

УДК 581.1+574

DOI статьи: 10.17238/issn2221-2698.2016.22.150

## Эколого-физиологическая характеристика растительных сообществ под птичьим базаром на Западном Шпицбергене



© **Шмакова** Наталья Юрьевна, доктор биологических наук, руководитель сектора экофизиологии Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н.А. Аврорина Кольского научного центра РАН. E-mail: shmanatalya@yandex.ru

© **Марковская** Евгения Федоровна, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета. E-mail: volev@sampo.ru



© **Марковская** Евгения Федоровна, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета. E-mail: volev@sampo.ru

**Аннотация.** В условиях Арктики природа ставит свои неповторимые эксперименты, примером которых является растительность птичьих базаров, где жизнь определяется той органикой, которая выносятся птицами с моря и используется только под птичьими базарами. Поглощение азота в Арктике лимитируется абиотическими факторами: низкими температурой и влажностью, медленной эрозией скал, низкой транспирацией и наличием вечной мерзлоты. Приведены данные о содержании общего азота и хлорофиллов в растениях и лишайниках в сообществах, расположенных под птичьим базаром на Западном Шпицбергене. Проведенное исследование показало, что растительные сообщества птичьих базаров, где снижено действие одного из лимитирующих факторов Арктики (бедность почвенного горизонта), дают некоторое представление о той «зелёной Арктике», куда её ведет современное изменение климата.

**Ключевые слова:** *Западный Шпицберген, растения, лишайники, орнитофильные сообщества, пигменты пластид, общий азот, «Зелёная Арктика»*

## Ecophysiological characteristic of plants communities under the bird rookery of West Spitsbergen

© **Shmakova Natalia Y.**, Doctor of Biological Sciences, Head of the Department of Ecophysiology; Polar-Alpine Botanical Garden-Institute named after N.A. Avrorin of Kola Science Center of Russian Academy of Sciences. E-mail: shmanatalya@yandex.ru

© **Markovskaya Evgenia F.**, Doctor of Biological Sciences, Professor; Head of the Department of Botany and Plant Physiology, Petrozavodsk State University. E-mail: volev@sampo.ru

**Abstract.** In the Arctic nature puts his unique experiments, an example of which is the vegetation of bird colonies, where life is determined by the organic matter, which is taken out from the sea birds and is used only under the bird colonies. The absorption of nitrogen in the Arctic is limited by abiotic factors: low temperature and humidity, the slow erosion of rocks, low transpiration and the presence of permafrost. The data on the content of total nitrogen and chlorophyll in plants and lichens in communities located beneath bird colonies in the West Svalbard. The study showed that plant communities of rookeries, where the effect of one of the limiting factors of the Arctic (poor soil horizon) is reduced, give some idea of the "Green Arctic", where the current climate change is guiding it.

**Keywords:** *West Spitsbergen, plants, lichens, ornitogenic communities, pigments of plastid, total nitrogen, the "Green Arctic"*

Низкое содержание азота ограничивает рост растений в высоких широтах [1]. Поглощение азота в Арктике лимитируется абиотическими факторами: низкими температурой и влажностью, медленной эрозией скал, низкой транспирацией и наличием вечной мерзлоты. Медленная естественная скорость разложения органического вещества и длительный снежный покров, приводят к сокращению до 6—8 недель периода вегетации растений. В природе имеются различные пути, которые улучшают питание растений на этих бедных почвах. В этих условиях работают свободные азотфиксирующие микроорганизмы, эрикоиды, идут эктомикоризальные симбиозы, которые используют имеющийся в почве азот. Некоторые виды потребляют аммоний. На фоне бедных по азоту территорий существуют обогащенные органическим веществом места, связанные с птичьими базарами и формируемые рядом орнитофильные сообщества. Орнитогенные почвы связаны с местами, где сезонно происходит пополнение органического вещества, на вершине базара достигаются его максимальные количества, постепенно снижающиеся до его основания. На этой территории, как правило, присутствует градиент содержания азота. Сообщества вдоль градиента концентрации азота являются естественной модельной системой, которая позволяет анализировать реакцию отдельных растительных организмов на добавку азота. Цель работы — изучение содержания пигментов пластид и общего азота у растений и лишайников, как реакции на изменение условий по трансекте на склоне под птичьим базаром.

### **Материалы и методы**

Работа выполнена в июле 2011 г. на мысе Старостина, на одном из фрагментов скальной гряды (78° 04'44" N, 13° 50'16" E). Площадка базара около 150 м, вдоль всей скалы около 400 м. Высота скалы до площадки базара около 12 метров. Горы сложены известняками, доломитами, конгломерато-брекчиями карбон-пермского возраста. В этом районе обитает колония глупышей (*Fulmarus glacialis*), численность небольшая [2]. Базар южной ориентации, поэтому освещён около 11 часов в сутки. Территория по дороге к базару представляет сообщество плакорной тундры с многочисленными снежными озерами и ручьями, много болотистых мест. Горные отроги интенсивно окрашены в красно-коричневый цвет, высота 300—400 м, языки снега подходят на 150—200 м. Трансекта<sup>1</sup> заложена сверху вниз от широкой скалы, где есть водопад, и отходит снежник. На этой широте с 19 апреля по 24 августа — полярный день; устойчивый переход температуры через 0°C в сторону положительных значений происходит 5 июня, в сторону отрицательных — 18 сентября. Наиболее тёплый месяц —

---

<sup>1</sup> Трансекта (от латинского trans — сквозь, через и sectio — сечение) — узкая длинная пробная площадка, на которой изучают количественные характеристики видов и их изменения.

июль со средней температурой 8.0°C. В среднем за год выпадает 563 мм осадков, причём большая часть приходится на зимний период [3, с. 10—12].

Состав орнитофильной растительности вблизи птичьих базаров достаточно специфичен [4, 2004] и в него входят олиго-, монодоминантные луговины, где преобладают злаки *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt., *Poa arctica* R. Br. var. *vivipara*, *Poa alpina* L. var. *vivipara*, *Poa alpigena* (Fr.) Lindm, встречаются травянистые растения *Cochlearia groenlandica* L., *Cerastium alpinum* L., *Bistorta vivipara* (L.) F. Gray, *Saxifraga cernua* L., *Arabis alpina* L., *Chrysosplenium tetrandrum* (N.Lund) Th. Fr. Участие видов, характерных для зональных тундровых и горно-тундровых сообществ, невелико — это *Salix polaris* Walenb. L., *Saxifraga oppositifolia* L., *S. cespitosa* L., значительная часть видового разнообразия приходится на моховые и лишайниковые синузии. Показатели видового разнообразия сообществ составляют 5—13 видов на сообщество.

Виды растений и лишайников определены сотрудниками ПАБСИ: сосудистые — В.А. Костина, мхи — О.А. Белкина, лишайники — Л.А. Конорева. Латинские названия даны по следующим источникам: для сосудистых растений — из работы [5]; мхов — из работы [6]; лишайников — из работы [7].

Содержание пигментов пластид определяли в спиртовых вытяжках с помощью спектрофотометра UV-1800 (фирма «Shimadzu», Япония) по оптической плотности в максимумах поглощения хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов [8; 9]. Пробы для определения содержания общего азота отбирали одновременно, высушивали при 60 °С и анализировали методом Кьельдаля [10, 1970].

### Результаты и обсуждение.

#### Описание сообщества под птичьим базаром

Под птичьим базаром в растительном сообществе сверху вниз была заложена трансекта с выделением 7 пробных площадок площадью по 1 м<sup>2</sup>. Описание видового состава и проективного покрытия видов (ПП) растений и лишайников приведено в таблице 1.

Таблица 1

Видовой состав и проективное покрытие (%) растений и лишайников орнитофильного сообщества

Вид	Пробные площади трансекты (сверху вниз)						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill	40	-	-	-	-	-	+
<i>Puccinella phryganooides</i> (Trin.) Scribn. & Merr.	20	20	10	20	-	-	-
<i>Cerastium alpinum</i> L.	+	1	+	-	+	-	-
<i>Saxifraga cespitosa</i> L.	+	10	5	-	+	-	+
<i>S. oppositifolia</i> L.	+	1	20	-	20	1	+
<i>S. nivalis</i> L.	+	1	+	-	5	-	-
<i>S. cernua</i> L.	+	+	+	1	-	+	+

<i>Salix polaris</i> Walenb. L.	-	-	+	-	-	-	-
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) F. Gray	-	-	30	-	-	-	-
<i>Luzula confusa</i> Lindeb.	-	-	-	10	1	2	2
<i>Cochlearia groenlandica</i> L.	-	+	-	-	-	-	+
<i>Dupontia pelligera</i> (Rupr.) A. Løve & Ritchie	-	+	-	-	-	10	2
<i>Alopecurus borealis</i> Trin.	-	-	-	20	+	5	5
<i>Ranunculus sulphureus</i> Soland.	-	-	-	-	-	+	+
<i>R. pygmaeus</i> Wahlenb.	+	-	-	-	-	+	+
<b>Итого высшие сосудистые растения</b> (количество видов)	<b>8</b>	<b>8</b>	<b>8</b>	<b>4</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>10</b>
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	80	50	-	-	20	90	20
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B. S. G.	10	50	50	50	20	15	20
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	10	50	50	50	20	10	25
<i>Dicranum angustum</i> Lindb.	+	+	+	1	+	+	+
<i>Dicranum spadicum</i> Zett.	+	+	+	1	+	+	+
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G. L. Sm.	-	-	+	+	-	+	+
<i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.	-	-	-	-	+	+	+
<b>Итого мохообразные</b> (количество видов)	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>7</b>
<i>Peltigera rufescens</i> (Weiss.) Humb.	21	25	3	2	2	2	-
<i>Peltigera leucophlebia</i> (Nyl.) Gyeln.	-	-	5	5	-	-	-
<i>Peltigera malacea</i> (Ach.) Funck	-	-	-	5	-	-	-
<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	-	+	1	-	+	1	-
<i>Xanthoria elegans</i> (Link.) Th Fr.	20	-	-	-	-	-	-
<b>Итого лишайники</b> (количество видов)	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>0</b>

Всего на исследуемой трансекте исследовано 27 видов, в том числе 15 видов высших сосудистых растений, 7 мхов и 5 лишайников.

**Пл 1.** Расположена ниже птичьего базара между скалой и снежником (в 3 метрах от языка снега), вблизи водопада, что обеспечивает её увлажнение. Доминирует *Oxyria digyna* при активном участии *Puccinella phryganoides* на фоне сплошного покрытия мхами, большой вклад вносит эпилитный лишайник *Xanthoria elegans* и *Peltigera rufescens* с проективным покрытием на скальных выходах до 20%.

**Пл 2.** Расположена по трансекте на 3 метра ниже. Отличается богатым моховым покрытием (100%). Доминирует *Puccinella phryganoides*, виды рода *Saxifraga* отличаются крупными листьями и цветоносами, что не характерно для обычных местообитаний. Из лишайников преобладает *Peltigera rufescens*.

**Пл 3.** На расстоянии 5 метров ниже предыдущей, вдоль скалы в 15 метрах от снежника. Моховой покров сплошной (100%). В сообществе с большим ПП появляется *Bistorta vivipara* и *Saxifraga oppositifolia*, лишенобиота представлена: *Peltigera leucophlebia*, *Peltigera rufescens*, *Peltigera aphthosa*.

**Пл 4.** На расстоянии 40 метров от птичьего базара, ниже предыдущей на 20 метров. Моховой покров сплошной (100%), присутствуют с заметным ПП злаки — *Puccinella phryganoides* и *Alopecurus borealis*. Лишайники представлены видами р. *Peltigera* (*Peltigera rufescens*, *Peltigera leucophlebia*, *Peltigera malacea*).

**Пл 5.** Ниже на 60 метров от предыдущей, снежника нет, в 20 метрах от каменного стока слева. Моховой покров редет (90%), присутствуют камни и пустоши. Присутствуют *Saxifraga oppositifolia* и *Alopecurus borealis* с ПП — 20%, видовой состав и ПП лишенобиоты снижается.

**Пл 6.** Расположена у основания склона, сток проходит правее по ложбине, на 120—130 метров ниже предыдущей площадки. Ровная площадь, сплошной моховой покров с доминированием *Sanionia uncinata*. Из злаков — *Durontia pelligera*, *Alopecurus borealis*, из лишайников с небольшим ПП — *Peltigera rufescens*, *Peltigera aphthosa*.

**Пл 7.** Расположена на 200 метров ниже предыдущей площадки, вдоль по потоку (ручей со снежника и птичьего базара) с выходом на плакорную территорию, на которой много ручьев. Сплошной моховой покров, злаки с небольшим проективным покрытием, лишайники отсутствуют.

Анализ распределения видов по трансекте показал, что количество видов и проективное покрытие лишайников снижается по склону, на плакорной территории они отсутствуют. Моховой покров богатый на всех пробных площадях, но разнообразие видов увеличивается на нижних площадках. Видовой состав высших сосудистых растений больше в верхней и нижней частях трансекты. Проективное покрытие при этом уменьшается при продвижении вниз по склону. На всех пробных площадях трансекты представлены: два вида мхов (*Sanionia uncinata*, *Aulacomnium palustre*); среди высших сосудистых растений таких видов нет, что свидетельствует о дифференциальной требовательности этой таксономической группы к условиям произрастания на исследуемой территории.

### **Содержание пигментов пластид**

Сравнительный анализ содержания хлорофиллов у видов, произрастающих вблизи птичьего базара и в естественных условиях арктических тундр, выявил увеличение содержания пигментов в условиях орнитофильных сообществ (на 25—100%) у следующих видов высших сосудистых растений: *Luzula confusa* (сем. Juncaceae), *Puccinella phryganoides*, *Alopecurus borealis* (сем. Poaceae) и почти в 2 раза у мхов: *Sanionia uncinata*, *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens*. У лишайников изменений содержания пигментов по сравнению с естественными условиями не выявлено (таблица 2).

Особи *S. oppositifolia* на пробной площади 2 отличались большими размерами — крупными и длинными побегами, но имели низкие значения содержания хлорофиллов 0.46 мг/г. У более мелких растений с пробной площади 5 отмечены более высокие значения содержания хлорофиллов — 0.73 мг/г, которые соответствовали этому виду при произрастании в естественных сообществах. Снижение содержания хлорофиллов в условиях богатых почв в боль-

шей степени связаны, по-видимому, с изменением осмотического потенциала за счет поглощения азота и соответственно с более высоким содержанием воды у этих растений. Крупные экземпляры *S. oppositifolia* имеют большую вегетативную массу, но почти не цветут, что также является негативной реакцией этого вида на условия повышенного богатства почвы.

Таблица 2

Содержание хлорофиллов и общего азота в растениях  
на естественных и орнитофильных территориях

Вид	Хлорофиллы (a+b), мг/г сырой массы		Общий азот, %	
	1	2	1	2
<i>Oxyria digyna</i>	0.76	0.61	4.7	4.4
<i>Bistorta vivipara</i>	1.32	1.17	3.3	3.5
<i>Saxifraga cespitosa</i>	0.39	0.37	1.5	2.1
<i>S. oppositifolia</i>	0.66	0.58	1.5	2.5
<i>S. nivalis</i>	0.98	1.10	2.5	2.8
<i>Salix polaris</i>	1.23	1.22	2.6	2.6
<i>Luzula confusa</i>	1.12	1.68	-	2.4
<i>Puccinella phryganoides</i>	0.78	1.81	2.1	3.2
<i>Dupontia pelligera</i>	1.38	1.38	1.7	3.3
<i>Alopecurus borealis</i>	1.28	1.56	2.0	-
<i>Sanionia uncinata</i>	0.18	0.42	1.0	1.2
<i>Hylocomium splendens</i>	0.14	0.30	-	0.8
<i>Aulacomnium palustre</i>	0.19	0.42	0.8	0.9

Примечание. 1 — естественные условия, 2 — орнитофильные условия. Прочерк — отсутствие данных.

*Sanionia uncinata*, наиболее распространенный вид мхов на всех пробных площадях с большим проективным покрытием. Содержание хлорофиллов изменялось по трансекте сверху вниз: 0.25 (Пл2), 0.27 (Пл4); 0.72 (Пл6) и 0.42 (Пл7) мг/г сырой массы. Аналогичная закономерность отмечена и для *Aulacomnium palustre*, у которого содержание хлорофиллов увеличивается к нижней части склона: 0.29 (Пл2), 0.49 (Пл4) и 0.47 (Пл7) мг/г сырой массы. Содержание хлорофиллов у *Peltigera rufescens* варьирует по трансекте следующим образом: 0.35(Пл1), 0.15 (Пл2), 0.23 (Пл3) мг/г сырой массы.

### Содержание общего азота

Влажность является тем ведущим фактором, который участвует в классификации орнитофильной растительности и в процессах переработки органики. Распад органического вещества орнитофильного сообщества определяет и состояние растительности, которая является кормовой базой многих почвенных организмов. Все высвобождающиеся минеральные вещества, а особенно азот, являются важным и наиболее информативным показателем почвенного богатства и состояния растений. Определение общего азота как показателя функциональной активности растительного организма продемонстрировало, что выделяется одна общая закономерность: более низкие количества азота отмечаются на пробных пло-

щадях в верхних частях конусов выветривания, ближе к базару, а максимальные значения отмечаются на самой нижней пробной площади — ближе к подножию склона.

По содержанию общего азота среди сосудистых растений можно выделить две группы. В первую группу вошли виды, у которых содержание азота не изменилось по сравнению с естественными условиями (*Oxyria digyna*, *Bistorta vivipara*, *Cerastium alpinum*, *Salix polaris*). Однако *Oxyria digyna* и *Cochlearia groenlandica* в условиях антропогенных сообществ (около животноводческого комплекса в Баренцбурге) имеют в несколько раз большую биомассу по сравнению с растениями из естественных местообитаний. Для *Cerastium alpinum* также не отмечено увеличение содержания общего азота, хотя установлено, что другой вид *C. arcticum* имеет очень высокую конститутивную активность нитратредуктазы [11]. Активность работы, которой может быть связана с генетическими различиями как разных видов одного семейства, так и популяциями одного вида. Этим аргументом можно объяснить ряд различий между данными, полученными в настоящей работе и некоторыми данными литературы [12].

Вторую группу составляют виды, у которых содержание общего азота увеличилось. Так, у видов рода *Saxifraga* (*Saxifraga cespitosa*, *Saxifraga oppositifolia*, *Saxifraga nivalis*) это увеличение составило 15—70%. Максимальные значения отмечены у *Saxifraga oppositifolia*. Известно, что *Saxifraga oppositifolia* является эктомикоризным видом, но в условиях Шпицбергена это свойство не реализуется [11]. Можно предположить, что естественное увеличение содержания азота у видов рода *Saxifraga* в условиях орнитофильных сообществ может быть связано с индукцией этого процесса только в этом экотопе Шпицбергена. У однодольных растений (*Puccinella phryganoides*, *Dupontia pelligera*, *Luzula confusa*) увеличение содержания общего азота составило (50—100%). Реакция этих видов может быть связана с их способностью к освоению рудеральных экотопов. Реакция мхов и лишайников выражена менее заметно, увеличение содержания общего азота составило 30—40% только у таких видов, как *Aulacomnium palustre* и *Sanionia uncinata*, *Peltigera rufescens*.

Эффект увеличения содержания азота и потепления широко исследован по проективному покрытию видов в длительном, трёхгодичном полевом эксперименте, который можно назвать «жёстким» [13]. Исследования показали, что только повышение температуры меньше влияет на проективное покрытие (ПП) различных видов, а больший и, как правило, негативный эффект достигается при добавке азота или азота в сочетании с повышением температуры. В условиях птичьего базара это воздействие происходит в системе мягкого эксперимента, где каждый вид может найти себе «микронису» с содержанием органического ве-

щества соответствующим его потребностям. В этом эксперименте представители кустарничков (виды рода Salicaceae) уменьшали проективное покрытие во всех вариантах опыта с добавкой азота и при увеличении температуры, в условиях базара этот вид встречался редко и имел небольшое покрытие. Из травянистых видов наибольший эффект в опыте был отмечен для *Cerastium alpinum*, проективное покрытие которого может увеличиваться до 90% на варианте добавки азота. Большой эффект стимуляции роста *Cerastium alpinum* в ответ на добавку азота и потепление отмечен и в других работах [14]. В нашем исследовании *Cerastium alpinum* присутствовал по всей трансекте, но его проективное покрытие было незначительным. *Saxifraga oppositifolia* увеличивает покрытие при добавке азота, но уменьшает — в варианте температура с азотом. В нашем исследовании этот вид увеличивал проективное покрытие до 20% в нижней части трансекты.

#### **Реакция мхов**

Реакция мхов во всех вариантах опыта полевого эксперимента — отрицательная и большинство видов исчезает с площадок к третьему году (виды р. Dicranum). Аналогичная реакция и других групп организмов (представители печеночников и частично лишайники исчезают, либо резко сокращают свое обилие). В нашем исследовании отмечено резкое увеличение мохового покрытия, на протяжении всей трансекты, образование больших моховых лугов. Известно, что 3—6 годичное увеличение температуры приводило к изменению состава сообществ (оно становится более бедным) по данным исследования, выполненного на 17 альпийских и арктических территориях [15]. Мелкие растения, которые имеют более низкий потенциал для увеличения биомассы — например виды р., *Saxifraga*, в том числе и *S. oppositifolia* уменьшают проективное покрытие [12; 16] при длительном действии повышенной температуры за счёт появления конкуренции. Этот фактор играет большую роль и в исчезновении мхов, которые не могут конкурировать и выносить затенение при сильном воздействии высших сосудистых растений [17].

Таким образом, травы, мхи и лишайники реагируют конститутивно на потепление и/или увеличение азота, и эта реакция зависит от функционального типа и местообитания вида [18, 2002]. Однако это исследование показывает достаточно противоречивую картину в реакции отдельных видов, принадлежащих к одному функциональному типу [13].

#### **Экосистемные функции растительных сообществ птичьих базаров**

Орнитофильные сообщества птичьих базаров являются уникальными природными объектами, в которых причинно-следственные связи сложны для понимания и моделирования. Проведённое исследование показало, что растительные сообщества птичьих базаров, где

снижено действие одного из лимитирующих факторов Арктики (бедность почвенного горизонта), дают некоторое представление о той «зелёной Арктике», куда её ведет современное изменение климата. В условиях Арктики природа ставит свои неповторимые эксперименты, примером которых является растительность птичьих базаров, где жизнь определяется той органикой, которая выносятся птицами с моря и используется только под птичьими базарами.

Экосистемные функции имеют большую ценность для обеспечения природной целостности именно в арктическом регионе. Понимание принципов их работы связано с познанием механизмов устойчивости и пластичности растений, произрастающих в этих экотопах, их потенциальной реакции на природно-климатические изменения в Арктике, что остаётся актуальной экологофизио-логической проблемой, важным этапом разработки которой является изучение реакции отдельных видов в естественных условиях произрастания. Это всего лишь один из шагов исследований на пути сохранения хрупкой окружающей арктической среды. Безусловно требуется научный анализ и синтез многих процессов, происходящих не только в растительном мире арктического региона, но и в фауне, акватории северных морей, климате.

### **Литература**

1. Shaver G.R., Chapin F.S. Response to fertilization by various plant-growth forms in an Alaskan tundra nutrient accumulation and growth // *Ecology*. 1980. V. 61. P. 662—675.
2. Tertitski G.M., Bakken V., Gavrilov M.V., Krasnov J.V., Nikolaeva N.G., Pokrovskaya I.V. The Barents Sea // Seabird colony databases of the Barents Sea region and the Kara sea. 2000. Tromsø, Norway. P. 11—34.
3. Королева Н.Е., Константинова Н.А., Белкина О.А., Давыдов Д.А., Лихачев А.Ю., Савченко А.Н., Урбанавичене И.Н. Флора и растительность побережья залива Грен-фьорд (архипелаг Шпицберген). Апатиты: КАЭМ, 2008. 111 с.
4. Королева Н.Е. Состав орнитогенной растительности на южном побережье залива Белльсунн (Западный Шпицберген) // *Комплексные исследования природы Шпицбергена*. Вып. 4. Апатиты: изд-во КНЦ РАН, 2004. С. 255—263.
5. Rønning O.I. The Flora of Svalbard. Oslo: Norsk Polarinstitut, 1996. 184 p.
6. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. V. 15. P. 1—130.
7. Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tonsberg T., Vitikainen O. Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.
8. Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // *Biochem. Soc. Trans.* 1983. V. 11. N 5. P. 591—592.
9. Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment systems // *Photosynthetica*. 1993. V. 29. N 2. P. 195—203.
10. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: изд-во МГУ, 1970. 487 с.
11. Odasz A.M. Nitrate reductase activity in vegetation below an arctic bird cliff, Svalbard, Norway // *Journal of Vegetation Science*. 1994. V. 5. P. 913—920.
12. Klanderud K., Birks H.J. Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants // *Holocene*. 2003. V. 13. P. 1—6.
13. Klanderud K. Species-specific responses of an alpine plant community under simulated environmental change // *Journal of Vegetation Science*. 2008. V. 19. P. 363—372.
14. Hollister R.D., Webber P.J., Bay C. Plant response to temperature in Northern Alaska: Implications for predicting vegetation change // *Ecology*. 2005. V. 86. P. 1562—1570.

15. Walker M.D., Wahren C.H., Hollister R.D. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006. V. 103. P. 1342—1346.
16. Hollister R.D., Webber P.J., Tweedie C.E. The response of Alaskan arctic tundra to experimental warming: differences between short- and long-term responses // *Global Change Biology*. 2005. V. 11. P. 525—536.
17. Pearson R.G., Dawson T.P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? // *Global Ecology and Biogeography*. 2003. V. 12. P. 361—371.
18. Dormann C.F., Woodin S.J. Climate change in the Arctic: using plant functional types in a metaanalysis of field experiments // *Funct. Ecol.* 2002. V. 16. P. 4—17.

## References

1. Shaver G.R., Chapin F.S. Response to fertilization by various plant-growth forms in an Alaskan tundra nutrient accumulation and growth. *Ecology*. 1980. V. 61. pp. 662—675.
2. Tertitski G.M., Bakken V., Gavrilov M.V., Krasnov J.V., Nikolaeva N.G., Pokrovskaya I.V. The Barents Sea. *Seabird colony databases of the Barents Sea region and the Kara sea*. 2000. Tromsø, Norway. pp. 11—34.
3. Koroleva N.E., Konstantinova N.A., Belkina O.A., Davydov D.A., Lihachev A.Yu., Savchenko A.N., Urbanavichene I.N. *Flora i rastitelnost poberezhya zaliva Gren-ford (arhipelag Shpic-bergen)*. Apatity: KAeM, 2008. 111 p.
4. Koroleva N.E. Sostav ornitogennoj rastitelnosti na yuzhnom poberezh'e zaliva Bellsunn (Zapadnyj Shpicbergen). *Kompleksnyye issledovaniya prirody Shpicbergena*. Vyp. 4. Apatity: izd-vo KNC RAN, 2004. pp. 255—263.
5. Rønning O.I. *The Flora of Svalbard*. Oslo: Norsk Polarinstitutt, 1996. 184 p.
6. Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006. V. 15. pp. 1—130.
7. Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tonsberg T., Vitikainen O. *Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi of Fennoscandia*. Uppsala, 2004. 359 p.
8. Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochem. Soc. Trans.* 1983. V. 11. N 5. pp. 591—592.
9. Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment systems. *Photosynthetica*. 1993. V. 29. N 2. pp. 195—203.
10. Arinushkina E.V. *Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv*. M.: izd-vo MGU, 1970. 487p.
11. Odasz A.M. Nitrate reductase activity in vegetation below an arctic bird cliff, Svalbard, Norway. *Journal of Vegetation Science*. 1994. V. 5. pp. 913—920.
12. Klanderud K., Birks H.J. Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *Holocene*. 2003. V. 13. pp. 1—6.
13. Klanderud K. Species-specific responses of an alpine plant community under simulated environmental change. *Journal of Vegetation Science*. 2008. V. 19. pp. 363—372.
14. Hollister R.D., Webber P.J., Bay C. Plant response to temperature in Northern Alaska: Implications for predicting vegetation change. *Ecology*. 2005. V. 86. pp. 1562—1570.
15. Walker M.D., Wahren C.H., Hollister R.D. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006. V. 103. pp. 1342—1346.
16. Hollister R.D., Webber P.J., Tweedie C.E. The response of Alaskan arctic tundra to experimental warming: differences between short- and long-term responses. *Global Change Biology*. 2005. V. 11. pp. 525—536.
17. Pearson R.G., Dawson T.P. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*. 2003. V. 12. pp. 361—371.
18. Dormann C.F., Woodin S.J. Climate change in the Arctic: using plant functional types in a metaanalysis of field experiments. *Funct. Ecol.* 2002. V. 16. pp. 4—17.