

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«ТЮМЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
ИНСТИТУТ НАУК О ЗЕМЛЕ
Кафедра геоэкологии и природопользования

РЕКОМЕНДОВАНО К ЗАЩИТЕ В ГЭК
Заведующий кафедрой
доктор биологических наук, доцент
 А.В. Синдирева
5.07 2023 г.

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА
магистерская диссертация

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА ЭОЛОВЫХ ФОРМ
РЕЛЬЕФА СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (НА
ПРИМЕРЕ БАСЕЙНА РЕКИ НАДЫМ)

05.04.06 Экология и природопользование

Магистерская программа «Геоэкология нефтегазодобывающих регионов»

Выполнила работу
студентка 2 курса
очной формы обучения



Лаптева
Яна
Александровна

Научный руководитель
д.б.н., профессор



Соромотин
Андрей
Владимирович

Рецензент
д.г.н., доцент,
ТюмГУ



Жеребятьева
Наталья
Владимировна

Тюмень

2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	7
1.1. ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА СЕВЕРТАЁЖНЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ.....	7
1.2. ЕСТЕСТВЕННЫЕ СУКЦЕССИИ С УЧАСТИЕМ ЛИШАЙНИКОВ	12
1.3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛИШАЙНИКОВ В РЕКУЛЬТИВАЦИИ НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ.....	14
ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАДЫМСКОГО РАЙОНА	16
2.1. КЛИМАТ НАДЫМСКОГО РАЙОНА	16
2.2. ПОЧВЫ НАДЫМСКОГО РАЙОНА	16
2.3. ГЕОБОТАНИКА НАДЫМСКОГО РАЙОНА	17
ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	20
3.1. ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕСЧАНОГО РАЗДУВА ОКОЛО НАДЫМА	20
3.2. МЕТОДИКИ ЗАКЛАДКИ ПОЛЕВОГО ЭКСПЕРИМЕНТА	21
3.3. МЕТОДИКА ЛАБОРАТОРНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА	24
3.3.1. Разделение таллома лишайника на фикобионт и микобионт.....	24
3.3.2. Изучение возможности заселения фикобионтов на различных естественных субстратах в лабораторных условиях.....	27
3.4. МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ПЕСЧАНЫХ ПОЧВ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ	34
ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	36
4.1. ЭКСПЕРИМЕНТ ПОЛЕВОЙ.....	36
4.2. ЭКСПЕРИМЕНТ ЛАБОРАТОРНЫЙ	38

4.3. ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ПЕСЧАНЫХ ПОЧВ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ	42
4.3.1 Прямая микроскопия водорослей в образцах почв и лишайников	42
4.3.2 Морфологическая идентификация штаммов водорослей.....	45
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	68
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	70

ВВЕДЕНИЕ

Площади лишайниковых тундр сокращаются и превращаются в песчаные обнажения. Лишайник является основным зимним кормом для большинства северных оленей в Сибири и представляют собой уникальный кормовой ресурс на большей части приполярного Севера, который не может быть эффективно заменен сосудистыми растениями [Winter biological processes..., с. 17-26]. Современные оценки емкости пастбищ на п-ве Ямал показывают, что число оленей превышает оптимальное в 5 раз (около 300 тыс. оленей, 13% мирового числа), выпасается на полуострове Ямал обнажения [Морозова, Малыгина, с. 49-76; Веселкин, Морозова, Горбунова, с. 151; Горбунова, с. 26]. В результате сложилась уникальная для тундровой зоны ситуация: пастбищные нагрузки оказались запредельными не на ограниченной локальной площади, а на обширной территории (оленьи пастбища составляют около 85% площади Ямала – 10,6 млн. га) [Лавриненко, Лавриненко, с. 125].

В процессе освоения нефтегазовых месторождений в Арктике образуются значительные площади нарушенных земель, нуждающихся в рекультивации [Klein, Vlasova, p. 21-27]. В настоящее время потребность в разработке биотехнических мероприятий, позволяющих восстанавливать естественный растительный покров, характерный для исходных ландшафтов. По экспертным оценкам, нарушенные территории достигают десятки тысяч га, при этом ежегодные объемы рекультивации составляют тысячи га и, как правило, создаются нетипичные для Арктики растительные ассоциации [Lemenkova, с. 139-141].

- **Цель работы** – изучить возможность восстановления лишайникового покрова на песчаных субстратах северотаежных лесов Западной Сибири.
- **Задачи:**

1. Оценить по литературным источникам видовой состав лишайников северной тайги Западной Сибири и описать закономерности естественных сукцессий нарушенных территорий с участием лишайников.

2. В лабораторных условиях провести разделение таллома лишайника на фикобионт и микобионт для дальнейшего культивирования.

3. Изучить возможность заселения фикобионтов на различных естественных субстратах в лабораторных условиях.

4. Изучить эффективность использования биоматов на основе нетканного органического материала для восстановления растительного покрова песчаных пустошей в северной тайге в полевом эксперименте.

5. Изучить видовое разнообразие почвенных водорослей песчаных почв северотаежных лесов.

Объект исследования: лишайниковый покров.

Предмет: возможность восстановления лишайникового покрова на песчаных пустошах.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Заселение выделенных из таллома лишайников фикобионов в лабораторных условиях наиболее успешно осуществляется на органических субстратах.
2. Водоросли песчаных почв северотаежных лесов имеют значительное разнообразие и представлены не менее чем 30 штаммами. Среди исследованных фикобионтов часть водорослей были типичными в составе фикобионтов местных лишайников.

Научная новизна. Впервые выделены фикобионты из почвенных образцов и изучена способность развития выделенных фикобионтов на различных естественных субстратах. Впервые начато изучение состава почвенных водорослей на территории Надымского района на основе морфологического анализа.

Практическая значимость работы. Заложен длительный полевой эксперимент по изучению возможности использования талломов местных

видов лишайников для восстановления лишайникового покрова на песчаных пустошах.

Методика исследования: в работе использовались такие методы теоретического уровня, как анализ, синтез, обобщение; эмпирические (эксперимент, сравнение, наблюдение); аналитические методы (сопоставление данных эксперимента с литературными данными); полевой и лабораторный методы.

Апробация работы. Результаты исследования докладывались на международной научно-практической конференции «АРКТИКА: современные подходы к производственной и экологической безопасности в нефтегазовом секторе» (28 ноября 2022 года, г. Тюмень).

Публикации. По результатам исследования опубликована статья в электронном сборнике материалов в международной научно-практической конференции «АРКТИКА: современные подходы к производственной и экологической безопасности в нефтегазовом секторе» (28 ноября 2022 года, г. Тюмень) с размещением в базе РИНЦ.

Выпускная квалификационная работа была написана на основе литературных источников, фондовых материалов НИИ Экологии и РИПР ТюмГУ, результатов полевых и лабораторных исследований с участием автора.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1. ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА СЕВЕРТАЁЖНЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Западная Сибирь – это богатый природными ресурсами регион, расположенный в Азиатской части России. Её территория охватывает западную часть Сибири, начиная от Уральских гор, и доходит до восточной границы Европейского континента. Помимо лесов и тундры в регионе также много лугов, полей и пастбищ для скота.

Лишайниковый покров представляет собой специфический комплекс, включающий биотические компоненты фотобионтов (водоросли) и микобионтов (грибы), а также абиотические факторы – грунт и субстраты на поверхности объектов. Лишайники – это симбиозные организмы, включающие фотосинтетически активную фотобиоту, которая обеспечивает процесс фотосинтеза, и микобиоту, которая занимается защитой организма и обеспечивает его питанием. Помимо связывания атмосферного азота и участия в формировании почвы, лишайниковый покров совершает ряд других экологических функций. Он является биологически активным источником антиоксидантов, а также содержит в своём составе пигменты, которые защищают его от УФ-излучения. Лишайники также играют важную роль в формировании микроклимата, создавая более затененные и влажные условия в сравнении с открытой поверхностью [Абдульманова, с. 10-15].

Однако, лишайниковый покров является уязвимым компонентом экосистемы и может быть негативно скомпрометирован при воздействии антропогенных факторов. Он часто является чувствительным индикатором качества окружающей среды, так как может служить маркером загрязнения воздуха различными веществами, такими как оксиды серы, азота и др. Лишайники являются показателями качества окружающей среды, так как они восприимчивы к изменениям химического состава и загрязнениям воздуха.

При наличии высокой концентрации парниковых газов, оксидов азота и серы, а также тяжёлых металлов в воздухе, состав лишайникового покрова может изменяться [Ristić, Šajn, Stamenković, с. 101-129].

Фотобионт (водоросль), являющийся важнейшим компонентом лишайникового покрова, чувствителен к изменениям химического состава атмосферы и может умирать при чрезмерном количестве загрязняющих веществ. При ухудшении качества окружающей среды, возможно уменьшение численности и разнообразия видов лишайников, а также изменение их распределения в данной местности [Crittenden, с. 127-139]. Изменение в составе лишайникового покрова может привести к уменьшению биологического разнообразия региона, а также к нарушению взаимодействий внутри экосистемы лесов.

Именно по этой причине, лишайники используются как индикаторы состояния окружающей среды, выступая биомаркерами. Биомаркеры – это объекты, которые выступают в качестве индикаторов различных свойств и качеств окружающей среды, таких как загрязнение, эксплуатация, деградация биоразнообразия и др. [Ляшенко, с. 19-22]. Использование лишайникового покрова в качестве биомаркера экологического состояния помогает более точно оценивать экологическую обстановку и способствует принятию необходимых мер, направленных на её улучшение и сохранение биоразнообразия [Ляшенко, с. 12-31].

Лишайниковый покров в северотаежных лесах Западной Сибири является важным компонентом экосистемы лесов. Микобионт защищает фотобионт от внешних факторов, обеспечивает ему питание, а также образует морфологические особенности лишайника. Фотобионт же проводит фотосинтез и питается продуктами, выделяемыми микобионтами. Такое взаимодействие обеспечивает лишайникам устойчивость к экстремальным условиям среды [Абдульманова, с. 17-26].

Лишайники, составляющие покров складываются из различных видов, варьирующих по морфологии, количеству производимых метаболитов,

способностей к удержанию воды и т.д. Покров обладает способностью связывать атмосферный азот, в результате чего улучшается плодородие почвы. Лишайники также представляют ценный биоресурс, используемый в пищевых, медицинских и косметических целях [Толпышева, Шишконокова, с. 21].

Северотаежные леса – это заснеженные и холодные леса расположенные на севере России, сформированные преимущественно лиственными и хвойными породами деревьев. В Западной Сибири в средней и северной тайге лишайники обильно развиваются на олиготрофных болотах, занимая наиболее дренированные участки. Соотношение лишайников и мхов в микропонижениях во многом зависит от уровня грунтовых вод [Толпышева, Шишконокова, с. 17].

Лишайники могут расти на многих субстратах: кора дерева, скала, почва, многолетние плодовые тела трутовых грибов, выбеленная кость погибшего животного, бетонные столбы, заржавевшие железные изделия, рубероид, пластиковые материалы. В целом, деление лишайников на субстратные группы во многом условно. Когда говорят о субстратных группах, то подразумевают, что данный вид наиболее часто и обильно (образует большие скопления) встречается именно на этом субстрате. Выделяют эпигейные, эпифитные, эпиксильные и эпилитные лишайники [Толпышева, Шишконокова, с. 15-19].

К части эпигейных лишайников выделяют лишайники, субстратом которых является почва, чаще всего бедная. Напочвенные лишайники растут на открытых пространствах или в разреженных лесах. На их распространение большое влияние оказывает освещенность. Сквозистость изменяется с возрастом древостоя, что влияет на видовой состав и обилие лишайников на почве. Представителями напочвенных лишайников являются, например, кладония лесная (*Cladonia sylvatica* (L.) Hoffm.) и кладония оленья (*Cladonia rangiferina* (L.) F. N. Wigg.). [Толпышева, Шишконокова, с. 19].

Виды эпифитных лишайников развиваются на коре стволах и ветвях деревьев. На распределение лишайников по стволу влияют освещенность и влажность, а в северотаежных лесах и высота снежного покрова. Характер коры, ее структура, химический состав тоже имеет значение для развития эпифитных лишайников, видовой состав представителей на разных древесных породах может различаться. Вид, относящийся к эпифитному лишайнику - цетрария сосновая (*Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai) [Толпышева, Шишконокова, с. 17-18].

Эпиксильные лишайники развиваются на обработанной древесине или лишенном коры древесном субстрате. Видовой состав поваленных стволов деревьев зависит от степени разложения древесины. Здесь можно встретить как виды, обычные на стволах и ветвях деревьев, так и виды, типичные для почвы. Представитель данной группы – кладония бесформенная (*Cladonia deformis* (L.) Hoffm.) [Толпышева, Шишконокова, с. 18].

Эпилитные лишайники поселяются на камнях и скалах. Среди них различают виды, живущие на известняках и на кремнеземных породах. Встречаются также виды, которые одинаково успешно растут на тех и на других породах. Пример лишайника, растущего на скале – ризокарпон географический (*Rhizocarpon geographicum* (L.) DC.) [Толпышева, Шишконокова, с. 18].

В северотаежных лесах часто встречаются лишайники, которые различаются по цвету, структуре и размеру. Одни из самых распространенных видов – кладония оленья (*Cladonia rangiferina* L.), которые имеют белый до светло-зеленого цвета, и пельтигера пупырчатая (*Peltigera aphthosa* (L.) Willd.), имеющие желтовато-зеленый цвет. Также в покровах встречаются другие виды лишайников, например, нефрома арктическая (*Nephroma arcticum* (L.) Torss.), цетрария исландская (*Cetraria islandica* L.), цетрария остроконечная (*Cetraria muricata* (Ach.) Eckfeldt) [Седельникова Н. В., с. 203-206].

Лишайниковый покров в северотаежных лесах играет важную экосистемную роль. Он обладает большой биологической активностью и участвует в связывании атмосферного азота, фиксации углерода, создании и сохранении почвенного покрова, а также защищает от деградации и эрозии почв. В связи с глобальными изменениями климата и антропогенным воздействием на окружающую среду, качество лишайникового покрова может страдать от изменений в концентрации вредных веществ в атмосфере. Это может привести к сокращению численности и видового разнообразия лишайников, что в свою очередь может привести к нарушению экосистемных функций, провоцировать изменения в естественной среде обитания животных, приводить к снижению биологического разнообразия и ухудшению условий жизни на планете.

В лишайниковом покрове северотаежных лесов Западной Сибири встречаются множество видов. В изучении лишайниковой флоры Западной Сибири выделяют следующие типы: лесной, тундреный, тундренно-лесной, лесотундровый и степной. К наиболее распространенным видам лишайников в Западной Сибири относятся кладония звездчатая (*Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda), кладония оленья (*Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg.), цетрария исландская (*Cetraria islandica* (L.) Ach.), цетрария клубочковая (*Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach.), пельтигера окаймлённая (*Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf), нефрома арктическая (*Nephroma arcticum* (L.) Torss.) и другие. Каждый вид лишайника находит свое пространство между растениями леса и поддерживает свой уникальный микроклимат. Так, например, пельтигера окаймлённая создает защиту для различных лишайников, а кладония оленья влияет на рост и развитие тундровых растений [Седельникова Н. В., с. 203-206].

Климат Западной Сибири характеризуется перепадами температур и влажности, в особенности в сезонные переходы. Большое количество осадков в виде снега и дождя является благоприятным условием для роста и развития лишайникового покрова. Лишайники Западной Сибири являются важными

элементами экосистем и выполняют функции по сохранению почвенного покрова, стимулированию колонизации других видов и защите от деградации и эрозии почв.

Однако, антропогенное воздействие могут привести к уменьшению лишайникового покрова и его численности, что повлияет на экосистемные функции и среду обитания живых организмов. Особое влияние на лишайниковый покров Западной Сибири может оказывать промышленное загрязнение, широкое использование химических удобрений, применение пестицидов и пастбищное хозяйство [Ristić, Šajn, Stamenković, с. 101-129]. Вследствие этого, ведется работа по сохранению и восстановлению лишайникового покрова в Западной Сибири, что предполагает более ответственное отношение к экологическим проблемам.

1.2. ЕСТЕСТВЕННЫЕ СУКЦЕССИИ С УЧАСТИЕМ ЛИШАЙНИКОВ

Сукцессия растительности – это последовательный ряд смены (временно существующих) растительных сообществ на конкретном местообитании после выведения конкретной экосистемы из состояния динамического равновесия. Участие лишайников в естественных сукцессиях может быть основным, особенно в тех зонах, где выживание и развитие других организмов затруднено [Селиванов, с. 18-20].

Сам процесс естественной сукцессии может занимать много лет или даже десятилетий, прежде чем зона будет полностью заселена растительностью. В данном регионе в большинстве случаев растительность начальных стадий зарастания представлена в основном злаками и разнотравьем. Затем появляются кустарнички, мхи и лишайники и проективное покрытие возрастает до 50 %, происходит закрепление песчаной толщи. [Лоботросова, с. 74-77].

В исследованиях Селиванова А.В., которые проводились в Белоярском, Сургутском, Пуровском, Надымском административных районах ХМАО и

ЯНАО, отмечено: в сухих местах, особенно на подвижных песках, сукцессия начинается с появления разреженных дерновин политрихум можжевельниковидный (*Polytrichum juniperinum* Hedw.) и политрихум волосоносный (*P. piliferum* Hedw.), затем формируются сообщества вейника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.). На следующем этапе появляются кустарнички – водяника чёрная (*Empetrum nigrum* L.), арктоус альпийский (*Arctous alpina* (L.) Nied.), голубика обыкновенная (*Vaccinium uliginosum* L.). Завершающей стадией этой сукцессии являются северо- или среднетаежные кустарничково-лишайниковые леса и редколесья. Лишайники в этой сукцессии начинают заселять мало подходящий для них песчаный субстрат вместе с появлением кустарничков. Можно предположить, что именно на этом этапе, песок становится более стабильным, что и определяет возможность закрепления лишайниковых пропагул. Число видов лишайников возрастает в направлении к ненарушенным сообществам. Первым на песке поселяется кладония мягкая (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. ssp. *mitis* (Sandst.) Ruoss). Затем к ней присоединяется флавоцетрария снежная (*Flavocetraria nivalis* (L.) Kärnefelt et Thell). Оба эти вида не образуют сомкнутые заросли, а в виде отдельных кустика растут на голом песке. На следующем этапе, растительный покров становится более сомкнутым, достигая общего проективного покрытия в 30-40 %. В таких сообществах распростёртая форма кладония лесная (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot.) сменяется на нормальные слоевища, появляется кладония звездчатая (*Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda), кладония оленья (*Cladonia rangiferina* (L.) F.H. Wigg.), кладония мрачная (*Cladonia stygia* (Fr.) Ruoss), кладония тёмно-мясная (*Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer.), а также кустистые представители сем. *Parmeliaceae*: алектория бледно-охряная (*Alectoria ochroleuca* (Hoffm.) A. Massal.), цетрария черноватая (*Cetraria nigricans*) Nyl., цетрария исландская (*Cetraria islandica* (L.) Ach.), флавоцетрария клубучковая (*Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell). Позже к сообществам лишайников присоединяются виды кладоний с развитым чешуевидным первичным

слоевищем: кладония стройная (*Cladonia gracilis* (L.) Willd.) и кладония красноплодная (*Cladonia coccifera* (L.) Willd. s. l.). [Селиванов, с. 29-30].

Таким образом, в первичной сукцессии песчаные обнажения зарастают лишайниками, затем – злаками, вслед за злаками – кустарниками, а после этого сосной и лиственными породами деревьев.

1.3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛИШАЙНИКОВ В РЕКУЛЬТИВАЦИИ НАРУШЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Лишайники используются в рекультивации нарушенных территорий по нескольким причинам. Во-первых, они способны расти в суровых условиях, таких как низкие температуры, низкая яркость света и недостаток воды, что позволяет им осваивать новые территории и начинать процесс первичной сукцессии.

Во-вторых, некоторые виды лишайников могут фиксировать азот из воздуха, что позволяет восстановить почвенный покров и создать основу для дальнейшего роста других растительных видов [Palmqvist, с. 11-36].

В-третьих, лишайники могут использоваться в качестве биомониторов. Они способны накапливать различные загрязняющие вещества, что позволяет оценить экологическое состояние территории и эффективность процесса рекультивации [Ristić, Šajn, Stamenković, с. 101-129].

Таким образом, использование лишайников в рекультивации нарушенных территорий – это инновационная и экологически эффективная методика, которая позволяет восстановить природный баланс и обеспечить устойчивое развитие природных экосистем.

Потенциальные видами лишайников, которые могут использоваться в рекультивации: кладония пустая (*Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer.), кладония трухлявая (*Cladonia cariosa* (Ach.) Spreng.), ризоплака золотисто-белая (*Rhizoplaca chrysoleuca* (Sm.) Zopf), ксантопармелия усеянная (*Xanthoparmelia conspersa* (Ehrh. Ex Ach.) Hale), пармелия бороздчатая (*Parmelia sulcata* Taylor)

и другие. В целом, это те виды, которые естественно обитают в севертаёжных лесах Западной Сибири.

Растительный покров на почве, состоящий из лишайников, играет важную роль в энергетическом и углеродном балансе высокоширотных экосистем, поскольку он уменьшает теплообмен между атмосферой и почвой [Soudzilovskaia, Bodegom, Cornelissen, с. 1442-1454]. Этот эффект снижает температуру почвы и тем самым защищает вечную мерзлоту [Resilience and vulnerability..., с. 1219-1236].

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАДЫМСКОГО РАЙОНА

2.1. КЛИМАТ НАДЫМСКОГО РАЙОНА

Климат Надымского района – субарктический континентальный с продолжительной суровой зимой и достаточно прохладным коротким летом. Суммарная солнечная радиация составляет приблизительно 76 – 77 ккал/см². По равнинной территории свободно продвигаются как холодные воздушные массы. Среднегодовая температура около -7 °С. Средняя температура января – -23 °С, а июля около +15 °С. Абсолютный минимум – -62 °С, абсолютный максимум +35 °С. Наименьшее количество осадков выпадает в феврале и составляет в среднем 20 мм, а наибольшее в августе – 70 мм. В среднем за год в Надыме выпадает около 500 мм осадков [<https://world-weather.ru>].

2.2. ПОЧВЫ НАДЫМСКОГО РАЙОНА

В районе исследований наблюдается большое разнообразие и высокая контрастность почвенного покрова. Согласно почвенно-географическому районированию, этот район относится к Нижнеобской провинции фации холодных, длительно промерзающих почв подзоны глееподзолистых почв и подзолов северной тайги Западно-Сибирской таежно-лесной области бореального пояса [Добровольский, Урусевская, с. 467-468]. Основными процессами почвообразования являются: подзолообразование и элювирование на сухих возвышенных участках, оторфовывание и оглеение на низинных заболоченных участках, а также повсеместное развитие криогенных процессов [Матышак, 2007; Матышак, 2017]. На дренированных участках лесных территорий доминируют различные комбинации подзолов и торфяно-подзолов, а также сопутствующие им торфяно-глееземы, развивающиеся на

породах тяжелого гранулометрического состава. На плоской заболоченной центральной поверхности Надымской низменности основные площади занимают различные сочетания торфяных почв и глееземов [Особенности развития почв..., с. 7-11]. Согласно атласу почв Российской Федерации на территории выделяются следующие почвы: таежные глеево-дифференцированные, торфяно-болотные переходные и торфяно-болотные деградирующие, тундровые поверхностно-глеевые дифференцирование и пойменные заболоченные почвы по долинам рек [Атлас почв Российской Федерации, 2011 г.]. В атласе ЯНАО приводятся следующие типы почв: подзолы иллювиальножелезисто-гумусовые и иллювиально-гумусовые на песчаных и супесчаных породах, таёжные глее-мерзлотные (криоземы глеевые), болотные мерзлотные и тундровоболотные, по долинам рек распространены аллювиально-дерновые почвы [Атлас Ямало-Ненецкого АО, 56-78 с.]. В целом для области исследования характерны следующие процессы: для лесов и редколесий – подзолообразование; для болот – покровное заторфовывание [Особенности развития почв..., с. 7-11].

2.3. ГЕОБОТАНИКА НАДЫМСКОГО РАЙОНА

Таёжная зона занимает до 60% территории Западной Сибири и выделяется по преобладанию растительных сообществ бореального типа [Ильина, с. 8-14]. Зона тайги делится на четыре подзоны: северная, средняя, южная тайга и подтайга. Исследования проводились в подзоне северной тайги. В пределах северной тайги выделяется две широтные полосы. Для северной полосы характерно развитие редкостойных лиственничных, лиственнично-еловых и лиственнично-сосновых лесов. Наряду с лесами здесь расположены плоско- и крупнобугристые мохово-лишайниковые комплексные болота. В поймах крупных рек располагаются лугово-болотно-соровые растительные сообщества [Ильина, с. 104-107]. В южной полосе подзоны северной тайги на плакорах распространены лиственнично-елово-кедровые леса. Здесь

характерно широкое развитие кустарничково-мохово-лишайниковых, травяно-сфагновых и осоково-гипновых плоско- и крупнобугристых комплексных болот [Ильина, с. 104-112]. Высота основных пород деревьев (сосна сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.)) достигает 7-12 м. Береза достигает высоты 3-8 м, образуя второй ярус. Напочвенный покров составлен лишайниками (кладония оленья (*Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg.), звездчатая (*Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda) в сочетании зеленых мхов – политрихум торчащий (*Polytrichum strictum* Brid.) и можжевельниковидный (*Polytrichum juniperinum* Hedw.), развивающихся по кронам деревьев. Кустарничковый ярус редкий, покрытие его достигает 10-30 %, под кронами деревьев возрастает до 40-70 %. Леса имеют бугристо-западинный рельеф. На буграх в кустарничковом ярусе преобладают брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.), багульник болотный (*Ledum palustre* L.), вороника черная (*Empetrum nigrum* L.), голубика обыкновенная (*Vaccinium uliginosum* L.), толокнянка альпийская (*Arctous alpina* (L.) Nied.), а по западинам доминирует карликовая березка (*Betula nana* L.). На плоских заболоченных участках развиты лиственничные морошково-багульниково-сфагновые редины с ярко выраженным микрорельефом: бугорки и кочки высотой 0,3-0,8 м с обводненными мочажинами. В лесах редкий древесный ярус, имеющий сомкнутость 0,1. Основные породы деревьев это – лиственница сибирская, ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) H. Karst.), сосна сибирская, сосна обыкновенная. Высота деревьев 3-7 м. Обычен сухостой, встречается подрост деревьев высотой 0,3-1 м. Сплошной напочвенный покров образован сфагновыми и гипновыми мхами, лишайниками. Травянокустарничковый ярус имеет покрытие 40-50 %, здесь преобладают багульник болотный и морошка обыкновенная (*Rubus chamaemorus* L.), часто встречается клюква болотная (*Oxycoccus palustris* Pers), карликовая березка, пушицы и осоки (*Carex*). Выражена четкая мозаичность растительного покрова: на кочках и бугорках растет морошка и багульник, а на мочажинах

пушица и осоки. Сосновыми лесами в исследованном районе заняты небольшие площади [Лоботросова, с. 40].

ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕСЧАНОГО РАЗДУВА ОКОЛО НАДЫМА

Территория исследования находится в 25 км от г. Надым (Рисунок 1). Песчаный раздув находится в подзоне северной тайги Западно-Сибирской равнины. Он представлен дефляционной поверхностью и полигонально-жильными структурами. Происходит накопление и выдувание песка. На дюнах зафиксировано зарастание. Наибольший возраст и видовое разнообразие отмечено на подветренных сторонах, на наветренных склонах растительность почти не отмечена. Для данной территории свойственно зарастание.



Рис. 1. Эоловый массив вблизи р. Надым. Масштаб 1:100000 [по данным электронного ресурса Google Maps]

3.2. МЕТОДИКИ ЗАКЛАДКИ ПОЛЕВОГО ЭКСПЕРИМЕНТА

В августе 2021 года в Надымском районе Ямало-Ненецкого автономного округа нами заложен полевой опыт с использованием биомата по стимулированию формирования растительного покрова на песчаной пустоши. Полотно биомата плотностью 500 г/м^2 содержало семена вейниково-овсянниковой травосмеси в дозе 80 г/м^2 . Заложены три варианта полевого опыта: укладка биомата на песок («грядка 1»); укладка лишайника на песок с последующей застилкой биоматом («грядка 2»); двухслойная укладка биомата с лишайником по типу «сэндвич» («грядка 3»), процесс закладки опыта изображен на рисунках 2-4.



Рис. 2. Укладка биомата на песок («грядка 1») (фото Соромотина А.В.)



Рис. 3. Укладка лишайника на песок с последующей застилкой биоматом («грядка 2») (фото Соромотина А.В.)



Рис. 4. Двухслойная укладка биомата с лишайником по типу «сэндвич» («грядка 3») (фото Соромотина А.В.)

Состояние сеяных травостоев оценивалось в августе 2022 года по общему проективному покрытию живого напочвенного покрова и сухой фитомассе на учетных площадках размером 50x50 см в трехкратной повторности в каждом варианте опыта. Оценка кислотности верхнего горизонта песчаного субстрата проводилась по водной вытяжке [ГОСТ 26423-85] (Рисунок 5-6), одиночные пробы отбирались на глубину 0-6 см в трехкратной повторности в каждом варианте опыта (Рисунок 7).

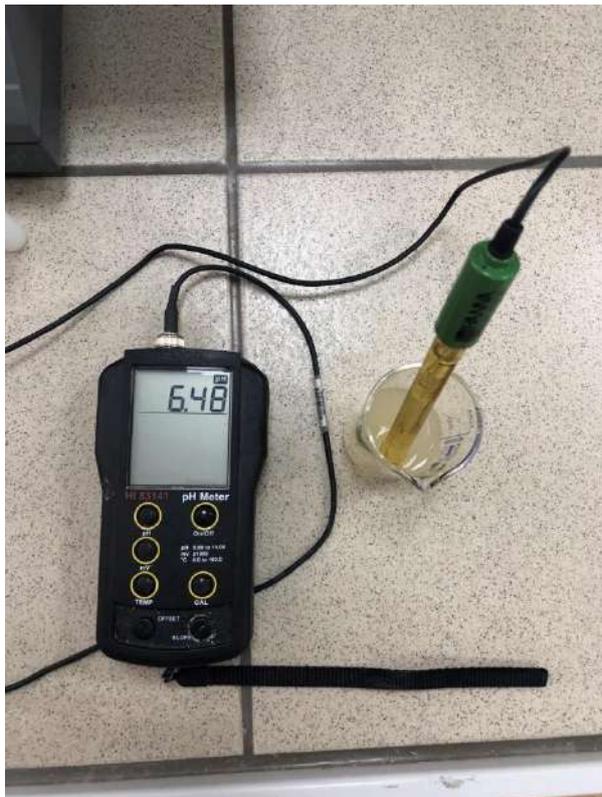


Рис. 5. Измерение рН (фото автора)



Рис. 6. Фильтрование суспензии (фото Соромотина А.В.)



Рис. 7. Исследуемые образцы (фото автора)

Оценка общего количественного содержания и качественного состава органического вещества песчаного субстрата проводилась на синхронном термоанализаторе Mettler TOLEDO TGA/DSC 3+, программа StarSoftwareDefault DB v16.30 («Mettler-Toledo AG», Швейцария) в режиме: температурный интервал 30-600 °С, скорость 20 К/мин, корундовый тигель 150 мкл, продувка воздухом 200 мл/м. Анализировались поверхностные пробы (0-2 см, под биоматом) в трехкратной повторности в каждом варианте опыта.

3.3. МЕТОДИКА ЛАБОРАТОРНОГО ЭКСПЕРИМЕНТА

3.3.1. Разделение таллома лишайника на фикобионт и микобионт

В данном разделе описана методика выделения водоросли из лишайника Кладония (*Cladonia* sp.).

Образцы слоевища (0,5 г) тщательно промыты водой Milli-Q с каплей Твин-80 для удаления загрязнений, воду меняли 3 раза (Рисунок 8).



Рис. 8. Лишайник Кладония (*Cladonia* sp.) [фото Доманской О.В.]

Чистые фрагменты гомогенизированы в стерильной воде (1-3 мл) в пробирке со стеклянными шариками при 5000 об/мин в течение 15 сек (Рисунок 9).



Рис. 9. Гомогенизация [фото Доманской О.В.]

Гомогенат отфильтрован через 6 слоев марли, фильтрат центрифугирован при 1000 об/мин в течение 10 мин (Рисунок 10).



Рис. 10. Фильтрация и центрифугирование [фото Доманской О.В.]

Супернатант удален. Осадок ресуспендирован в 8,0 мл 0,25 М сахарозы (Рисунок 11).



Рис. 11. Ресуспензирование [фото Доманской О.В.]

Затем 4,0 мл этой суспензии нанесли сверху к 5,0 мл 80% KI, далее центрифугирован при 200 об/мин в течение 45 сек. Слой, содержащий клетки водоросли и фрагменты гиф перенести микропипеткой на 5 мл раствора 80% KI, затем добавлен 2 мл 10 мМ фосфатного буфера и центрифугирован при 800 об/мин в течение 90 сек. Клетки водоросли находятся между фосфатным буфером и сахарозой, тогда как гифы сохраняются в растворе сахарозы. Крупные фрагменты осажены на дно, клетки водоросли извлечены пипеткой,

нанесены на 5 мл 80% KI, добавлено 3,0 мл фосфатного буфера и центрифугировано при 1000 об/мин в течение 3 мин. 2 раза.

3.3.2. Изучение возможности заселения фикобионтов на различных естественных субстратах в лабораторных условиях.

Выделенная водоросль культивирована в дистиллированной воде, затем распыскана на подготовленные субстраты в чашках Петри. Субстратами являются: галька, песок, почва, сухие ветви деревьев, кора сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), кора березы повислой (*Betula pendula* Roth). Галька – 4 чашки Петри, песок – 2 чашки Петри, почва – 2 чашки Петри, сухие ветви деревьев – 8 чашек Петри, кора сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) – 4 чашки Петри, кора березы повислой (*Betula pendula* Roth), это отображено на рисунках 12-17.



Рис. 12. Подготовка субстратов (фото автора)



Рис. 13. Субстрат из коры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)
(фото автора)



Рис. 14. Субстрат из коры березы повислой (*Betula pendula* Roth) (фото автора)



Рис. 15. Субстрат из сухих ветвей (фото автора)



Рис. 16. Субстрат из сухих ветвей (фото автора)



Рис. 17. Субстрат из песка и почвы (фото автора)

Выделенная водоросль из Кладонии распыскана на субстраты в чашки Петри по 1,5 мл. (Рисунок 18, 19).



Рис. 18. Выделенная водоросль из лишайника (фото автора)



Рис. 19. Субстраты с распыренной водорослью (фото автора)

Все чашки Петри помещены в климатостат Р2 с температурой 20°C и постоянным освещением, затем увлажнялись дистиллированной водой каждые 5-7 дней (Рисунок 20).



Рис. 20. Чашки Петри в климатостате Р2 (фото автора)

На 17-ый день с начала эксперимента сделаны снимки через микроскоп Zeiss Stereo Discovery V8 (Рисунок 21-23).

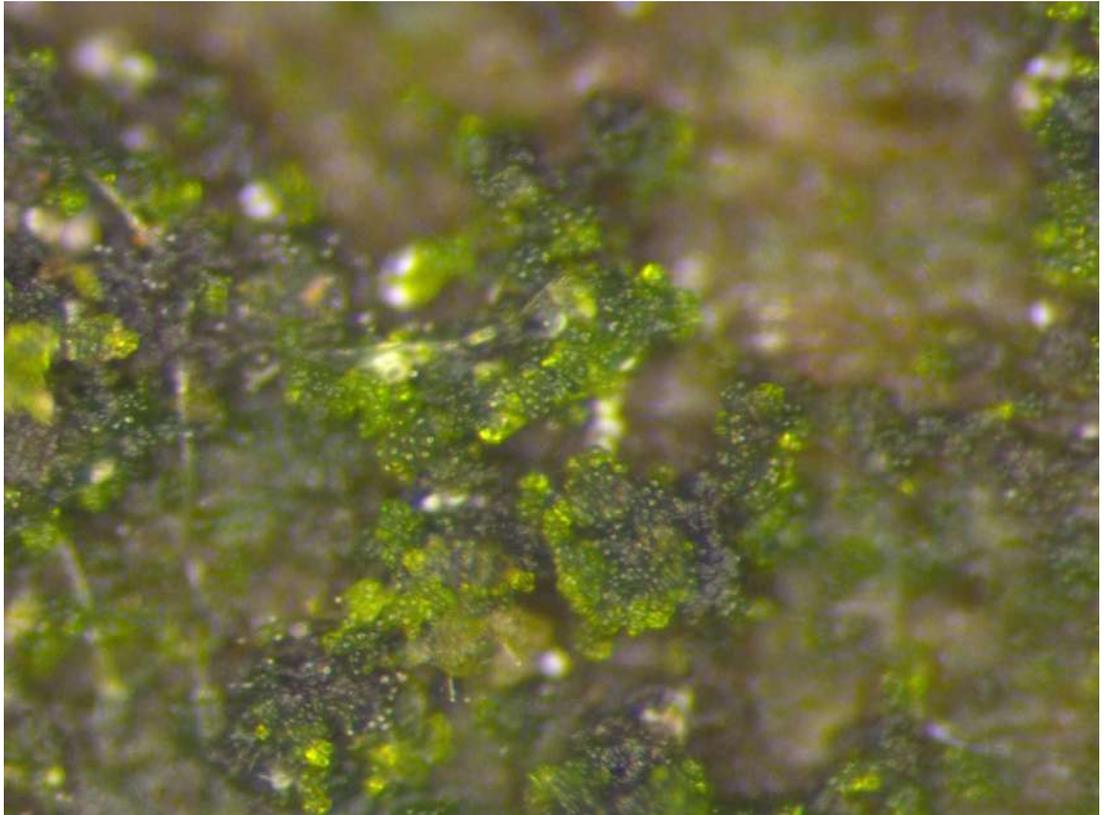


Рис. 21. Клетки водоросли на сухих ветвях деревьев (фото автора)



Рис. 22. Одноклеточные водоросли на коре березы повислой (*Betula pendula* Roth) (фото автора)

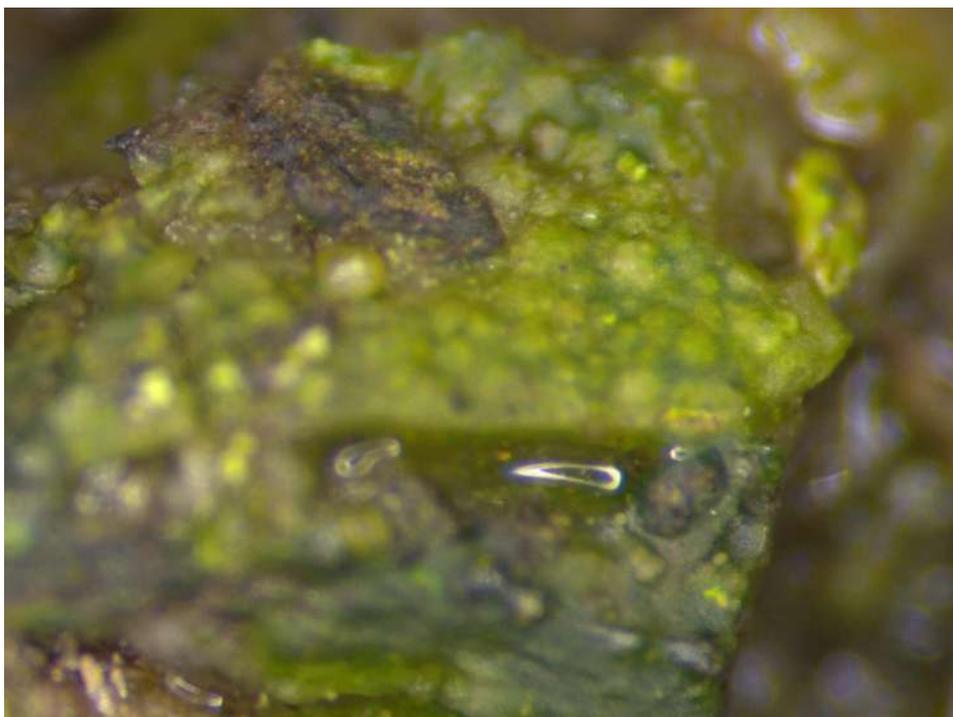


Рис. 23. Одноклеточные водоросли на коре сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (фото автора)

На 75 день эксперимента измельченный лишайник добавлен к выделенной ранее водоросли в одну повторность на субстраты из почвы, сухих ветвей деревьев, песка, коры березы повислой, коры сосны обыкновенной и гальки в размере 0,3-0,5 г в каждую чашку Петри (Рисунок 24).



Рис. 24. Чашки Петри с субстратами из почвы, сухих ветвей деревьев, песка, коры березы повислой, коры сосны обыкновенной и гальки с водорослью и измельченным лишайником (фото автора)

3.4. МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ПЕСЧАНЫХ ПОЧВ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ

Исследования проводились в Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Пущинский научный центр биологических исследований Российской академии наук» под руководством к.б.н., с.н.с. (группа «Альгологическая коллекция ACSSI») Темралеевой А.Д.

Объектами работы стали 9 образцов почв и 14 образцов талломов лишайников. Образцы отбирались размером 8x8x3 см и транспортировались в лабораторию в пластиковых контейнерах (Рисунок 25-26).



Рис. 25. Отбор образца с песчаной пустоши (фото автора)



Рис. 26. Отбор образца из лесного анклава (фото автора)

В процессе работы проводились исследования почв методом секвенирования, метабаркодирования и микроскопирования. Изображение фикобионта произведены под микроскопом модели OLYMPUS BX53.

ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

4.1. ЭКСПЕРИМЕНТ ПОЛЕВОЙ

Анализ состояния травостоя в августе 2022 года показал, что травостой сформировался только в двух вариантах – «грядка 1» и «грядка 2». Наилучший растительный покров как по проективному покрытию, так и по фитомассе, сформировался в варианте «грядка 1». По всей вероятности, слой лишайника в вариантах «грядка 2» расположенный под биоматом, ухудшил водно-воздушный режим для прорастания семян травосмеси. В варианте «сэндвич» («грядка 3») травостой не сформировался. Наличие молодых талломов лишайника не отмечено во всех вариантах опыта.

Анализ pH водной вытяжки показал, что варианты эксперимента располагаются в следующем порядке (по убыванию кислотности): «грядка 3» > «грядка 1» = «грядка 2» ≥ «контроль». Наибольшие значения кислотности отмечаются на «грядке 3» (вариант «сэндвич»). Практическое отсутствие различий в вариантах «грядка 1» и «грядка 2» говорит о том, что наличие нанесенного слоя лишайника в варианте «грядка 2» не повлияло на кислотность песчаного субстрата. В варианте «контроль» кислотность минимальна (таблица).

Таблица

Результаты полевого опыта по использованию биомата в сочетании с талломами лишайников на песчаной пустоши

Вариант опыта	Показатель		
	рН (водная вытяжка)	Потери органического вещества в слое 0-2 см, %	Состояние травостоя, проективное покрытие, % (сухой вес, г)
Контроль	6,59	0,67	0 (0,00)

Продолжение таблицы

«Грядка 1»	6,35	0,86	21 (2,05)
«Грядка 2»	6,32	0,83	5 (1,74)
«Грядка 3»	5,99	1,03	0 (0,00)

Анализ распределения потерь органического вещества грунтами верхнего горизонта (0-2 см) показал, что варианты эксперимента располагаются в следующем порядке (по убыванию): «грядка 3» > «грядка 1» = «грядка 2» > «контроль» (Рисунок 27).

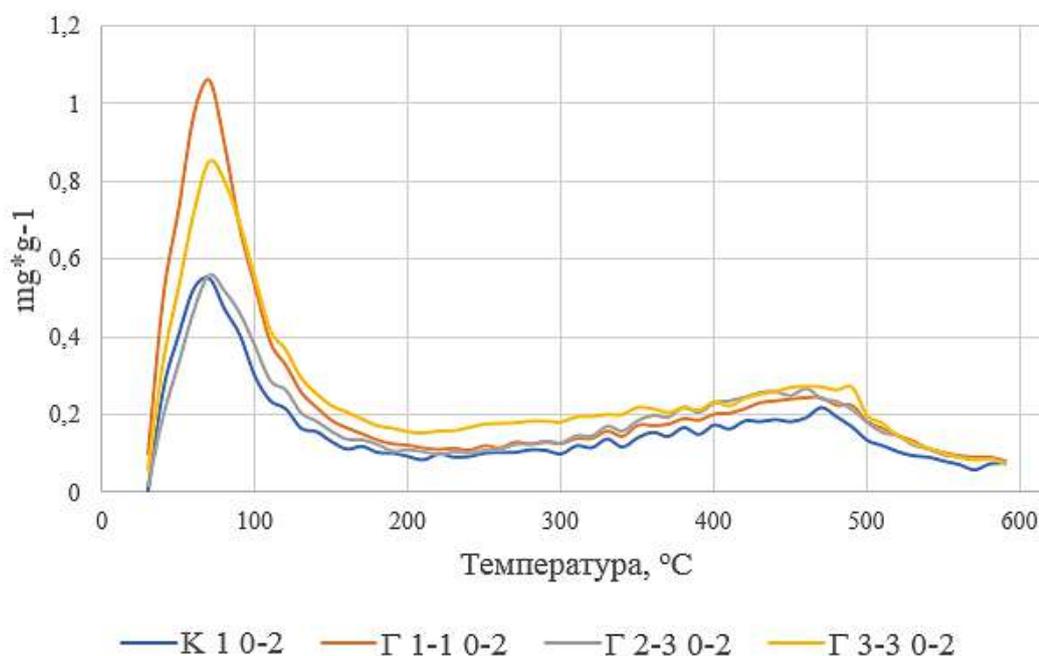


Рис. 27. Термограммы потерь органического вещества в горизонте 0-2 см различных вариантов опыта, где К 1 0-2 – «контроль», Г 1-1 0-2 – «грядка 1», Г 2-3 0-2 – «грядка 2», Г 3-3 0-2 – «грядка 3» (составлено автором)

Максимальное значение количества органического вещества в почве «грядка 3», вероятно, объясняется наилучшими условиями разложения волокон льна из биомата и, как следствие, имеет наиболее высокую кислотность почвы в варианте «сэндвич».

Результаты полевого опыта по использованию биомата на основе льняного волокна показали, что прослойка лишайника ухудшает условия для прорастания семян травосмеси. Отмечено возрастание содержания органического вещества в почве в результате активизации процессов

разложения целлюлозы льняного волокна из биомата и поступления органических продуктов в верхние горизонты песчаного субстрата. При этом происходит увеличение кислотности субстрата. Наличие прослойки лишайника ухудшает эдафические условия для прорастания семян травосмеси, находившихся в биоматах.

4.2. ЭКСПЕРИМЕНТ ЛАБОРАТОРНЫЙ

Спустя 4 месяца с начала эксперимента произведена фиксация на микроскопе Zeiss Stereo Discovery V8 (Рисунок 28-29).

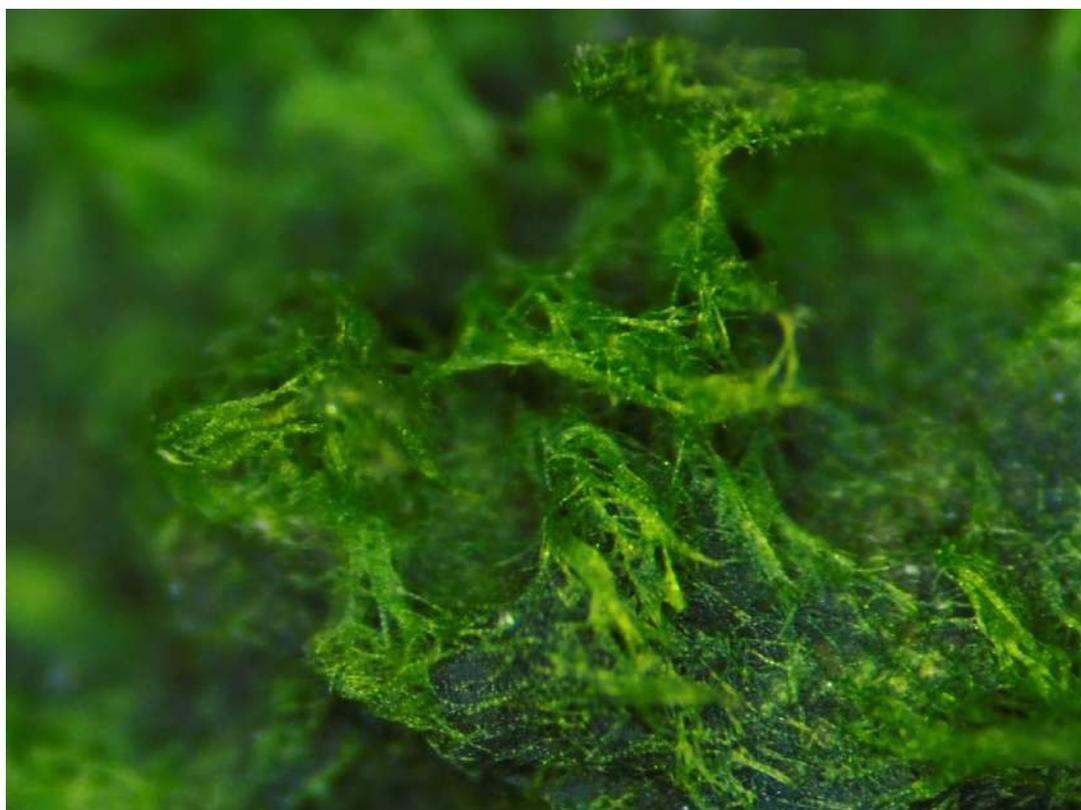


Рис. 28. Нитчатая водоросль на сухой ветви (фото автора)



Рис. 29. Сине-зеленая водоросль на коре березы повислой (фото автора)
Спустя 9 месяцев с начала эксперимента была проведена оценка культивирования водоросли на субстратах с помощью нормализованного вегетационного индекса (NDVI) в программе ArcGIS. Результаты представлены на рисунках 30-35.

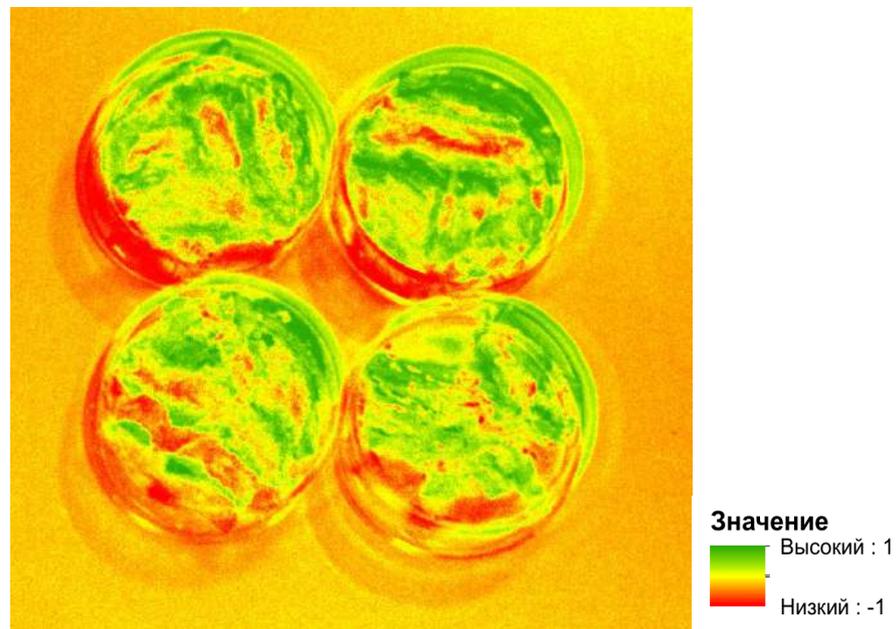


Рис. 30. NDVI для водоросли на сухих ветвях дерева (составлено автором)

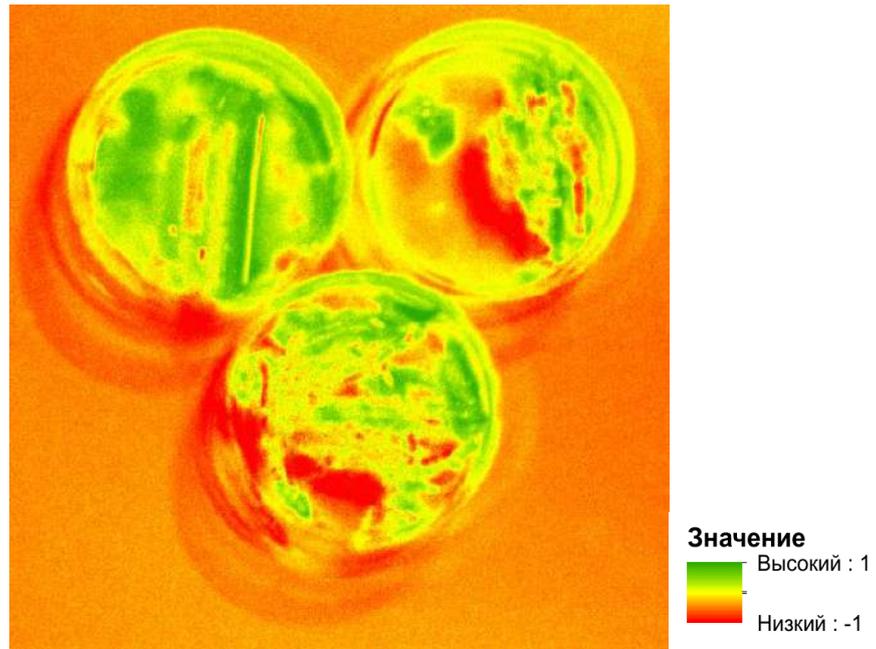


Рис. 31. NDVI для водоросли на сухих ветвях дерева (составлено автором)

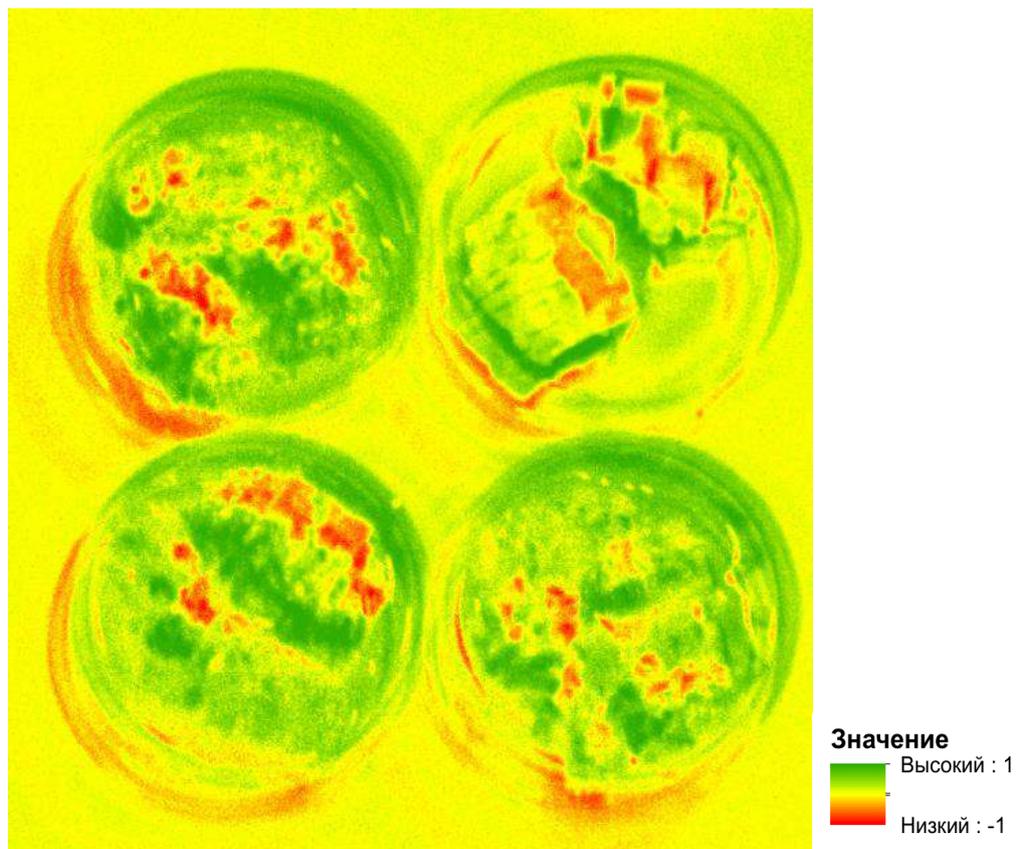


Рис. 32. NDVI для водоросли на коре березы (составлено автором)

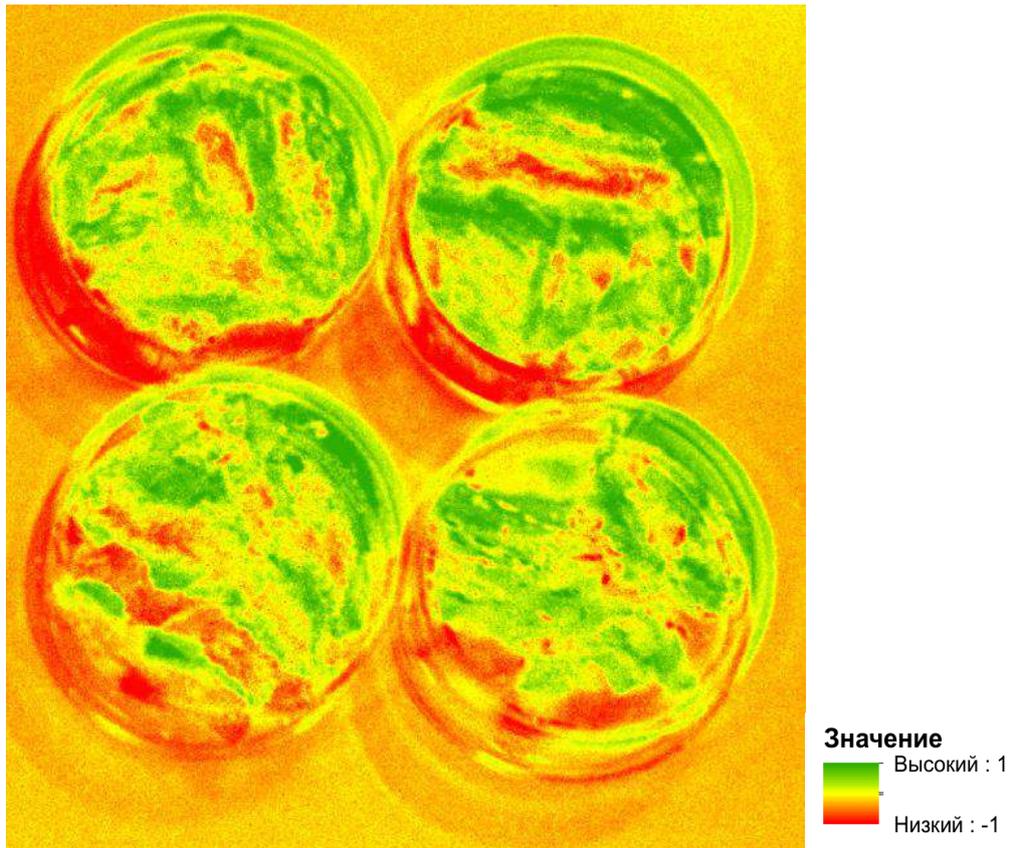


Рис. 33. NDVI для водоросли на коре сосны (составлено автором)

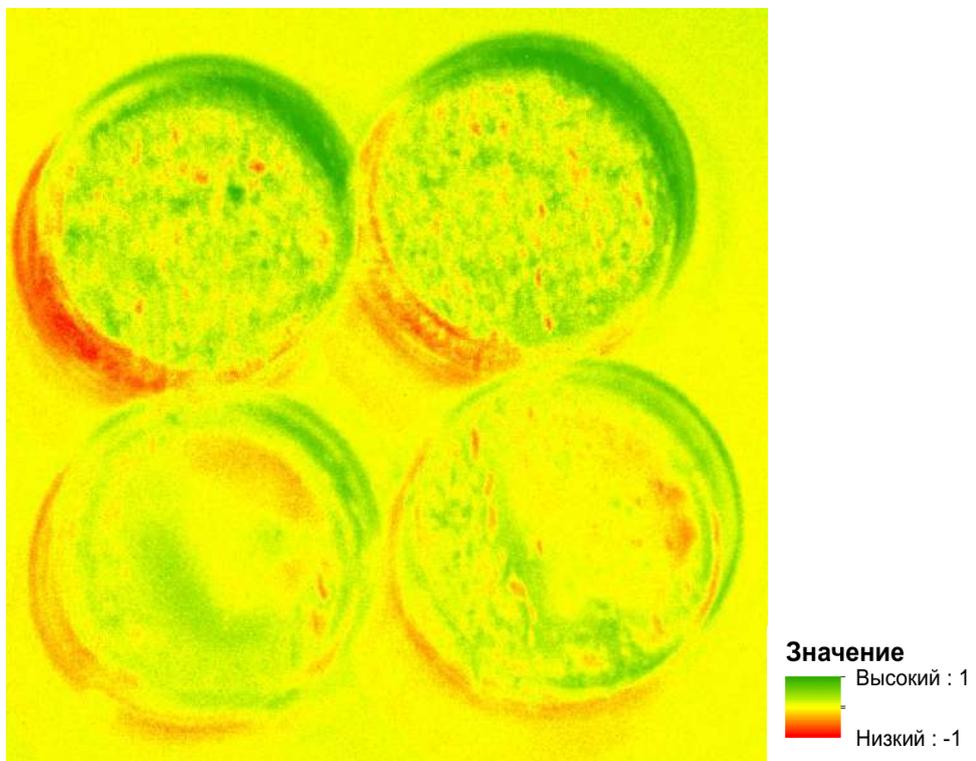


Рис. 34. NDVI для водоросли на почве (верхняя часть снимка), песок (нижняя часть снимка); (составлено автором)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования были получены следующие выводы:

1. Установлено, что в северной тайге Западной Сибири следующий видовой состав лишайников: кладония звездчатая (*Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda), кладония оленья (*Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg.), кладония тёмно-мясная (*Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer.), кладония ягодонесущая (*Cladonia uncialis* (L.) Weber ex F. H. Wigg.) цетрария исландская (*Cetraria islandica* (L.) Ach.), цетрария клобучковая (*Flavocetraria cucullata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell.), цетрария снежная (*Flavocetraria nivalis* (L.) Kärnefelt et A. Thell.), пельтигера окаймлённая (*Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf), нефрома арктическая (*Nephroma arcticum* (L.) Torss.), пармелия бороздчатая (*Parmelia sulcata* Taylor).

В первичной сукцессии песчаные обнажения зарастают лишайниками, затем – злаками, вслед за злаками – кустарниками, а после этого сосной и лиственными породами деревьев.

2. Из таллома лишайника для дальнейшего культивирования выделен фикобионт, микобионт выделить не удалось.

3. Наибольший рост водоросли на субстратах: кора березы повислой (*Betula pendula* Roth), сухие ветви деревьев и кора сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). На почве клетки водоросли присутствуют единично. Клетки водоросли не сформировались на гальке и песке. 4. Из почвенных образцов было получено 30 штаммов водорослей, которые относятся к распространенным родам почвенных водорослей: *Elliptochloris*, *Parietochloris*, *Neocystis*, *Bracteacoccus*, *Spongiococcum*, *Monoraphidium*, *Vischeria*, *Botrydiopsis* и *Klebsormidium*. Среди исследованных фикобионтов часть водорослей были типичными в составе лишайников, в основном это представители класса Trebouxiophyceae. Члены класса Chlorophyceae

встречались реже. Кроме того, выявлены штаммы *Chloroidium* sp. и *Chloromonas* sp., являющиеся кандидатами в новые виды зеленых водорослей.

4. Возрастает содержание органического вещества в почве в результате активизации процессов разложения целлюлозы льняного волокна из биомата и поступления органических продуктов в верхние горизонты песчаного субстрата в варианте с двухслойной укладкой биомата с лишайником.

5. Из почвенных образцов было получено 30 штаммов распространенных родов почвенных водорослей: *Elliptochloris*, *Parietochloris*, *Neocystis*, *Bracteacoccus*, *Spongiococcum*, *Monoraphidium*, *Vischeria*, *Botrydiopsis* и *Klebsormidium*. Среди исследованных фикобионтов часть водорослей были типичными в составе лишайников, в основном это представители класса Trebouxiophyceae. Члены класса Chlorophyceae встречались реже. Кроме того, выявлены штаммы *Chloroidium* sp. и *Chloromonas* sp., являющиеся кандидатами в новые виды зеленых водорослей.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Абдульманова С.Ю. Закономерности прироста кустистых лишайников в градиентах среды // Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук, Екатеринбург. 2015. 193 с.
2. Атлас почв Российской Федерации, Астрель, 2011 г.
3. Атлас Ямало-Ненецкого АО, Омская картографическая фабрика, 2004. 304 с.
4. Горбунова А.М. Изменение кормовых запасов оленьих пастбищ в южных субарктических тундрах Ямала // Аграрный вестник Урала. 2021. №. 2. С. 26-32. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=45623117> (дата обращения: 25.02.2023).
5. ГОСТ 26423-85. Методы определения удельной электрической проводимости, рН и плотного остатка водной вытяжки. Москва: Стандартиформ, 2011. 5 с.
6. Добровольский Г.В., Урусевская И.С. География почв. 2-е изд., перераб. и доп. Москва: МГУ. Издательство: «КолосС», 2004. 460 с.
7. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, Наука, 1985. 249 с.
8. Лоботросова С.А. Сукцессии растительного покрова эоловых форм рельефа в северной тайге Западной Сибири // Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук, Тюмень, 2020. 193 с.
9. Ляшенко О.А. Биоиндикация и биотестирование в охране окружающей среды: учебное пособие: по направлению подготовки 8.04.02 Энерго- и ресурсосберегающие процессы в химической технологии, нефтехимии и биотехнологии. СПб.: СПб ГТУРП, 2012. 67 с.
10. Матышак Г.В. Особенности формирования почв севера Западной Сибири в условиях криогенеза. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Москва, 2009. 24 с.

11. Матышак Г.В. и др. Особенности развития почв гидроморфных экосистем северной тайги Западной Сибири в условиях криогенеза // Почвоведение. 2017. №. 10. С. 1155-1164. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30060590> (дата обращения: 29.03.2023).

12. Седельникова Н.В. Видовое разнообразие лишенобиоты Западной Сибири и оценка участия видов лишайников в основных ее горных и равнинных фитоценозах // Новосибирск: Изд-во Гео. 2017. 609 с.

13. Селиванов А.Е. Лишайники и мхи в сукцессиях на песчаных обнажениях в Западно-Сибирской равнине // Вестник Пермского государственного гуманитарно-педагогического университета. Серия № 2. Физико-математические и естественные науки. 2016. №. 1-2. С. 28-30. URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28356142> (дата обращения: 05.04.2023).

14. Селиванов А.Е. Лишайники и мхи в сукцессиях на песчаных обнажениях в Западно-Сибирской равнине // Вестник ПГГПУ. Серия № 2. Физико-математические и естественные науки. 2016. №1-2. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/lishayniki-i-mhi-v-suktsessiyah-na-peschanyh-obnazheniyah-v-zapadno-sibirskoy-ravnine> (дата обращения: 28.06.2023).

15. Толпышева Т.Ю., Шишконокова Е.А. Лишайники природного парка «Нумто». Краткий определитель // Екатеринбург: Ассорти. 2018. 188 с.

16. Погода в Надыме: [сайт]. Москва, 2014 URL: <https://world-weather.ru/pogoda/russia/nadym/> (дата обращения: 28.06.2023).

17. Climate-induced boreal forest change: predictions versus current observations / A.J. Soja, N.M. Tchebakova, N.H.F. French [et al.] // Global and planetary change. 2007. Т. 56. №. 3-4. С. 274-296. URL: <https://typeset.io/papers/climate-induced-boreal-forest-change-predictions-versus-1n1j5yehxz> (дата обращения: 28.06.2023).

18. Crittenden P.D. Aspects of the ecology of mat-forming lichens // Rangifer. 2000. Т. 20. №. 2-3. С. 127-139. URL: https://www.researchgate.net/publication/267797943_Aspects_of_the_ecology_of_mat-forming_lichens (дата обращения: 21.03.2023).

19. Frequent fires in ancient shrub tundra: implications of paleorecords for arctic environmental change / P.E. Higuera, L.B. Brubaker, P.M. Anderson [et al.] // PloS one. 2008. Т. 3. №. 3. С. 1-7. URL: https://www.researchgate.net/publication/5532307_Frequent_Fires_in_Ancient_Shrub_Tundra_Implications_of_Paleorecords_for_Arctic_Environmental_Change (дата обращения: 25.05.2023).

20. Palmqvist K. Tansley review No. 117 carbon economy in lichens // The New Phytologist. 2000. Т. 148. №. 1. С. 11-36. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/33863029/> (дата обращения: 21.04.2022).

21. Resilience and vulnerability of permafrost to climate change / M.T. Jorgenson, V.E. Romanovsky, J. Harden [et al.] // Canadian Journal of Forest Research. 2010. Т. 40. №. 7. С. 1219-1236. URL: https://www.researchgate.net/publication/233562300_Resilience_and_Vulnerability_of_Permafrost_to_Climate_Change (дата обращения: 12.09.2022).

22. Ristić S., Šajn R., Stamenković S. Lichens as the Main Indicator in Biological Monitoring of Air Quality // Contaminant Levels and Ecological Effects: Understanding and Predicting with Chemometric Methods. 2021. С. 101-129. URL: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-030-66135-9_4 (дата обращения: 19.09.2022).

23. Soudzilovskaia N.A., van Bodegom P.M., Cornelissen J.H.C. Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation // Functional Ecology. 2013. Т. 27. №. 6. С. 1442-1454. URL: <https://research.vu.nl/en/publications/dominant-bryophyte-control-over-high-latitude-soil-temperature-fl> (дата обращения: 21.09.2022).

24. Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland / M. Sturm, J. Schimel, G. Michaelson [et al.] // Bioscience. 2005. Т. 55. №. 1. С. 17-26. URL: [https://www.jstor.org/stable/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0017:wbpchs\]2.0.co;2](https://www.jstor.org/stable/10.1641/0006-3568(2005)055[0017:wbpchs]2.0.co;2) (дата обращения: 25.09.2022).