ее общее видовое разнообразие, тем отчетливее проявляется эта особенность. Все это хорошо объясняется широким распространением видов семейства в Мурманской области, как и вообще на севере Голарктики. Семейство Scapaniaceae занимает второе место. Удельный вес его колеблется в очень незначительных пределах в горных флорах, однако в равнинной флоре Кандалякшского заповедника он заметно ниже. Характерно и то, что только 2 вида (*Scapania irrigua* и *S. paludicola*) из этого семейства играют заметную роль в растительном покрове этого заповедника, в то время как в горах достаточно активными оказываются по крайней мере 8 видов (*Diplophyllum taxifolium*, *Scapania subalpina*, *S. undulata*, *S. uliginosa*, *S. irrigua*, *S. hyperborea*, *S. paludosa*, *S. praetervisa*). На третьем месте во флоре Мурманской области и изученных горных флорах находится семейство Jungermanniaceae, отодвигающееся на 4-е место в равнинной флоре Кандалякшского заповедника. Закономерно то, что доля видов этого семейства в горных флорах, хоть и немного, но выше, чем во флоре Мурманской области. Таким образом, проявляется горный характер распространения многих видов этого семейства. Семейство Cephaloziaceae занимает 4 место во всех сравниваемых флорах, за исключением флоры беломорской территории Кандалякшского заповедника, где оно выходит на третье место. Почти все виды этого семейства, известные в Мурманской области, представлены в Кандалякшском заповеднике и, соответственно, на фоне снижения числа видов сем. Jungermanniaceae, доля его в менее, чем остальные сравниваемые флоры, разнообразной флоре заповедника заметно выше. Очевидно, это достаточно характерно

для равнинных территорий. Другой особенностью равнинных территорий является отсутствие в их флорах семейства *Gymnomitriaceae*, входящего в пятерку ведущих семейств во флоре Мурманской области и всех горных флорах, что также легко объяснимо преимущественно горным распространением видов этого семейства.

Спектр ведущих родов локальных флор Мурманской области не так однообразен, как спектр семейств. Тем не менее, на первом месте во всех флорах находится род *Scapania*, а на втором - *Lophozia*, и вместе они включают около 20% видов каждой флоры. Различия в местах, занимаемых другими родами, обусловлены, в первую очередь, равнинным или горным характером флоры, затем уже следует характер подстилающих пород (главным образом, наличие мест с повышенным содержанием доступного кальция в субстратах) и, наконец, тщательность выявления флоры. Большая часть родов обладает видовым разнообразием ниже среднего. Число одно-видовых родов во всех локальных флорах очень велико. Во флоре Мурманской области в целом доля одновидовых родов самая высокая (46.7%), тем не менее, всего на несколько процентов выше, чем в локальных флорах, и отличается, таким образом, от них очень незначительно. Около половины одновидовых родов - это монотипные роды вообще (*Arnellia*, *Blasia*, *Cryptothallus*, *Dichiton*, *Eremonotus*, *Hygrobiella*, *Obtusifolium*, *Pleurocladula*, *Preissia*, *Sphenolobopsis*), или роды, представленные на севере Голарктики одним видом (*Aneura*, *Athalamia*, *Geocalyx*, *Haplomitrium*, *Peltolepis*, *Tetralophozia*). Остальные - это либо олиготипные роды, включающие 2 или 3 вида, один или два из которых недавно описаны (*Gymnocolea*, *Prasanthus*, *Crossocalyx*), или ограничены в своем распространении узким сектором (*Conocerphalum japonicus*, *Peltolepis japonicus*), либо роды, имеющие, в основном, более южное распространение (*Metzgeria*, *Fossombronina*, *Riccia*, *Mannia*). Большое число олиготипных родов в составе флоры Мурманской области свидетельствует о существенном влиянии на ее формирование миграционных процессов.

Наборы специфических видов сравниваемых флор (от 5 во флоре Ловозерских гор до 18 во флоре Кандалакшского заповедника) достаточно показательны и отражают особенности каждой флоры. Подавляющее большинство специфических видов - редкие и очень редкие виды.

Таким образом, флористические спектры, и в особенности спектры ведущих семейств всех изученных локальных флор печеночников области, отличаются удивительным единообразием: на первом месте везде находится сем. Lophoziales, а на втором - Scapaniales. Положения сем. Jungermanniales и Cephaloziales на третьем или четвертом местах отражают соответственно горный и равнинный характеры рассматриваемых флор. Три ведущих семейства неизменно включают более половины видов всей флоры.

#### Сравнение таксономической структуры некоторых флор печеночников Севера

Чтобы понять, насколько выявленные на примере флор Мурманской области закономерности соблюдаются в других регионах Арктики и Гипоарктики, было проведено сравнение нескольких наиболее сопоставимых по степени изученности, площади, фациальному богатству флор следующих регионов: арх. Шпицберген (Frisvoll & Elvebakk, 1996, мои дополнения), п-ов Ямал (Potemkin, 1993), Чукотка (Афонина, Дуда, 1993), Арктическая Аляска (Steere & Inoue, 1978; Potemkin, 1995), Южная Гренландия (Schuster, 1988), Западная Гренландия (Schuster & Damsholt, 1974). Степень изученности перечисленных районов более или менее сопоставима: в большинстве из них (за исключением более фрагментарно изученной флоры Шпицбергена) проводились многолетние тщательные ботанические сборы, обработанные затем специалистами. К тому же в Южной и Западной Гренландии, и частично в Арктической Аляске и на Ямале, равно как и в Мурманской области, определения велись на живом материале, что способствовало более детальному выявлению флоры. Несомненно, однако, что степень выявления флоры печеночников Мурманской области несколько выше, чем других рассматриваемых территорий, хотя бы потому, что здесь целенаправленное изучение флоры печеночников ведется уже более 20 лет.

Наиболее богатая из сравниваемых флор - флора Мурманской области (187 видов). Это обусловлено как ее горным рельефом, положением целиком в Гипоарктике (значительно большее число бореальных видов по сравнению с остальными флорами при обилии также арктоальпийских и горных видов, что обусловлено наличием значительных горных поднятий), так и, видимо, более полным выявлением флоры. Видовое разнообразие флор Гренландии, Чукотки, Арктической Аляски ниже, но варьирует в небольших пределах: от 168 в последней до 175 - в первой. На фоне этих регионов флора

Ямала оказывается чрезвычайно бедной. Она даже беднее меньшей во много раз по площади одной из локальных флор Мурманской области - флоры Хибинских гор. Это объясняется: 1) отсутствием горных поднятий и, как следствие, отсутствием во флоре многих горных, арктогорных видов; 2) положением целиком в Арктике, что ведет к уменьшению числа видов за счет неморальных и некоторых бореальных; 3) наиболее континентальным климатом из всех рассматриваемых флор, а континентальность климата - один из важнейших факторов, лимитирующих распространение печеночников. Самой бедной оказалась, естественно, флора арх. Шпицберген. Здесь сказывается как высокое широтное положение территории, так и явно недостаточная степень изученности.

Как и в Мурманской области, расположение ведущих семейств и доля их во флорах печеночников Арктики и Гипоарктики отличаются удивительным единообразием. На первом месте неизменно стоит сем. *Lophoziaaceae*, на втором - *Scapaniaceae*, которые включают в себя более 40% видового состава флор. Третье место во всех флорах занимает сем. *Junggermanniaceae*. В трех ведущих семействах содержится более 50% видов каждой флоры. В порядке расположения 3-х следующих семейств наблюдаются уже заметные различия, отражающие, в основном, равнинный или горный характер флоры. Шесть первых семейств насчитывают около 60-70% всего видового состава флор и, видимо, достаточно хорошо характеризуют флоры Севера. Далее следуют семейства, содержащие 1-3, редко 4 вида. Как уже упоминалось выше, подобное единообразие в расположении и удельном весе ведущих семейств не встречается у других групп высших растений - сосудистых растений и мхов.

Особенности каждой из рассмотренных флор наиболее наглядно отражены в концевой части спектра. В арктических флорах отсутствуют или представлены очень неполно (единичные находки одного-двух видов) преимущественно более южные семейства (*Aytoniaceae*, *Calypogeiaceae*, *Geocalycaceae*, *Conoccephalaceae*, *Metzgeriaceae*, *Lepidoziaceae*, *Porellaceae*). В арктических флорах и флорах территорий, большая часть которых находится в Арктике, резко снижена роль семейства *Aneurogasteraceae*. Флоры берингийского сектора (Чукотка и Аляска) характеризуются наличием семейств *Herbertaceae*, *Frullaniaceae*. Только во флоре Аляски имеется сем. *Lejeuneaceae*. Во флоре Ямала нет ни одного представителя сем. *Cleveaceae*. Виды

этого семейства, в основном, облигатные кальцефилы и отсутствие их на Ямале вполне закономерно.

Несколько большее разнообразие наблюдается в распределении ведущих родов. Но и здесь на первом месте везде стоит род *Scapania*, а на втором - *Lophozia*. Однако, далее картина меняется. Наибольшие различия существуют в положении рода *Marsipella*, находящегося на 3-ем месте во флорах Мурманской области и Гренландии, тогда как на Аляске и Чукотке он стоит соответственно на 9-10-м и 7-11-м местах. В первые 10 родов флоры Аляски попадает *Frullania* - род, полностью отсутствующий в Мурманской области и Гренландии. В остальном спектры родов всех сравниваемых флор более или менее сходны.

Всего в рассматриваемых флорах зарегистрировано 259 видов, из которых 56 отмечены во всех сравниваемых флорах (если исключить высокоарктическую флору Шпицбергена, то таких видов будет 70). Естественно, что это наиболее распространенные циркумполярные, преимущественно арктогорные и гипоарктогорные виды. Доля этих видов во флорах колеблется от 29 до 61 % и обусловлена общим видовым богатством соответствующей флоры. Арктические флоры включают менее половины всего списка видов сравниваемых флор, остальные - более половины.

## Глава V. АНАЛИЗ АРЕАЛОВ ПЕЧЕНОЧНИКОВ СЕВЕРА ГОЛАРКТИКИ

### Специфика хронологического изучения печеночников

Многие характерные черты таксономической и географической структуры флор печеночников Севера объясняются особенностями этого крайне своеобразного класса высших растений. Среди важнейших - это мелкие и очень мелкие размеры особей, наиболее частое произрастание в куртинах и дернинах, а не отдельными особями, приуроченность к экологическим микрошкалам, в которых влияние микроклиматических факторов, свойственных региону, нивелируется микроклиматическими условиями. В отличие от сосудистых растений и даже мхов, печеночники играют очень незначительную роль в зональных фитоценозах и практически никогда не оказываются фоновыми, определяющими физиономию сообщества. Однако, в интразональной растительности (пионерные группировки и сообщества, болота) печеночники нередко могут выступать доминантами и даже эдификаторами. Поэтому выделение широтных (зональных)

элементов в смысле Лазаренко (1956), т.е. с учетом генезиса флор, непростое для всех групп высших растений, у печеночников наталкивается на еще большие трудности.

#### Арктические виды.

В эту группу включены не только виды, ограниченные в своем распространении исключительно Арктической флористической областью в смысле Юрцева и др., 1978, но и печеночники, встречающиеся в гипоарктическом ботанико-географическом поясе и гольцах восточной Сибири, т.е. в Метаарктике. Виды, ареалы которых ограничены исключительно Арктической флористической областью, составляют очень небольшую группу. Причем, за исключением *Fossombronina alaskana*, это недавно описанные печеночники, распространение и таксономия которых еще совершенно не изучены.

Анализ списка видов, ограниченных в своем распространении Арктикой и Метаарктикой, показывает, что из 46 видов 33 - это сравнительно недавно описанные виды, известные в настоящее время из ограниченного числа точек. Часть из них (14 видов) имеют почти циркумполярное распространение, однако для большинства пока невозможно сделать какие-либо заключения о типе ареала и они отнесены к категории неясных. Только *Scapania hyperborea* имеет циркумполярный ареал и более или менее широко распространена в Арктике. Одиннадцать видов - несомненные реликты, сохранившиеся в плейстоцене в высокоарктических условиях. Возможность сохранения такой флоры во время плейстоценовых оледенений в рефугиумах - наиболее вероятная схема объяснения современного распространения этих печеночников. Реликтовые виды представлены одним монотипным семейством (*Mesoptychiaceae*), одним монотипным родом, двумя олиготипными родами. Из реликтовых видов четыре (*Cryptocolea imbricata*, *Marsupella arctica*, *Scapania simmonsii*, *Radula prolifera*) распространены более или менее широко и местами (например, на Чукотке или в Гренландии) могут быть обильны. Остальные виды редки и очень редки. Все одиннадцать реликтов выявлены в берингийском секторе. Причем *Lejeunea alaskana* известна только из американского сектора Берингии.

Преобладают среди таксонов арктического элемента виды семейств *Lophoziaaceae* (19 видов, что составляет 43.2% всех арктических видов) и *Scapaniaceae* (11 видов, 25% всех арктических видов). Именно они наиболее ярко характеризуют современную арктическую флору и составляют ее "костяк".



### Арктогорные виды

В эту группу включены виды, распространенные в Метаарктике и альпийском (гольцовом) и субальпийском (подгольцовом) поясах гор независимо от их местоположения: на севере, как бы в продолжение Арктики (например, на северо-востоке России), или на юге, т.е. с "отрывом" от Арктики (например горы Центральной Европы, Аппалачи и пр.). Полагаю, что в отношении печеночников термин арктогорные, а не арктоальпийские, более подходящий, так как подчеркивает приуроченность их именно к горным местообитаниям (скалам, берегам горных речек и ручьев, каменистым россыпям и осыпям и пр.), а не к альпийским. Отличительные черты альпийской и гольцовой растительности обсуждались в нашей литературе не раз (Толмачев, 1947; Сочава, 1956; Юрдев, 1969), однако, различия эти не так существенны для печеночников, произрастающих в условиях, где общие климатические особенности региона уступают место особым условиям микрообитания. Наиболее же важные черты горных систем, влияющие на распространение печеночников (разнообразие и обилие мест с нарушенным растительным покровом, относительно высокая влажность воздуха, разнообразие подстилающих пород), характерны для всех более или менее высоких гор.

Всего к арктогорным видам отнесено 57 видов. В работе анализируются ареалы всех этих видов. Больше половины арктогорных видов (31) - это циркумполярные или почти циркумполярные виды. Двадцать два из них - широко распространенные в альпийском и субальпийском поясах гор, в Арктике и Гипоарктике печеночники. Шестнадцать видов - это циркумполярные виды с дизъюнктивными ареалами. Некоторые из них - недавно описанные таксоны, другие - мелкие, трудноопределяемые виды (*Marsupella sprucei*, *Nardia japonica*, *Scapania scandica* и др.), часть же имеет несомненно реликтовое распространение (*Scapania spitsbergensis*). В какой степени дизъюнкции в распространении этих видов объясняются слабой изученностью морфологии, анатомии, экологии и распространения таксона, а в какой объективными историческими причинами, пока неясно.

Десять видов имеют несомненно реликтовые ареалы. Представлены реликтовые виды четырьмя монотипными и двумя олиготипными родами, а также четырьмя таксономически обособленными видами. Все реликтовые арктогорные виды отмечены во флорах берингийского сектора, однако, в отличие от арктических эндемов, по-

давяющее большинство их встречаются здесь редко. Впрочем, за исключением *Prasanthus suecicus*, *Herbertus sakuraii* которые могут быть местами (первый в Гренландии и на Шпицбергене, второй - в горах Сибири) обильны, все это виды редкие везде.

Таксономический состав группы арктогорных видов заметно отличается от такового арктических. На первом месте все так же расположено сем. *Lophozia* (11 видов или 19.6% арктогорных видов), немного меньшая доля приходится на сем. *Gymnomitria* (9 видов или 16.1%). Семейство *Scapania* делит третье место с сем. *Jungermannia* (8 видов каждое, или 14.3% видов элемента). Четыре этих семейства включают 64% всех арктогорных печеночников. По четыре вида (7%) в семействах *Cephalozia* и *Cephaloziellaceae*, остальные семейства представлены 1 - 3 видами. Около 39% всех арктогорных видов - это кальцефильные или базифильные печеночники.

#### Горные виды

К этой группе вслед за Лазаренко (1956) я отношу виды, встречающиеся на камнях и в руслах горных ручьев и речек, на сырых скалах в горах Голарктики. Большинство таких видов распространены более или менее равномерно в нескольких поясах гор, а также могут "выходить" по таким местообитаниям и в предгорную равнину.

Всего в северных флорах представлено 43 вида с преимущественно горным распространением. Циркумполярных видов в этой группе всего три: два близких и очень полиморфных вида (*Marsupella aquatica*, *M. emarginata*), иногда рассматриваемых как один, и *Diplophyllum taxifolium*. Четыре кальцефильных вида (*Leiocolea badensis*, *Jungermannia atrovirens*, *Asterella saccata*, *Mannia fragrans*) имеют почти циркумполярные ареалы, разрывы в которых объясняются, очевидно, прерывистостью распространения мест с подходящими для них местообитаниями.

Доминируют среди горных видов - океанические и субокеанические (более половины видов этого элемента). Из них 7 (*Hygrobella laxifolia*, *Eremonotus myriocarpus*, *Sphenobolopsis pearsonii*, *Apometzgeria pubescens*, *Apotreubia hortonae*, *Macrodiplphyllum* spp.) принадлежат к изолированным, несомненно древним родам. Несколько видов из широко распространенных в настоящее время родов относятся к изолированным секциям (*Scapania sphaerifera*, *S. rufidula*, *S. obscura*, *Nardia compressa*, *Marsupella boeckii*, *M.*

brevissima). Большое число видов с дизъюнктивными ареалами в группе горных видов - следствие, с одной стороны, прерывистости цепи горных поднятий, но с другой стороны - отражает различие в генезисе флор гор в разных секторах севера Голарктики, а также древний возраст многих горных видов.

Показателен таксономический состав горных видов. На первом месте находится сем. Scapaniaceae (15 видов или 34.9% всех видов), на втором - другое "горное" семейство Gymnomitriaceae (8 видов или 18.6%), почти "вплотную" к нему подходит сем. Jungermanniaceae (7 видов или 16.3%). Семейство Lophoziaaceae представлено всего четырьмя видами.

#### Гипоарктогорные виды

Группа гипоарктических видов у печеночников не представлена совсем. Виды, отнесенные к гипоарктическим Р.Н.Шляковым (1976, 1979-1982), учитывая новые данные по их распространению, более логично включаются в другие группы. В то же время, выделение группы гипоарктогорных видов я считаю целесообразным. Сюда отнесены виды, встречающиеся от северных частей тундровой и до южных окраин тасжной зон, а также в альпийском (гольцовом) и субальпийском (подгольцовом) поясах гор, причем в основном они довольно активны и в тундровой (снижая активность к подзоне арктических тундр) и в лесной зонах, т.е. виды, наиболее обычные в Гипоарктике и субальпийском (гольцовом) поясах гор. К этой группе отнесено 36 видов. Тридцать три из них - циркумполярные виды, два - виды с приокеаническим распространением, *Obtusifolium obtusum* имеет европейско-американское распространение.

В большинстве своем виды этого элемента имеют очень широкую экологическую амплитуду, произрастая на почве, скалах, мелкоземе и скелетных почвах, гниющей древесине. Многие из них очень полиморфны и представлены в северных и южных частях своего ареала разными формами и разновидностями.

Таксономический состав группы гипоарктогорных видов очень характерен - больше половины видов (20 или 55.6%) принадлежат к сем. Lophoziaaceae, 6 видов (16.7%) - относятся к сем. Scapaniaceae, остальные семейства представлены одним - двумя видами. Из сравнительно древних примитивных видов можно назвать только 2 вида из олиготипных семейств: *Blepharostoma trichophyllum* и *Ptilidium ciliare*.

### Бореальные виды

Бореальных видов в сравниваемых флорах насчитывается 34. Подавляющее большинство (28 или 74% видов всей группы) - это циркумполярные довольно широко распространенные печеночники. Около половины (15) бореальных видов составляют печеночники, приуроченные к различным болотным ценозам, несколько меньше преимущественно напочвенных видов (12), эпиксилные виды представлены четырьмя печеночниками и ряд видов в равной степени часто встречается на нескольких типах субстратов.

Таксономический состав бореальных видов достаточно показателен. На первое место у них вместе с сем. *Lophozia*seae выходит сем. *Geocalycaceae* (по 7 видов каждое), второе место делят сем. *Calypogeiaceae* и *Aleuaceae* (по 4 вида). Семейство *Scapaniaceae* отодвигается на третье место (3 вида), сем. *Jungermanniaceae* представлено всего двумя видами. Среди бореальных видов нет представителей входящего в пятерку ведущих семейств в горах и на севере сем. *Gymnomitriaceae*. Таким образом таксономическая структура группы бореальных видов отражает южные, тропические связи видов, относимых к этому типу ареала.

Небольшую подгруппу составляют 9 бореально-неморальных видов, пять из которых - циркумполярные нередкие печеночники на заболоченных и сырых участках в лесной зоне. Один вид (*Pellia epiphylla*) приурочен к океаническим районам и три - виды с отчетливо дизъюнктивными ареалами (*Frullania eboracensis*, *Mannia triandra* и *Pellia endiviifolia*).

### Неморальные виды

Четырнадцать видов отнесено к этой группе. Большинство неморальных видов, найденных в Арктике и Гипоарктике (9 видов), - широко распространенные в южных регионах циркумполярные виды. Все неморальные виды имеют единичные точки нахождения в Арктике и Гипоарктике, популяции их в основном малочисленны и приурочены к наиболее теплым, прогреваемым местам (например, выходам коренных пород южной экспозиции). Некоторые из них являются несомненными реликтами (*Ptilidium californicum* в арктической Аляске, *Porella platyphylla* - в Мурманской области, *Lejeunea cavifolia* - в низовьях Лены), сохранившимися в местах, не подвергшихся оледенению. Другие, как, например, *Douinia ovata* в Южной Гренландии, возможно недавно были занесены на Север (Schuster, 1983).

### Долготные типы ареалов

Циркумполярные виды составляют немного менее половины видов, зарегистрированных в сравниваемых регионах (47% видов общего списка). Практически нет (один вид) циркумполярных видов в группе арктических видов, немного более 1% составляют они среди горных видов, и немногим более половины в группе арктогорных печеночников. Однако, среди видов бореального и гипоарктогорного элемента циркумполярный тип ареала преобладает. Видов с почти циркумполярным ареалом - 17%. Сравнительно большую группу составляют виды, тяготеющие к океаническим районам (15%). Видов европейско-восточноамериканской фракции несколько больше (6.5%), чем азиатско-западноамериканской (5%), но в целом доли этих двух фракций малы. Для 12% видов списка северных печеночников распространение пока неясно.

## Глава VI. ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОР ПЕЧЕНОЧНИКОВ АРКТИКИ И ГИПОАРКТИКИ

### Географический анализ флоры печеночников Мурманской области.

Как и в главе IV здесь рассматривается не только флора всей области, но и наиболее полно изученные локальные флоры региона. Число видов и доля различных элементов флоры колеблются в разных локальных флорах области довольно сильно, отражая особенности их географического положения и орографии. Арктогорные виды занимают первое место во флоре Мурманской области и самой "высокогорной" флоре Хибин, уступая свое лидерство во флорах Ловозерских гор, заказника Кутса и территории ПАБСИ гипоарктогорным, а в равнинной флоре Кандалакшского заповедника отступают на третье место. Гипоарктогорные виды являются самой большой группой во всех флорах, кроме Хибин и Мурманской области в целом. Притом, это наиболее широко распространенные, преуспевающие и "заметные" в растительном покрове виды. Третье место во всех флорах, кроме территорий ПАБСИ и Кандалакшского заповедника, занимают бореальные виды. В Кандалакшском заповеднике они попадают на второе место, что объясняется как положением на юге области, так и резко сниженной долей горных элементов при относительно низком уровне видового разнообразия. Во флоре ПАБСИ бореальные виды, напротив, отодвигаются на четвертое место, уступая третье место горным видам. На небольшой территории

ПАБСИ, расположенной в центре Хибинского горного массива, не отмечены многие даже широко распространенные бореальные виды, например, некоторые болотные печеночники (*Mylia anomala*), в то время, как горные виды представлены очень полно. На четвертом месте во всех флорах, кроме территории ПАБСИ и Кандалакшского заповедника, находятся горные виды. Очень небольшое число их в равнинной флоре Кандалакшского заповедника вполне понятно. Доля арктических видов колеблется значительно в разных флорах, однако везде невелика и в большинстве флор эта группа занимает пятое место. Доля бореальнонеморальных видов мала во всех сравниваемых флорах, но, в особенности, в горных флорах. Неморальные виды отсутствуют во всех горных флорах, что объясняется суровостью условий в горных массивах области.

Сравнение спектров географических элементов флор печеночников севера Голарктики показывает, что для разных районов Арктики и Гипоарктики они довольно характерны. На первом месте во всех флорах, включая флору равнинного Ямала, стоят арктогорные виды. Удельный вес арктогорных видов выше всего во флоре Шпицбергена и убывает от чисто арктических флор к гипоарктическим. Второе место во всех флорах занимают гипоарктогорные виды. Во флорах арктических территорий процент гипоарктогорных видов выше, что несомненно объясняется широким распространением видов этого элемента, заходящих нередко в Арктику, на фоне низкого уровня видового разнообразия арктических флор. Положение на третьем месте группы арктических видов характерно как для флор, находящихся полностью в Арктике, так и для флор, лишь небольшой частью заходящих в Арктику. Наивысший процент видов этого элемента в арктической флоре Ямала (19.3%). Относительно небольшая доля арктических видов во флоре Шпицбергена (11.1%) объясняется, несомненно, недостаточной изученностью флоры этого архипелага. В гипоарктических флорах третье место занимают бореальные виды. Группа горных видов во флорах с горными поднятиями находится на четвертом месте, отступая в равнинных на пятое - шестое места, при очень низком проценте видов этой группы как в равнинной флоре Ямала (3.2%), так и в арктической флоре Шпицбергена (5.6%). Доля бореальнонеморальных и неморальных видов очень низка во всех флорах и убывает от гипоарктических флор - к арктическим, с небольшим повышением удельного веса во флорах

Чукотки и Аляски, достигая максимального значения (20%) в самой южной из рассматриваемых - флоре Мурманской области.

## Глава VII. ЗОНАЛЬНО-ПОЯСНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕЧЕНОЧНИКОВ В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ.

Одним из важнейших факторов, обуславливающих современное распределение растительности в Мурманской области, является горный рельеф. Почти во всех горах с высотами более 350 метров наряду с лесным поясом и поясом березовых криволесий представлен тундровый. Учитывая то, что между горными и равнинными тундрами нет резких различий вследствие почти полной тождественности четвертичных отложений, а также хорошо развитого рельефа и значительных площадей с каменистыми россыпями и осыпями, обнажениями скал, в работе сравниваются "обобщенные" флоры зон и соответствующих им высотных поясов, называемые для краткости - поясами.

Самая богатая - флора лесного пояса, насчитывает 169 видов (90% всей флоры области). Основу ее составляют виды сплошного распространения (62.7%), многие из которых наиболее активны именно в этом поясе. Около 22% флоры пояса (37 видов) - печеночники, обнаруженные только в лесном поясе, причем 28 из них - редкие и очень редкие. Кроме неморальных и бореальных, составляющих большинство, в этой группе есть несколько горных (очень редкие в мире *Sphenolobopsis pearsonii*, *Scapania sphaerifera* и кальцефил - *Scapania aequiloba*), арктических (недавно описанные *Scapania paradoxa*, *Lophozia rubrigemma*, редкий вид *Anastrophyllum sphenoloboides*) и арктогорных (кальцефилы *Arnellia fennica*, *Mannia pilosa* и спорадически встречающаяся в мире *Scapania spitsbergensis*) видов. Ограниченность распространения лесным поясом неморальных и некоторых бореальных видов объясняется нахождением их на северном пределе своего распространения. Единичные находки только в лесном поясе горных, арктогорных и арктических печеночников - результат редкой встречаемости видов, а также кальцефильности и очень ограниченного набора подходящих местообитаний в лесной, но, в особенности, в тундровой зоне. Небольшую группу флоры лесного пояса составляют виды, встречающиеся, в основном, в лесном поясе, но заходящие в криволесье.

Флора печеночников лесотундровой зоны и пояса березовых криволесий - самая бедная, и включает 117 видов. 90.5% ее флоры - это виды сплошного распространения. В криволесьях не найдено ни одного специфического именно для них вида. Бедность флоры обусловлена значительно меньшим разнообразием экотопов и меньшей площадью по сравнению с лесной и тундровой зонами (поясами).

В тундровом поясе обнаружено 143 вида или 76.5% всей флоры области. Виды со сплошным распространением во флоре тундровой зоны составляют 74% всей флоры. Печеночников, встречающихся в области только в тундровом поясе (зоне) всего 9. Все это арктические, арктогорные и горные, преимущественно редкие и очень редкие в области виды. 5 видов заходят из тундрового пояса в криволесье, не встречаясь в лесной зоне (поясе).

Более половины печеночников (106 видов или 56.7% всей флоры) - это виды, имеющие сплошное распространение, т.е., встречающиеся во всех зонах и поясах.

Сравнение таксономической структуры флор трех зон показывает их большое сходство. Незначительные различия заключаются в немного более высоком проценте во флоре тундровой зоны семейств *Scapaniaceae*, *Jungernanniaceae*, *Cerhaloziaceae*, что, впрочем, объясняется меньшим разнообразием флоры тундровой зоны. Несколько большие различия выявляются при сравнении семейств, находящихся на 4-10 местах. Так, сем. *Gymnomitriaceae* перемещается с 4-5 места во флорах тундровой и лесотундровой зон на 6-8 в лесной зоне. Характерно для тундровой зоны и снижение доли сем. *Aneuraceae*.

Нагляднее проявляется различие флор трех горных поясов (зон) при анализе состава их флор по элементам флоры. Как абсолютное число бореальных и неморальных видов, так и доля их во флоре заметно уменьшаются от лесного к тундровому поясу, а процент арктогорных видов выше во флоре тундрового пояса. Доля горных видов во всех трех поясах почти неизменна, что и понятно, поскольку скальные выходы, каменистые россыпи, валуны - нередки во всех поясах. Число гипоарктогорных видов почти одинаково во всех поясах. Отсюда вытекает и то, что доля этих видов в самой бедной флоре криволесий заметно выше, чем в лесном и даже тундровом поясах. В целом можно констатировать то, что доля видов, относящихся к аazonальным элементам флоры (горные, гипоарктогорные и арктогорные), выше во флоре тундрового пояса, где она составляет 57%



против 48,5% - в лесном поясе. Тем не менее, имеющиеся различия в элементном составе флор 3 поясов невелики. При исключении в ходе анализа редких видов, которые не играют практически никакой роли в растительности пояса, различия в распределении видов по элементам флоры в различных поясах получают еще более "смазанные".

Таким образом, так же как и у сосудистых растений, у печеночников происходит снижение видового разнообразия от лесного пояса к тундровому, однако флора пояса березовых криволесий оказывается бедней тундровой, что обусловлено меньшим фациальным богатством криволесий, в частности, слабой представленностью болот, мест с повышенным содержанием кальция, скальных выходов.

## Глава VIII. ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЕЧЕНОЧНИКОВ СЕВЕРА ГОЛАРКТИКИ

### Эндемы

Если не принимать во внимание недавно описанные виды, которые, скорее всего, будут найдены (значительная часть из них уже обнаружена) и в других регионах, то ни на одной из сравниваемых здесь территорий эндемичных видов печеночников нет. Однако, если рассматривать Арктику и Гипоарктику в целом, то обнаруживается не так уж мало эндемичных таксонов, включая одно эндемичное семейство - *Mesoptychiaceae*. Реликтовых эндемиков - одиннадцать. Их объединяет таксономическая изолированность, дизъюнктивные ареалы, приуроченные преимущественно к местам, не подвергшимся повальному оледенению. Многие из них характеризуются родством с восточноазиатскими (часто гималайскими) видами. По-видимому, более половины арктических видов можно отнести к неоэндемам. Это таксоны, возникшие, вероятно, в ходе вытеснения их предковых форм (в основном горных) в крайне суровые условия существования, к которым они смогли адаптироваться. Преобладают среди них виды семейств *Lophoziaaceae* и *Scapaniaceae*, в которых в северных районах идет активное видообразование. Многие из этих видов представляют серьезные таксономические проблемы. Это, вне всякого сомнения, молодые виды, а в некоторых случаях, возможно, и подвиды или даже разновидности. Число эндемичных для Арктики и Гипоарктики таксонов может быть значительно увеличено за счет арктических разновидностей ряда гипоарктогорных и бореальных видов.

### Реликты.

Среди видов с реликтовым распространением преобладают арктические, арктогорные и горные печеночники. Кроме того, именно в этих группах наибольший процент океанических видов и видов с почти циркумполярными, дизъюнктивными ареалами, некоторые из которых могут оказаться также реликтовыми, если дизъюнкции подтвердятся в ходе дальнейшего изучения флор печеночников. Во многих случаях реликтовому распространению сопутствует таксономическая изолированность видов. Все это свидетельствует о большом возрасте этих таксонов.

### Заметки о происхождении флоры печеночников Арктики и Гипоарктики.

Подавляющее большинство арктических видов печеночников, вероятно, пережило покровные оледенения в местах не подвергшихся оледенениям, или в коридорах между ледяными щитами, или на нунатаках. В пользу этого говорят: 1) экологические особенности этих видов (приуроченность к очень суровым условиям существования, в которых они могли пережить на даже сравнительно небольших скалах и уступах, выступающих над ледяным покровом); 2) характер распространения (наибольшая концентрация в местах, не подвергшихся покровному оледенению); 3) таксономическая изолированность многих таксонов, свидетельствующая об их древнем возрасте. Практически все реликтовые эндемы и многие неозндемы представлены в Берингийском секторе. Таким образом, анализ флор печеночников подтверждает выводы, сделанные на основе изучения флор сосудистых растений (Юрцев и др., 1978), об особой роли Берингийского сектора в формировании флор Арктики. С другой стороны, имеющиеся данные свидетельствуют об отсутствии сколькихнибудь заметных различий в частоте встречаемости и характере распространения известных "арктических" эндемиков в Арктике и Гипоарктике, что говорит в пользу отнесения их к одной флористической области. Как было показано в IV главе, провинциальные различия проявляются во флорах севера Голарктики нередко значительно ярче, чем широтные. Серьезным аргументом против выделения Арктики в отдельную флористическую область является очень большое сходство таксономической структуры флор печеночников Арктики и Гипоарктики (см. главу IV). Итак, результаты анализа и сравнительной характеристики флор печеночников севера Голарктики показывают значительную общность флор (в том числе и их генези-

са) этих ботанико-географических регионов. Поэтому представляется, что Арктика в предлагаемых Юрцевым и др. (1978) границах, не заслуживает ранга флористической области. Выделение единой Метарктической провинции (или подобласти), включающей Арктику и Гипоарктику в понимаемых здесь границах, соответствующее в общих чертах флористическому делению А.Л.Тахтаджяна (1978), более адекватно выразит существующие закономерности. Высказанные соображения, конечно, ни коим образом не противоречат геоботаническому делению севера Голарктики, которое основывается на других критериях.

## Глава IX. РЕДКИЕ ПЕЧЕНОЧНИКИ АРКТИКИ И ГИПОАРКТИКИ И ПОДХОДЫ К ИХ ОХРАНЕ

### Редкие печеночники Мурманской области

Составлен и проанализирован список редких видов печеночников Мурманской области. К редким видам отнесены печеночники, известные не более, чем из 5 местонахождений в области. Таких видов насчитывается 59 или 31.6% всей флоры области. Группа эта достаточно разнородная и в некоторой своей части очень "подвижная". По мере изучения некоторые виды оказываются нередкими. С другой стороны, список редких в области видов постоянно пополняется в значительной степени спорадически встречающимися в мире, нередко очень мелкими и просматривающимися печеночниками, недавно описанными (или выделенными из другого вида), малоизученными таксонами, но более всего видами, находящимися на северном пределе распространения. Последняя группа самая многочисленная (37% всех редких печеночников области) и самая изменчивая. Подавляющее большинство редких в области печеночников собраны в азональных группировках, преимущественно в местах с нарушенным растительным покровом: на скалах, по трещинам в скалах, среди каменистых россыпей, на подмываемых берегах ручьев и речек, а также в болотных ценозах. Четыре вида найдены на антропогенных местообитаниях (канавы, колеи и обочины грунтовых дорог, тропы). Только 5 видов из числа редких в области приурочены к лесным сообществам (в основном эпиксилы) и три - к тундровым. По составу географических элементов среди редких видов Мурманской области преобладают виды арктической фракции: арктогорные и арктические, в сумме составляющие 26 видов или 45% всех ред-

ких видов. Большой удельный вес (31%) среди редких имеют виды бореальнонеморальной фракции.

### Редкие виды во флорах печеночников Арктики и Гипоарктики

Доля редких видов во всех флорах печеночников Севера достаточно высока, колеблется в сравнимых флорах от 30 до 49%, по-видимому не зависит от территории и богатства флор и более всего отражает степень изученности распространения видов на каждой из территорий. Наибольшим числом во всех флорах севера Голарктики представлены среди редких - виды, находящиеся на северном пределе своего распространения, доля древних, реликтовых видов колеблется от 11-13% в арктических флорах Шпицбергена и Ямала до 20-24% - в гипоарктической флоре Мурманской области и реликтовой флоре Арктической Аляски. Недавно описанные виды представлены лучше всего в регионах, исследованных профессиональными гепатикологами. Доля мелких, пропускаемых при сборах видов и видов, причины редкости которых неясны особенно велика на Чукотке и Шпицбергене и самая низкая в наиболее изученной флоре Мурманской области. Сокращение числа редких видов в дальнейшем можно ожидать в ходе уточнения распространения именно этих печеночников.

### Некоторые подходы к охране печеночников в Мурманской области

Критически пересмотрены списки видов, внесенных во второе издание Красной книги Мурманской области. Составлен список печеночников для включения в третье издание Красной книги, куда предполагается включить 64 вида или 34% флоры печеночников Мурманской области. Виды подразделяются на несколько категорий, соответствующих принятым в международной практике составлению красных книг, и в том числе в Красной книге мохообразных Европы (Red Data Book of European Bryophytes, 1995). К категориям "исчезнувшие" (extinct, Ex) и находящиеся под угрозой исчезновения (endangered, E) не отнесено ни одного вида, а к категории исчезающие (vanished, Ev) - только *Scapania sphaerifera*, собранная в 1934 году на юго-западе области (Buch & Tuomikoski, 1935) и более там не найденная, несмотря на несколько попыток повторить сбор в последние три десятилетия. Пятнадцать печеночников включены в группу уязвимых. Наибольшее число видов (42) попадает в категорию редких, что характерно для всех списков редких и исчезающих

печеночников из известных мне красных книг европейских стран. Описаны места сосредоточения редких видов и предложено внести в список не подлежащих землепользованию объектов ряд бриологических "памятников природы". По нашему представлению две территории ("Лавна" и "Кутса") включены в список наиболее бриологически интересных территорий Европы (Red Data Book of European Bryophytes, 1995).

В ходе работы над флорой печеночников Мурманской области, большое внимание было уделено выявлению флор заповедных территорий области. На территориях заповедников Мурманской области выявлено 150 видов печеночников, что составляет 80% всей флоры области. С учетом заказников и памятников природы на охраняемых территориях области сосредоточено 167 видов или 89% видов флоры области. Как было показано в предыдущих главах, флоры печеночников небольших территорий (в особенности горных) намного полнее отражают флору более крупного региона, в который они входят, чем флоры сосудистых растений. Этим, наряду с удачным выбором местоположения заповедных территорий, и объясняется то, что столь большое число видов области сконцентрировано на относительно небольших площадях, занимаемых заповедными территориями области. Тем не менее очевидно, что имеющиеся заповедные территории явно не смогут выполнить задачу сохранения разнообразия печеночников уже хотя бы потому, что совокупная их площадь составляет только около 3% территории области и большинство их расположено в центральных, наиболее загрязненных районах. Ни одного заповедника нет в зональной тундре и на востоке Кольского полуострова.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые достаточно детально изучена флора печеночников Мурманской области, которая насчитывает 187 видов и является самой богатой из изученных в настоящее время флор Арктики и Гипоарктики. Описано три новых для науки вида: *Cephaloziella polystratosa* Konst., *Apotreubia hortonae* Schust. & Konst. и *Lophozia schljakoviana* Schust. & Konst. Впервые на территории области обнаружено 25 видов, в том числе два новых для Евразии, три - новых для территории России и три - новых для европейской части России.

Выявлено очень большое сходство таксономической структуры флор Арктики и Гипоарктики, проявляющееся в значительной общности состава ведущих семейств и родов, а также их удельном весе

во флорах. Как и в локальных флорах Мурманской области первое место неизменно занимает сем. Lophoziaсеае, включающее около 30% видов, а второе - сем. Scapaniaceae, включающее около 15% видов. Три ведущих семейства содержат более 50% видов флор. Подобное единообразие таксономической структуры флор несвойственно другим группам высших растений (сосудистых растений и мхов).

Специфические черты флор разных регионов Арктики и Гипоарктики отражаются концевой частью спектра семейств и родов. Флоры печеночников небольших регионов в целом значительно более полно отражают флоры крупных регионов, чем флоры сосудистых растений или мхов. Провинциальные различия / сходства (положение в определенном долготном секторе) выражены более ярко, чем зональные (положение в Арктике или Гипоарктике).

На основе анализа новейших данных по распространению печеночников, встречающихся в рассмотренных северных флорах, предложена модифицированная, по сравнению с предыдущими, классификация географических элементов флоры, дается характеристика основных географо-генетических элементов флор печеночников Арктики и Гипоарктики. Составлены карты точечных и контурных ареалов для 91 вида.

В большинстве своем печеночники севера Голарктики имеют циркумполярные и почти циркумполярные ареалы (в сумме 62%). Сравнительно небольшую группу составляют виды, тяготеющие к океаническим районам (15%). Видов европейско-восточноамериканской фракции (6.5%) несколько больше, чем азиатско-западноамериканской (5%), но в целом доля этих двух фракций очень мала. Распространение 12% списочного состава северных печеночников (преимущественно арктических, недавно описанных видов) пока неясно. Велика доля печеночников, ареалы которых связаны с горами (арктогорные, гипоарктогорные и горные). Они составляют около 57% всех видов, причем в этих группах большой процент составляют виды с дизъюнктивными, несомненно остаточными ареалами. Дизъюнкции объясняются как реликтовым, остаточным характером ареалов, так и во многих случаях слабой изученностью распространения и таксономии вида. Видов с зональными типами ареалов (арктические, бореальные, неморальные) - 38%. Зональные элементы флоры представлены в большинстве своем циркумполярными, широко распространенными видами.

Для крупных регионов Арктики и Гипоарктики характерен высокий процент арктогорных видов, возглавляющих спектры географических элементов флоры. Второе место всегда остается за наиболее распространенными гипоарктогорными видами. Положение на третьем месте группы арктических видов характерно как для флор, находящихся полностью в Арктике, так и для флор, лишь небольшой частью заходящих в Арктику. В гипоарктических флорах третье место занимают бореальные виды. Группа горных видов во флорах с горными поднятиями находится на четвертом месте, отступая в равнинных на пятое - шестое места, при очень низком проценте видов этой группы, как в равнинной флоре Ямала (3.2%), так и в арктической флоре Шпицбергена (5.6%). Доля бореальнонеморальных и неморальных видов очень низка во всех флорах, в основном, убывая от гипоарктических флор к арктическим, но с небольшим повышением удельного веса во флорах Чукотки и Аляски.

Так же как и у сосудистых растений, у печеночников происходит снижение видового разнообразия от лесного пояса к тундровому, однако флора пояса березовых криволесий оказывается бедней тундровой, что обусловлено меньшим фауциальным богатством криволесий. Виды сплошного распространения у печеночников составляют около 57% флоры области. Таксономический состав флор различных поясов, равно как и элементный, отличаются мало. Однако, во флоре тундрового пояса виды азональных элементов (горные, гипоарктогорные, арктогорные, в сумме составляющие 56.9%) преобладают количественно над зональными (бореальными, неморальными и арктическими), в то время как в лесном поясе преобладают виды, относящиеся к зональным элементам флоры (51.5%).

Охарактеризована обширная эндемичная флора печеночников Арктики и Гипоарктики, состоящая как из реликтовых эндемов, так и, несомненно, молодых таксонов, распространение которых пока неясно из-за слабой изученности флор печеночников Севера. Повидимому большинство арктических эндемов пережили покровные оледенения в местах не подвергшихся оледенениям, в коридорах между ледяными щитами, или на нунатаках.

Показано, что Арктика в предлагаемых Юрцевым и др. (1978) границах, не заслуживает ранга флористической области и более естественно может быть объединена с Гипоарктикой в единую Метарктическую провинцию или подобласть.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ.

1. Константинова Н.А. 1975. Редкие и интересные таксоны печеночников из Хибинских гор. // Флористические исследования и зеленое строительство на Кольском полуострове. Апатиты. - С. 59-62.
2. Константинова Н.А. 1976. Роль мохообразных в горных тундрах Хибин. // Охрана среды и рациональное использование растительных ресурсов. М.: "Наука". - С. 46-47.
3. Константинова Н.А. 1976. Печеночники Хибинских гор. // Изучение растительных ресурсов Мурманской области. Апатиты. - С. 36-47.
4. Константинова Н.А. 1977. Печеночники верхних поясов Хибинских гор.// Тезисы докл. VII Всесоюзного совещания "Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий". Новосибирск. - С. 68-69.
5. Константинова Н.А. 1978. Редкий вид печеночника *Sphenolobopsis pearsonii* (Spruce) Schust. в Хибинских горах.// Бот. журн. Т.63, N 7.- С. 1032-1035.
6. Константинова Н.А. 1978. К флоре печеночных мхов Хибинских гор.// Новости сист. низш. раст. Т.15. - С. 231-233.
7. Константинова Н.А. 1979. Таксономический анализ флоры печеночников Хибин.// Богатство флоры - народному хозяйству. Матер. конф. Проблемы изучения и использования в народном хозяйстве растений природной флоры. М. - С. 65-66.
8. Константинова Н.А. 1979. Распространение видов печеночников по поясам в Хибинских горах. // Тез. докл. VIII симпозиума "Биологические проблемы Севера". Апатиты. - С. 38-39.
9. Константинова Н.А. 1980. Основные синузидии печеночников Хибин и их роль в растительном покрове.// Биолого-флористические исследования в связи с охраной природы в Заполярье. Апатиты. - С. 96-107.
10. Константинова Н.А., Тыртиков А.П. 1980. Растительность озерного района Центрального Ямала. // Научн. докл. высш.шк. Биол. науки. N 2 - С. 76-82.
11. Константинова Н.А. 1980. Редкие печеночники Хибин и их охрана.// Сельское хоз. Крайнего Севера. Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. "Пути интенсификации сельского хозяйства Крайнего Севера". -Магадан, ч.7. - С. 90-92.



12. Константинова Н.А. 1981. К флоре печеночников Рыбачьего полуострова. // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты. - С. 43-44.
13. Шляков Р.Н., Константинова Н.А. 1981. Таксономическая структура флоры мохообразных Мурманской области. // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты. - С. 64-67.
14. Шляков Р.Н., Константинова Н.А. 1981. Бриологические исследования в Мурманской области. // Развитие ботанических исследований на Кольском Севере. Апатиты. - С. 36-43.
15. Шляков Р.Н., Константинова Н.А. 1982. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты. - 222 с.
16. Константинова Н.А. 1983. Печеночники полуостровов Рыбачьего и Среднего Мурманской области. // Новости сист. низш. раст. Т. 20. - С. 194-200.
17. Антонова И.М., Константинова Н.А. 1983. Совещание "Брио-лихенологические исследования высокогорных районов Севера СССР". // Бот. журн. Т. 68, N 6. - С. 854-856.
18. Константинова Н.А. 1984. Флористическая насыщенность в сообществах горных тундр Хибин. // Тез. докл. Всесоюзной конференции "Растительный покров Субарктических высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей. Апатиты. - С. 61-62.
19. Константинова Н.А. 1984. Гербарий. Мохообразные. // Полярно-альпийский ботанический сад. Путеводитель. Л., "Наука". - С. 76-77.
20. Константинова Н.А. 1985. Интересные находки печеночных мхов в Ловозерских горах (Мурманская область). // Новости сист. низш. раст. Т. 22. - С. 229-231.
21. Константинова Н.А., Лихачев А.Ю. 1986. Мохообразные территории Полярно-альпийского ботанического сада. // Брио-лихенологические исследования в СССР. Апатиты. - С. 8-19.
22. Константинова Н.А. 1986. Печеночники восточных склонов Ловозерских гор к северу от залива Мотлукт. // Почвенно-ботанические исследования в Кольской Субарктике. Апатиты. - С. 3-9.
23. Шляков Р.Н., Константинова Н.А., Белкина О.А., Лихачев А.Ю. 1987. Изучение флоры мохообразных Мурманской области (состояние и перспективы). // Ботанические исследования за полярным кругом. Л., "Наука". - С. 42-47.

24. Константинова Н.А. 1987. Печеночники Ловозерских гор (Мурманская область). // Новости сист. низш. раст. Т. 24. - С. 218-225.

25. Константинова Н.А., Лихачев А.Ю. 1987. Мохообразные территории Полярно-альпийского ботанического сада. Препринт. Апатиты. - 25 с.

26. Белкина О.А., Константинова Н.А. 1987. Мохообразные Хибино-Ловозерского флористического района. Препринт. Апатиты. - 46 с.

27. Константинова Н.А., Белкина О.А. 1988. Мохообразные древесных субстратов в Ловозерских горах. // Бюллетень МОИП. Т. 93, № 4. - С. 80-88.

28. Константинова Н.А. 1988. Таксономическая структура флоры печеночников Хибино-Ловозерского района (Мурманская область). // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата, "Наука". - С. 104.

29. Константинова Н.А. 1988. Мохообразные. В статье: Состояние и задачи ботанического изучения Хибинских гор. (Андреев и др.). // В кн.: Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток. - С. 6-21.

30. Konstantinova N.A. 1988. Addition to the Hepatic flora of the Murmansk Region (USSR). // Abstracts of the Sixth Meeting of the Central and East European Bryological Working Group. - P. 23.

31. Andreev G.N. & N.A. Konstantinova. 1988. A Botanical Garden Within the Arctic Circle. // Taxon: Bulletin of Bryology XXVI. V. 37, N 4. - P. 921-925.

32. Константинова Н.А., Белкина О.А., Лихачев А.Ю., Шляков Р.Н. 1989. Эксикаты мохообразных Мурманской области. Кировск. - 25 с.

33. Konstantinova N.A. 1989. Addition to the Hepatic Flora of the Murmansk Region (USSR). // Proceedings of the Sixth CEBWG Meeting, Liblice, Czechoslovakia, 1988. Pruhonice. - P. 54-65.

35. Константинова Н.А. 1989. Особенности таксономической структуры и сравнительная характеристика некоторых флор печеночников Севера. // Актуальные вопросы бриологии в СССР. Л., "Наука". - С. 126-142.

36. Константинова Н.А. 1989. Бриофлористическое изучение Мурманской области. // Тез. докл. Всес. конф. "Проблемы комплексного использования природных ресурсов Кольского полуострова". Апатиты. - С. 95-96.

37. Константинова Н.А. 1990. Новые находки редких видов печеночников из Мурманской области (Северо-запад СССР). // Бот. журн. Т.75, № 9. - С. 1306-1308.
38. Константинова Н.А. 1990. К флоре печеночников севера Архангельской области (по сборам Ф.И.Рупрехта, 1841 г.).// Ботанические исследования за Полярным Кругом. Кировск. - С. 92-97.
39. Константинова Н.А. 1990. Мохообразные, печеночники.//Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. Мурманск. - С. 14-19.
40. Афонина О.М., Константинова Н.А., Чернядьева И.В. 1990. Каталог литературы по мохообразным, опубликованной в СССР 1986-1989. Апатиты. - 52 с.
41. Андреев Г.Н. Белкина О.А. Константинова Н.А. и др. 1990. Путеводитель экскурсий по Хибинским горам. (Excursion Guide on Khibiny Mountains.). Апатиты. - 52 с.
42. Konstantinova N.A. & A.J. Likhachev 1990. Bryophytes of the Olenii Island (the Kandalaksha Bay of White Sea).// Abstracts of the Seventh SEBWWG Meeting. Apatity. - P. 36.
43. Afonina O.M. Konstantinova N.A. 1990. Current Bryofloristic Exploration of the North of the USSR.// Abstracts of the Seventh SEBWWG Meeting. Apatity. - P. 4-5.
44. Konstantinova N.A. 1990. Die Lebermoos-Flora der Lovseeberge (Lovozerские Gory).// Feddes Repert. T.101, N 5-6. - S. 311-313.
45. Константинова Н.А., Белкина О.А., Лихачев А.Ю. 1991. Редкие мохообразные и их охрана в Мурманской области (северо-запад СССР).// Бриология в СССР, ее достижения и перспективы. Львов. - С.107-112.
46. Белкина О.А., Константинова Н.А., Костина В.А. 1991. Флора высших растений Ловозерских гор. Мохообразные и сосудистые растения. С.-Петербург, "Наука". - 204 с.
47. Константинова Н.А., Шляков Р.Н., Потемкин А.Д. 1992. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР. // Арктоа. Т.1 - С. 87-127.
48. Константинова Н.А. 1992. Флора печеночников Кандалакшского заповедника (Печеночники островов и побережья Порьей губы Белого моря). //Проблемы оптимизации и использования растительности и растительных ресурсов на Европейском севере. Архангельск. - С. 16-17.

49. Konstantinova N.A. 1992. Protection of Bryophytes in the Murmansk Region. // *Biological Conservation*. V.59, N 2-3. - P.191-197.

50. Константинова Н.А., Белкина О.А., Лихачев А.Ю., Шляков Р.Н. 1992. Эпикаты мохообразных Мурманской области. Часть II. Кировск. - 22 с.

51. Константинова Н.А. Лихачев А.Ю. Белкина О.А. 1993. Дополнения и уточнения к "Конспекту флоры мохообразных Мурманской области". // *Флористические и геоботанические исследования в Мурманской области. Апатиты*. - С. 6 - 44.

52. Константинова Н.А. Куваев В.Б. 1994. Класс Hepaticae (Hepaticospida) - Печеночники (Hepaticae). // *Растительный покров острова Сибирякова (Куваев В.Б., Кожевникова А.Д., Гудошников С.В., Журбенко М.П., Нездойминово Э.Л.)*. Москва. - С. 27 -30.

53. Konstantinova N.A., Potemkin A.D. 1994. Studies on *Scapania sphaerifera* (Hepaticae). // *Ann. Bot. Fenn.* V.31. - P. 121-126.

54. Konstantinova N.A. Vasiljev A.N. 1994. On the hepatic flora of Sayan Mountains (South Siberia). // *Arctoa*. V.3. - P. 123-132.

55. Konstantinova, N.A. & A.D. Potemkin. 1994. Rare hepatics of the Russian Arctic and their protection. // *Abstracts of the symposium "Conservation of Bryophytes in Europe. Means and Measures"*. Zuerich, Switzerland. - P. 9.

56. Potemkin, A.D. & N.A. Konstantinova. 1994. First steps to liverwort conservation in the Russian Arctic. // *Abstracts of the symposium "Conservation of Bryophytes in Europa. Means and Measures"*. Zuerich, Switzerland. - P. 12.

57. Konstantinova, N.A., O.A. Belkina & A. Likhachev. 1994. Towards a Red Data Book of Eastern Fennoscandia. // *Abstracts of the symposium "Conservation of Bryophytes in Europe. Means and Measures"*. Zuerich, Switzerland. - P. 9.

58. Konstantinova N.A., O.A. Belkina & A. Likhachev. 1994. On the conservation of Kutsa area (South - West of Murmansk Region, Russia). // *Abstracts of the symposium "Conservation of Bryophytes in Europe. Means and Measures"*. Zuerich, Switzerland. - P. 22.

59. Константинова Н.А., Чернядзева. 1995. К флоре печеночников Полярного Урала (Долина р. Собь). // *Новости сист. низш. раст.* Т. 30. - С. 110-121.

60. Potemkin, A.D. & N.A. Konstantinova. 1995. Rare liverworts of the Russian Arctic - a preliminary list and direction for future research. // *Cryptog. Helv.*, V. 18. - P.43-50.

61. Schuster, R.M. & N.A.Konstantinova. 1995. Studies on Treubiales, I. On *Apotreubia* Hatt. et al. and *A. hortonae* Schust. & Konstantinova, sp.n. // J. Hattori Bot. Lab. V. 78. - P.41-61.
62. Konstantinova, N.A. 1995. The genus *Marsupella* Dum. (Hepaticae) in the Russian Arctic: taxonomic diversity, distribution, peculiarities of reproduction // Проблемы изучения биологического разнообразия водорослей, грибов и мохообразных Арктики: Тез. докл. межд. конф., Санкт-Петербург. С.-Петербург. - С. 61-62.
63. Belkina, O.A., O.A.Druzhinina, N.Konstantinova & A.Likhachev. 1995. Russia. In N.G.Hodgetts (Ed.) Red Data Book of European Bryophytes. Part.3. Trondheim-P. 269-271.
64. Константинова Н.А. 1996. Новые для Мурманской области и редкие печеночники с территории Кандалакшского заповедника (Северо-запад России). // Бот. журн. Т. 81., N 8. - С. 116-123.
65. Konstantinova, N.A. & A.D.Potemkin. 1996. Liverworts of the Russian Arctic: an annotated checklist and bibliography. // *Arctoa*. -Vol. 6. - P. 125-150.
66. Schuster, R.M. & N.A.Konstantinova. 1996. Studies on the distribution of critical arctic/subarctic Hepaticae with special reference to taxa found in Russia. // *Lindbergia*. - V. 21. - P. 26-48.
67. Константинова Н.А., Н.Савченко. 1997. База данных "Гербарий мохообразных Мурманской области". // В кн. Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях. - Санкт-Петербург. - С. 38-39.
68. Савченко А.Н., Н.А.Константинова. 1997. Бриологические компьютерные базы данных в Полярно-альпийском ботаническом саду. // Тез. докл. третьего совещания "Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях". Санкт-Петербург, 20-22 мая 1997г., С.-Петербург. - С. 44.
69. Константинова Н.А., 1997. Печеночники Кандалакшского заповедника (острова и побережье Кандалакшского залива Белого моря). Изд. КНЦ РАН, Апатиты. - 46 с.
70. Константинова Н.А., Белкина О.А., Лихачев А.Ю., Шляков Р.Н. 1998. Эксибаты мохообразных Мурманской области. Часть III. Кировск. - 26 с.