

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

АРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ И ПОЛЯРНЫЕ ПУСТЫНИ ТАЙМЫРА



«НАУКА» ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

АРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ И ПОЛЯРНЫЕ ПУСТЫНИ ТАЙМЫРА



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1979

Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. — Л., «Наука», 1979. — 202 с.

Сборник состоит из статей, посвященных органическому миру полярных пустынь (м. Челюскин) и арктических тундр (бухта Марии Пропчищевой) севера Таймыра. Работы проведены в 1972—1974 гг. Приводятся сведения об особенностях таксономического и экологического состава микрофлоры, лишайников, мхов, цветковых растений и различных групп животных. Дана характеристика структуры растительного покрова, животного населения и сообществ микроорганизмов арктических тундр и полярных пустынь, которые сравниваются с подзопой типичных тундр (окрестности Тареп), где ранее теми же специалистами были проведены аналогичные исследования. Материалы могут послужить основой для установления закономерностей зональности в структуре сообществ Арктики. Книга представляет интерес для широкого круга специалистов (ботаников, зоологов, микробиологов, географов), занимающихся изучением тундровой зоны, а также проблемами зонального деления земного шара.

О т в е т с т в е н н ы е р е д а к т о р ы

В. Д. АЛЕКСАНДРОВА, И. В. МАТВЕЕВА

Секретарь

Л. Л. ЗАНОХА

ПРЕДИСЛОВИЕ

С 1965 г. на Таймыре проводятся комплексные биогеоценологические исследования, возглавляемые Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова АН СССР. Они начались на стационаре «Тарей» (подзона типичных тундр), организованном ныне покойным профессором Б. А. Тихомировым, и в течение ряда лет проводились в плане Международной биологической программы. Результаты этих работ опубликованы в двух выпусках сборника «Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность» (1971 и 1973 гг.) и в сборнике «Структура и функция биогеоценозов таймырской тундры» (1978). Группа участников работ на стационаре «Тарей» продолжила исследования на Таймыре, расширив их территориально. Была поставлена цель получить аналогичные материалы по другим подзонам в сравнительно-зональном плане. Только на Таймыре имеется достаточно обширная неостровная территория, на которой развиты все три подзоны тундр: арктических, типичных и южных. Кроме того, на самой северной оконечности полуострова, на мысе Челюскин, развиты полярно-пустышные участки. Все остальные арктические и субарктические районы — это или острова, или узкие прибрежные полосы, на которых представлены лишь фрагменты тундровой зоны. В связи с этим исследования на Таймыре следует считать ключевыми в разработке проблемы широтно-зональной типологии и районирования сообществ Арктики. В настоящем сборнике отражены работы в двух высокоширотных районах Таймыра, относящихся к подзоне арктических тундр, и к пограничным с ними полярным пустыням. В 1972 и 1973 гг. в течение летних месяцев были проведены работы на побережье бухты Марии Прончищевой, в подзоне арктических тундр, а в 1973 и 1974 — на мысе Челюскин. В составе отряда были ботаники, микробиологи, зоологи, работающие в синэкологическом плане. Такой состав отряда позволяет надеяться на достаточно полную характеристику основных параметров биоценозов. Основные принципы этих работ: 1) как можно более полный охват компонентов сообществ (микроорганизмы, растительность, животный мир); 2) выбор наиболее типичных вариантов сообществ, отражающих характерные особенности строения всего ландшафтного профиля данного района с учетом его зонального положения; 3) особенно большое внимание к собственно зональным плакорным типам сообществ; 4) сочетание качественного анализа состава видов, адаптивных типов и экологических групп со строго количественными материалами (численность, биомасса, прирост и т. д.); 5) стремление к максимальной увязке всех основных разделов работ (ботанических, зоологических, микробиологических и т. д.), что достигалось работой всех участников на строго определенных территориальных выделах в едином временном ритме. Последующий анализ также проводился по возможности при тесных контактах участников. Профиль этих работ можно оценить как «ландшафтная синэкология».

Основная цель работ — выяснение главных особенностей структуры сообществ с максимальным отражением ее зональной специфики. При этом было получено много материалов более частного, отраслевого характера, особенно флористических и фаунистических. Эти материалы используются для анализа тех или иных сторон структуры сообществ, но вместе с тем представляют бесспорный самостоятельный интерес, так как данные районы до последнего времени оставались практически «белыми пятнами» в изучении фауны и флоры Заполярья. Здесь имеются в виду прежде всего флористические и фаунистические материалы — видовые списки, которые в настоящем сборнике даны по возможности полно. Они послужат для выявления принципиальных особенностей структуры и функционально-биогеоценологических отношений компонентов сообществ, что составит предмет дальнейших публикаций.

Н. В. МАТВЕЕВА

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЬ ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР (МЫС ЧЕЛЮСКИН)

(Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград)

На Таймыре находится самая северная точка материка на нашей планете — м. Челюскин ($77^{\circ}43'$ с. ш.). Наиболее северная часть Таймыра — п-ов Челюскин — глубоко вдается в море, его морские границы во много раз превосходят сухопутные, его положение приближается к островному. По климатическим показателям этот район ближе к островам Ледовитого океана, чем к материковой части Таймыра, что особенно характерно для м. Челюскин. Наиболее важны для развития растительности летние температуры. В этом отношении условия в районе м. Челюскин чрезвычайно суровы: только июль и август имеют положительную (1.5 и 0.8°) среднемесячную температуру. Это единственная материковая точка, имеющая среднисиюльскую температуру ниже 2° .

Зональное положение района м. Челюскин, так же как и в целом зональное деление Таймыра противоречиво отражены в литературе и картографических материалах. Район м. Челюскин относили то к подзоне арктических тундр (Городков, 1935; Самбук, 1937), то к зоне арктических (полярных) пустынь (Геоботаническая карта СССР . . . , 1954, 1964). В сборнике «Таймыро-Североземельская область» (1970) на материке выделяется зона полярных пустынь (последняя отмечена лишь для Северной Земли) и район м. Челюскин отнесен к подзоне арктических тундр. В обобщающей сводке В. Д. Александровой (1977), посвященной геоботаническому районированию Арктики и Антарктики, м. Челюскин рассматривается в составе зоны (области) полярных пустынь. Противоречия эти объясняются по крайней мере двумя причинами — отсутствием единого подхода к зональному делению и к критериям выделения тех или иных единиц, а также отсутствием конкретных сведений о растительности данного района. Последние весьма отрывочны вообще для районов, относимых к зоне полярных пустынь (Короткевич, 1958; Александрова, 1977), и отсутствовали для м. Челюскин. Очень краткие сведения можно было найти лишь в работах Ф. Чильмана (Kjellman, 1883) и А. Бялыницкого-Бирули (1902, 1907) — участников высокоширотных экспедиций в конце прошлого и начале нашего века.

В 1973—1974 гг. Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР была организована экспедиция на м. Челюскин, в результате которой был собран обширный материал по флоре как высших сосудистых растений, так и мхов, и лишайников, а также проведены комплексные исследования по изучению структуры сообществ. В настоящем сообщении приведено геоботаническое описание района с особым вниманием к горизонтальному строению растительных группировок.

Прежде чем перейти к конкретному описанию растительных группировок, кратко остановимся на важнейших особенностях горизонтальной и вертикальной структуры растительности в целом.

Общая бедность флоры приводит к флористическому обеднению конкретных выделов растительности. Особенно это касается цветковых растений. Они встречаются единично. Из 57 видов постоянно участвуют в сложении покрова немногие более 10 (*Alopecurus alpinus*, *Deschampsia glauca*, *Phippsia algida*, *Stellaria edwardsii*, *Cerastium regelii*, *Papaver polare*, *Draba oblongata*, *D. subcapitata*, *Saxifraga cernua*, *S. foliolosa*, *S. hyperborea*, *S. oppositifolia*, *Eritrichium villosum*).

Большинство видов сохраняет тенденцию к формированию подушечных и плотнорозеточных форм, которая в большей степени характерна для подзоны арктических тундр. Здесь же типично сильное уменьшение их размеров. Так, у *Saxifraga cernua*, *S. oppositifolia*, *Cerastium regelii*, *Stellaria edwardsii*, *Draba oblongata* диаметр подушек не превышает 5 см, толщина — 2—5 см. Часто цветоносы не выступают над их поверхностью. Число видов мхов в сообществах также невелико (5—12), уменьшается их полидоминантность. Обычно доминирует один вид. Наиболее часто и в заметном обилии встречаются *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Orthothecium chryseum*, *Ditrichum flexicaule*, *Bryum tortifolium*. Все эти виды образуют подушки разных размеров (с диаметром основания от 2—3 до 10—20 см). Даже такой мох, как *Orthothecium chryseum*, образует плотную дернину в виде холмика высотой до 5 см в центре. Из лишайников наиболее активны *Cetraria delisei*, *C. islandica* var. *polaris*, *C. cucullata*, *Thamnotia subuliformis*, *Stereocaulon rivulorum*, *Dactylina ramulosa*, *Parmelia omphalodes*. Многие из них также формируют полусферические подушки, почти не прикрепленные к грунту. Самые крупные подушки характерны для *C. delisei* и *C. islandica* var. *polaris* (10—15 и 5—10 см). Сливаясь вместе, такие подушки образуют приподнимающиеся бордюры вокруг пятен голого грунта.

Важнейшей чертой вертикальной структуры растительности является редукция ярусности. Вся органическая жизнь сосредоточена в приземном слое. Толщина моховых подушек в среднем около 5 см. Лишайники или погружены в моховую дернину или растут на почве, составляя с мхами единый по высоте ярус. В трещинах толщина моховой дернины увеличивается до 10—15 см, но при этом подушки мхов имеют обратнопиримидальную форму и, резко сужаясь книзу, как бы клином входят в трещину. Толщина покрова по трещинам немного увеличивается, но не за счет роста вверх, а за счет проникновения вниз.

Высота цветковых растений всего 3—5 см, они растут очень разреженно и не образуют самостоятельного яруса. Их вегетативные органы прижимают моховую дернину, а цветоносы лишь изредка приподнимаются над ней.

Важнейшей чертой горизонтальной структуры является несомкнутость покрова. Имеются участки, практически лишенные высших растений.

Основные типы распределения растительной дернины — куртинно-подушечный несомкнутый и полигонально-сетчатый связный. При куртинно-подушечном типе разрозненные куртины цветковых и подушки мхов и лишайников sporadически рассеяны по площади. Рисунок распределения слабо связан с характером трещиноватости грунта. При полигонально-сетчатом распределении подушки сливаются в полосы, приуроченные к трещинам, образуя круги или сети. В этих случаях рисунок распределения растительности определяется характером трещиноватости и может меняться в зависимости от формы и размеров полигонов, ширины трещины.

Несомкнутость покрова и небольшие размеры растений с ограниченной сферой влияния затрудняют выделение растительных сообществ, или фи-

тоценозов, в том понимании, как это принято в более умеренных районах. Фитоценопическая среда образуется внутри или около куртин и подушек растений. Подушки, когда их много, играют положительную роль в поддержании снежного покрова, внутри них — более благоприятный температурный режим, под ними накапливается мелкозем даже на самых щебнистых участках, в них увеличивается масса беспозвоночных, и т. д. Такие подушки сами по себе представляют миниатюрные сообщества (микрорасшировки). Они могут по-разному распределяться по территории. При описании растительного покрова мы фактически описывали состав таких микрорасшировок и характер их распределения в пределах ландшафтной фации. При смене породы, рельефа и связанных с этим режима влажности почвы и распределения снежного покрова состав микрорасшировок мог быть тем же самым, но менялось их размещение, либо менялся состав, а узор растительности оставался прежним. Во всех этих случаях мы выделяли и описывали самостоятельные единицы растительного покрова.

На пяти участках были проведены комплексные стационарные исследования, включающие микроклиматические наблюдения, изучение состава и структуры животного населения, вертикальной и горизонтальной структуры растительности. Полные флористические списки этих участков даны в таблице. Основные данные, приводимые в соответствующих статьях настоящего сборника, получены на этих участках.

Господствуют сообщества, которые по принципу доминирования жизненных форм можно отнести к моховому и лишайниковому типам растительности.

Для выходов алевролитов, наиболее распространенных в данном районе, характерны лишайниковые и мохово-лишайниковые группировки почти без участия цветковых. Важнейшими видами, слагающими такие группировки, являются темноокрашенные виды р. *Cetraria* (*C. delisei*, *C. islandica* var. *polaris*, *C. laevigata*, *C. elenkinii*) и мхи *Racomitrium lanuginosum*, *Ditrichum flexicaule*, *Dicranoweisia crispula*. Общий состав лишайников насчитывает около 20 видов, мхов — 3—4 вида. На россыпях с крупными, вертикально торчащими обломками, занимающими самые высокие и, видимо, беспешные участки, развиваются скальные лишайниковые группировки с эпилитными лишайниками из родов *Umbilicaria*, *Rhizocarpon*, *Lecidea*. На более сглаженных россыпях между камнями поселяются кустистые лишайники, образуя подушки, под которыми скапливаются мелкозем и мелкий щебень (рис. 1). Общее покрытие лишайников 40%. Преобладают *Cetraria cucullata*, *C. delisei*, *C. islandica* var. *polaris*, *Sphaerophorus globosus*; активны *Dactylina arctica*, *D. ramulosa*, *Thamnolia subuliformis*, *Parmelia omphalodes*, *Ochrolechia frigida*, *Solorina crocea*.

У основания крупных обломков, особенно вертикально стоящих, прикрепляются подушки *Racomitrium lanuginosum*. На скоплениях мелкозема растет печеночный мох *Gymnomitrium corallioides*. Цветковые отсутствуют. С наветренной стороны, там где скапливается снег, разрастаются крупные подушки мхов *R. lanuginosum*, *Dicranoweisia crispula*, *Ditrichum flexicaule*. Кроме крупнообломочных россыпей, имеются выходы более мелкого щебня алевролитов и черных филлитов. Поверхность таких выходов ровная, усыпанная мелкими плоскими пластинками (3—4 см), реже встречаются плоские плиты (30—40 см). На них развиваются лишайниковые группировки (участок 5) с высоким проективным покрытием. Покрытие грунта 80—90%, не совсем равномерное, имеются участки голого щебня. Доминируют *Cetraria islandica* var. *polaris*, *C. delisei*, *C. elenkinii*, *C. cucullata* со значительной примесью *Ochrolechia frigida*, *Stereocaulon rivulorum*, *Parmelia omphalodes*. Характерно, что здесь виды р. *Cetraria* образуют сплошной покров в виде тонкого ковра, а не подушки (рис. 2). Очень типичны синузии *Solorina crocea* в виде ок-

Характеристика растительных группировок стационарных участков

Вид растения	Лишайниково-моховая группировка на суглинках (Уч. 1)	Камеlomово-лишайниково-моховая группировка на выходах доломитов (Уч. 2)	Лишайниково-моховая полициальная группировка на суглинках с большим содержанием щелочи (Уч. 3)	Мохово-лишайниковая группировка на суглинках (Уч. 4)	Лишайниковая группировка на выходах алевролитов (Уч. 5)
Цветковые					
<i>Alopecurus alpinus</i>	—	+	1	1	—
<i>Deschampsia glauca</i>	4	++	—	—	—
<i>Phippsia algida</i>	+	++	0.5	1	—
<i>Stellaria edwardsii</i>	1	++	1	3	1
<i>Cerastium regelii</i>	+	++	+	1	0.5
<i>Papaver polare</i>	—	++	—	—	—
<i>Cardamine bellidifolia</i>	—	—	—	—	0.5
<i>Draba oblongata</i>	+	++	+	+	0.5
<i>D. subcapitata</i>	—	++	+	+	—
<i>Saxifraga nivalis</i>	—	++	—	—	—
<i>S. foliolosa</i>	+	—	+	—	—
<i>S. cernua</i>	+	+	1	+	1
<i>S. oppositifolia</i>	—	3	+	+	—
Листостебельные мхи					
<i>Andreaea rupestris</i>	—	—	—	—	+
<i>Polytrichum alpinum</i>	+	+	—	+	0.5
<i>P. fragile</i>	+	—	—	+	—
<i>Ditrichum flezicaule</i>	+	35	+	4	—
<i>Ceratodon purpureus</i>	—	+	—	+	—
<i>Distichium capillaceum</i>	—	+	—	—	—
<i>Dicranoweisia crispula</i>	+	+	—	—	0.5
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	+	—	—	—	—
<i>Dicranum angustum</i>	+	—	—	—	—
<i>Encalypta streptocarpa</i>	—	—	—	+	—
<i>Tortula ruralis</i>	—	—	+	+	—
<i>Trichostomum cuspidatissimum</i>	—	+	—	+	—
<i>Schistidium strictum</i>	+	+	+	+	—
<i>Rhacomitrium canescens</i>	+	+	+	+	0.5
<i>R. lanuginosum</i>	5	+	4	+	—
<i>Pohlia cruda</i>	—	—	—	+	—
<i>Bryum tortifolium</i>	+	+	+	1	—
<i>Aulacomnium turgidum</i>	15	+	2	+	—
<i>Bartramia ithyphylla</i>	+	—	—	—	—
<i>Filonotis fontana</i>	—	—	+	—	—
<i>Campyllum stellatum</i>	+	—	+	—	—
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	+	—	+	—	—
<i>D. revolvens</i>	+	—	+	+	—
<i>D. latifolius</i>	+	—	+	+	—
<i>D. sendneri</i>	+	—	—	+	—
<i>Hygrohypnum polare</i>	—	—	—	+	—
<i>Calliergon sarmentosum</i>	+	—	+	—	—
<i>Tomenthypnum nitens</i>	+	+	0.5	+	—
<i>Orthothecium chryseum</i>	+	15	2	1	—
<i>Hypnum subimponens</i>	+	+	+	—	—
<i>Hylacomium splendens var. alaskanum</i>	+	—	+	—	—
Печеночные мхи					
<i>Blepharostoma trichophyllum var. brevirele</i>	—	+	—	—	+
<i>Anthelia juratzkana</i>	—	++	+	—	+
<i>Lophozia alpestris</i>	+	+	+	—	—
<i>Leiocolea badensis</i>	—	+	+	—	—
<i>Orthocaulis kunzeanus</i>	—	+	—	—	—
<i>Sphenolobus minutus</i>	—	+	—	+	+
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	+	+	+	+	+
<i>Gymnomitrium corallioides</i>	+	—	+	+	—

Вид растения	Лишайниково-моховая группа на су-глинистых (уч. 1)	Камне-лишайниково-моховая группа на выходях доломитов (уч. 2)	Лишайниково-моховая группа на су-глинистых с большим содержанием щебня (уч. 3)	Мохово-лишайниковая группа на су-глинистых (уч. 4)	Лишайниковая группа на выходях алевритов (уч. 5)
<i>Solenostoma pumilum</i> ssp. <i>polaris</i>	+	+	—	—	—
<i>Arnellia fennica</i>	—	+	—	—	—
<i>Scapania calcicola</i>	—	+	—	—	—
<i>S. gymnostomophila</i>	—	—	—	—	—
<i>Cephalozia arctica</i>	+	+	—	+	+
Лишайники					
<i>Sphaerophorus globosus</i>	—	—	—	—	0.5
<i>Psoroma hypnorum</i>	2	—	+	+	0.5
<i>Peltigera canina</i>	+	—	—	—	0.5
<i>P. leucophebia</i>	+	—	—	—	—
<i>P. polydactyloides</i>	+	—	—	—	—
<i>P. spuria</i> var. <i>leptoderma</i>	—	—	—	+	—
<i>Solorina bispora</i>	—	+	—	—	—
<i>S. crocea</i>	—	—	—	—	5
<i>Leptogium sinuatum</i>	—	+	—	+	—
<i>Pannaria pezizoides</i>	+	—	—	—	—
<i>Lecidea ementiens</i>	—	—	—	—	0.5
<i>L. ramulosa</i>	—	+	—	+	—
<i>Lopadium pezizoideum</i>	—	—	—	—	—
<i>Toninia lobulata</i>	—	+	—	7	0.5
<i>Lecanora epibryon</i>	—	+	—	—	—
<i>Cetraria cucullata</i>	+	1	+	+	20
<i>C. delisei</i>	+	2	+	+	30
<i>C. elenkinii</i>	+	—	+	—	0.5
<i>C. islandica</i> var. <i>polaris</i>	+	2	+	—	20
<i>C. laevigata</i>	—	—	+	—	—
<i>C. nivalis</i>	—	—	+	—	—
<i>C. simmonsii</i> var. <i>intermedia</i>	+	—	+	—	—
<i>C. tilesii</i>	—	1	—	+	—
<i>Dactylina arctica</i>	+	—	+	+	0.5
<i>D. madreporiformis</i>	—	—	—	+	—
<i>D. ramulosa</i>	—	—	—	—	—
<i>Parmelia omphalodes</i>	+	1	—	+	0.5
<i>Alectoria nigricans</i>	—	—	—	—	—
<i>A. ochroleuca</i>	—	—	—	+	0.5
<i>Cornicularia divergens</i>	—	—	—	—	0.5
<i>Stereocaulon alpinum</i>	—	—	—	+	—
<i>S. botryosum</i>	—	—	—	—	+
<i>S. rivulorum</i>	+	2	2	7	5
<i>S. vesuvianum</i> var. <i>depressum</i>	—	—	—	—	—
<i>Cladonia amaurocraea</i>	—	—	+	—	—
<i>C. gracilis</i> var. <i>gracilis</i>	+	—	+	—	—
<i>C. lepidota</i>	—	—	—	—	0.5
<i>C. macroceras</i>	—	—	+	+	—
<i>C. pocillum</i>	+	+	+	2	0.5
<i>Baeomyces carneus</i>	—	—	+	—	—
<i>B. rufus</i>	—	—	+	—	—
<i>Thamnia subuliformis</i>	2	2	0.5	1	0.5
<i>Ochrolechia frigida</i>	+	+	+	+	5
<i>O. grimmiae</i>	—	—	—	—	—
<i>Protoblastenia terricola</i>	—	+	—	—	—
<i>Rinodina roscida</i>	—	+	—	—	—
<i>R. turfacea</i>	—	—	+	—	—
<i>Arthroraphis citrinella</i> var. <i>alpina</i>	—	—	—	—	+
<i>Lepzaria arctica</i>	—	+	+	—	+
Черные корочки на почве	—	15	3	—	—
Эпхитные	—	—	+	—	0.5

Примечание. Числа — проективное покрытие в %, «+» — покрытие менее 1%.



Рис. 1. Наскальные лишайниковые (*Cetraria delisei*, *C. islandica* var. *polaris*, *C. simmonn-sii* var. *intermedia*) группировки на крупнообломочных выходах алевролитов.

руглых пятен диаметром 5—8 см. Мхи малочисленны, имеют небольшое покрытие, формируют мелкие подушки (*Racomitrium canescens*, *Dicranoweisia crispula*, *Polytrichum alpinum*). Кроме того, под лишайниковым ковром часто имеется щеточка ювелирных мхов. На скоплениях мелкозема поселяется *Gymnomitrium coralloides*. Цветковые малочисленны, всего 5 видов, по *Saxifraga cernua*, *Cardamine bellidifolia* и *Stellaria edwardsii* равномерно рассеяны по всей площади.

Местами на таких выходах в результате криогенной сортировки материала образуются пятна мелкозема с высоким содержанием щебня и окружающие их щебнистые ложбины. Общее покрытие растительности 30—40%. По составу растительности такие участки сходны с вышеописанными, но размещение видов иное. Растительность заполняет в основном трещины, образуя замкнутые полосы вокруг пятен (рис. 3). Эти полосы слагаются лишайниками *Cetraria delisei*, *C. islandica* var. *polaris*, *C. cucullata*, *Sphaerophorus globosus* и мхами *Racomitrium lanuginosum*, *Dicranoweisia crispula*, *Ditrichum flexicaule*. Цветковые единичны (*Stellaria edwardsii*, *Saxifraga cernua*). На пятнах мелкозема поселяются *Stereocaulon rivulorum*, *Parmelia omphalodes*, *Alectoria ochroleuca*.

На подветренных склонах с такой же криогенной сортировкой щебнистого материала сливающиеся подушки *C. delisei* и *C. islandica* var. *polaris* образуют «бордюры», окаймляющие пятна голого грунта (рис. 4). В зависимости от положения на склоне размер и форма полигонов могут меняться, в связи с чем варьирует и узор растительности, в то время как состав видов остается прежним.

Более редки в данном районе развалы кварцевых жил, обычно округлой формы, диаметром до 10 м. Крупные обломки кварца здесь беспорядочно разбросаны. На обломках кварца поселяются эпилитные лишайники, между ними имеются подушки *C. delisei*, *Ditrichum flexicaule*.

Местами отмечены небольшие участки зоны обоживания алевролитов, содержащих железистые карбонаты, где обломочный материал имеет не черную, а кирпично-красную окраску, мелкозем почти отсутствует, растительность обеднена. Имеются

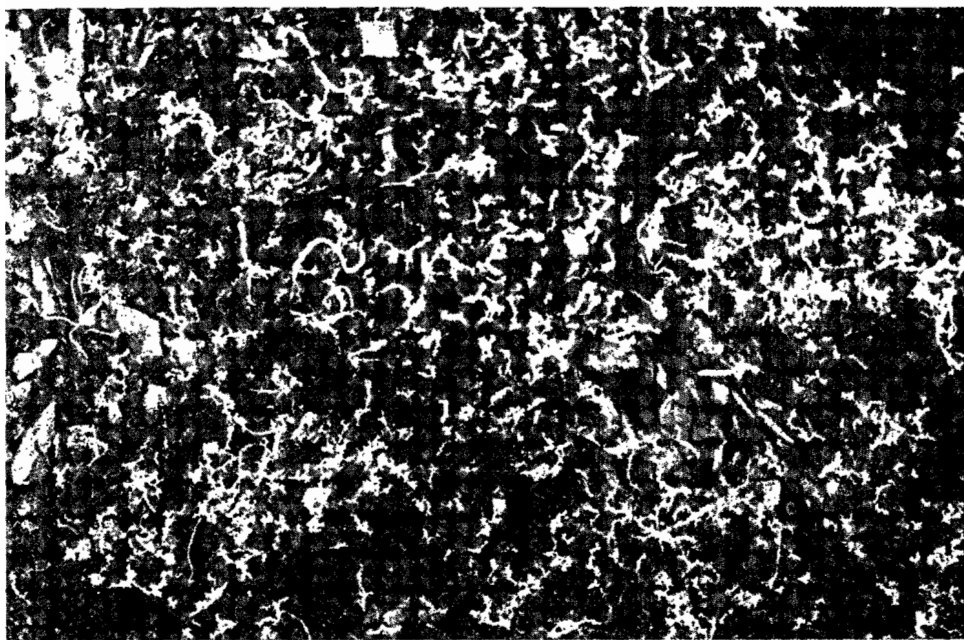


Рис. 2. Лишайниковые группировки (*Cetraria cucullata*, *C. delisei*) на мелкообломочных выходах алевритов (участок 5).

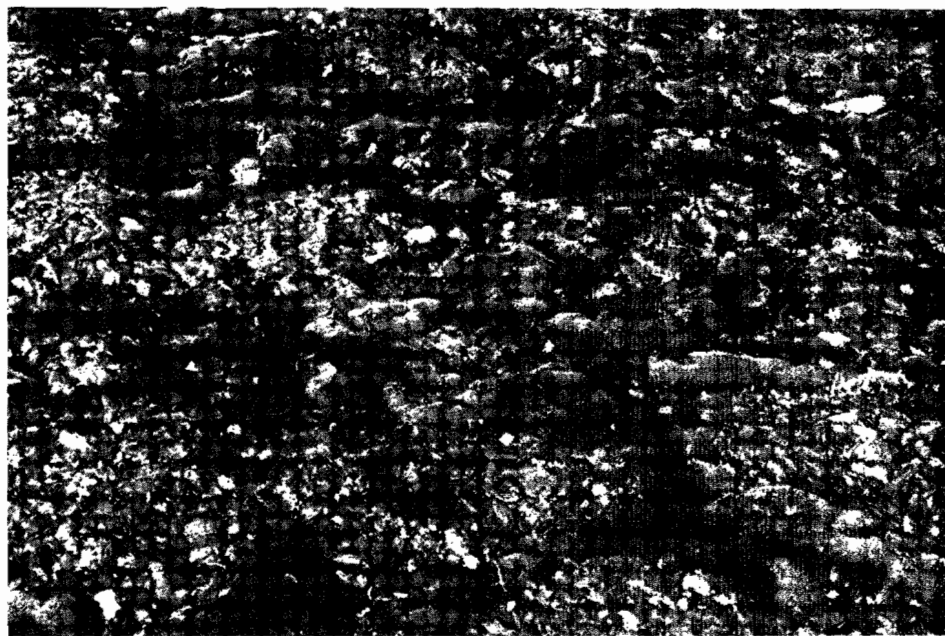


Рис. 3. Мохово-лишайниковые (*Cetraria delisei*, *C. islandica* var. *polaris*, *Racomitrium lanuginosum*) группировки на мелкообломочных выходах алевритов с отсортированным материалом.

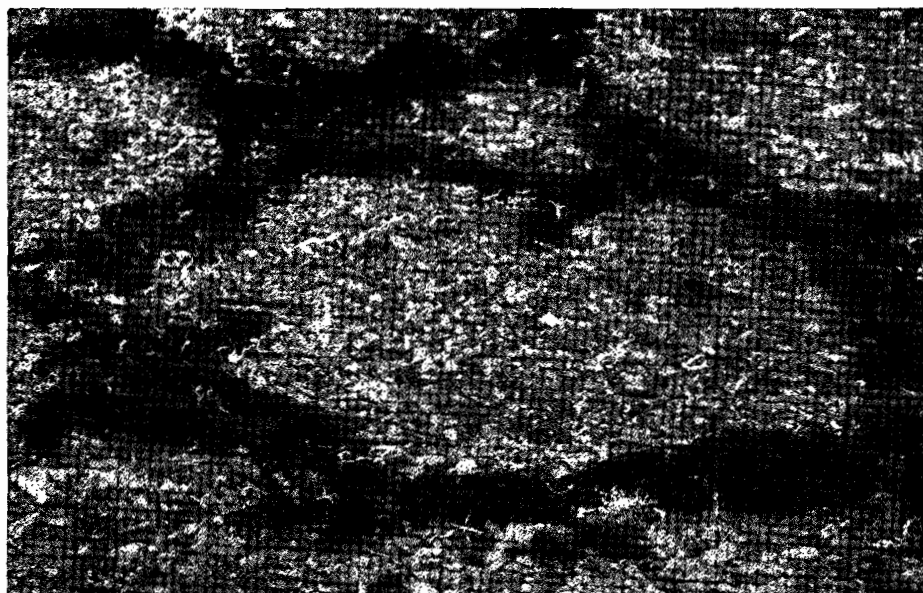


Рис. 4. «Бордюры» — группировки *Cetraria delisei*, *C. islandica* var. *polaris* на отсортированных полигонах на выходах алевролитов.

подушки *C. delisei*, характерны скопления *Thamnozia subuliformis*, встречается *Cetraria tilesii*. Мхи единичны, цветковые отсутствуют.

На редких выходах доломитов, представленных узкими грядами, располагается серия группировок с различной степенью задернованности растениями: от практически лишенных высших растений полигональных каменных пустынь до группировок с наиболее сомкнутым для данного района покровом, по структуре напоминающих пятнистые тундры. Для всех доломитовых гряд характерна структурированность, которая проявляется в образовании каменных колец (шириной 20—30 см) со щебнем и пятен с большим или меньшим содержанием мелкозема.

Самые высокие бесснежные участки заняты каменистыми полигональными пустынями. Пятна более мелкого щебня с мелкоземом занимают 50—60% площади, их поверхность неровная, выпуклая, со следами «морозного кипения». В верхней части почвенного профиля мелкозема больше, к низу его количество уменьшается. Поверхность мелкозема на пятнах покрыта корочкою слоевища *Toninia lobulata*. Остальные виды ютятся на границе пятна и каменной трещины, в основном лишайники (*Cetraria tilesii*, *C. cucullata*, *C. islandica* var. *polaris*, *Parmelia omphalodes*, *Thamnozia subuliformis*, *Dactylina madreporiformis*), единичные цветковые (*Saxifraga oppositifolia*, *Phippsia algida*, *Draba subcapitata*), мхи (*Dicranoweisia crispula*, *Ditrichum flexicaule*). В каменистых понижениях вокруг таких пятен ничего не растет.

Ниже по склону, где накапливается снег, характер сортировки грунта сохраняется, но каменные трещины заполнены темноцветными видами р. *Cetraria*, которые формируют полусферические подушки, слегка прикрепленные к щебню. В основании таких подушек всегда накапливается небольшое количество мелкозема, при незначительном нажиме они легко отделяются от щебня. Подушки смыкаются друг с другом, заполняют трещину и образуют вокруг пятна бордюры высотой до 10 см. Общее покрытие 20—30%, в основном за счет указанных видов, остальные селятся у границы пятна. Состав и узор дернины такие же, как в сходных группировках на выходах алевролитов.

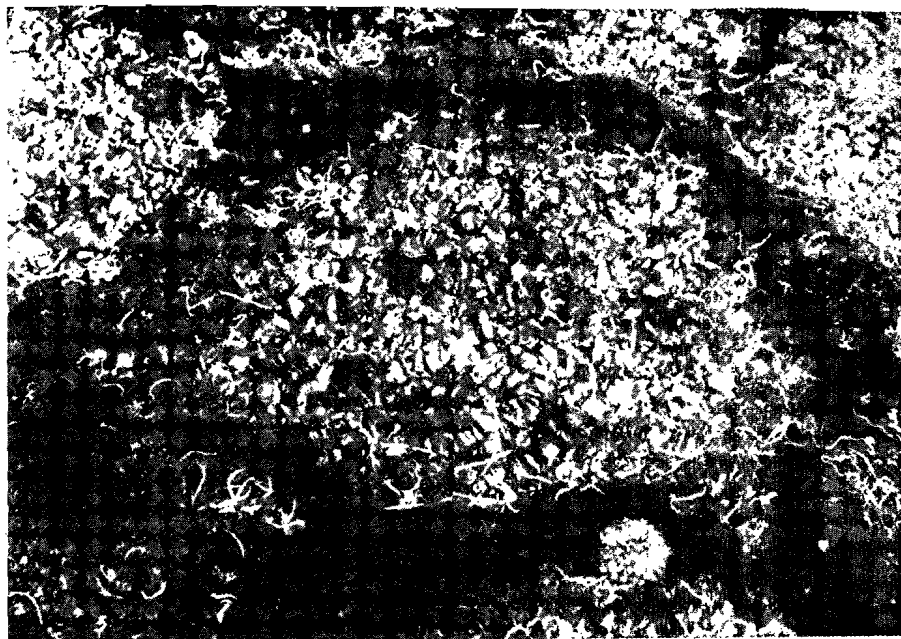


Рис. 5. Лишайниково-моховое сообщество с полигонально-сетчатым распределением растительности на выходах доломитов (участок 2).

В более влажных участках лишайники замещаются мхами *Ditrichum flexicaule*, *Dicranoweisia crispula*. При этом характер их распределения не меняется.

На плоской поверхности гряды проективное покрытие мхов и лишайников возрастает и распределение дернины становится полигонально-сетчатым. Примером может служить камнеломково-лишайниково-моховая группировка (участок 2). Группировки данного типа довольно редки в исследуемом районе. По рисунку горизонтальной структуры они напоминают полигонально-пятнистые тундры подзоны арктических тундр (рис. 5), но трещиноватость грунта образует здесь более мелкую сеть, поэтому размер элементов уменьшается, а число их на единицу площади увеличивается: на 100 м² приходится около 400 полигонов и соответственно пятен голого грунта, в то время как в арктических тундрах на той же площади около 100—150 пятен. Сортировка материала такая же, как и в вышеописанных каменистых пустынях, но каменные трещины и большая часть полигона заняты растительностью. Общее покрытие 50—55% (рис. 6). Доминируют мхи и лишайники. Ширина моховых перемычек соразмерна с диаметром пятен (20—25 и 30—40 см соответственно). Пятна утрачивают геометрическую правильность, углы полигонов сглажены, они неправильной формы, округлы или вытянуты, поверхность моховой дернины в трещинах вровень с поверхностью пятен или же возгута над трещинами, имеющими глубину до 20 см. До 10 см трещина имеет вид широкой воронки (по поперечному разрезу), ниже резко сужается. В трещинах под плотной моховой дерниной образуется торфянистый горизонт в виде «кармана» (рис. 7). Это один из редких типов группировок, где идет процесс очагового торфообразования. Мхи формируют довольно плотную дернину, основные доминанты — *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum* — заполняют центральную часть, расположенную собственно над трещиной. На краю полигона толщина моховой дернины уменьшается и она слагается «шпалерным» видом *Orthothecium chryseum*. Остальные виды мхов составляют незначительную примесь. Лишайники

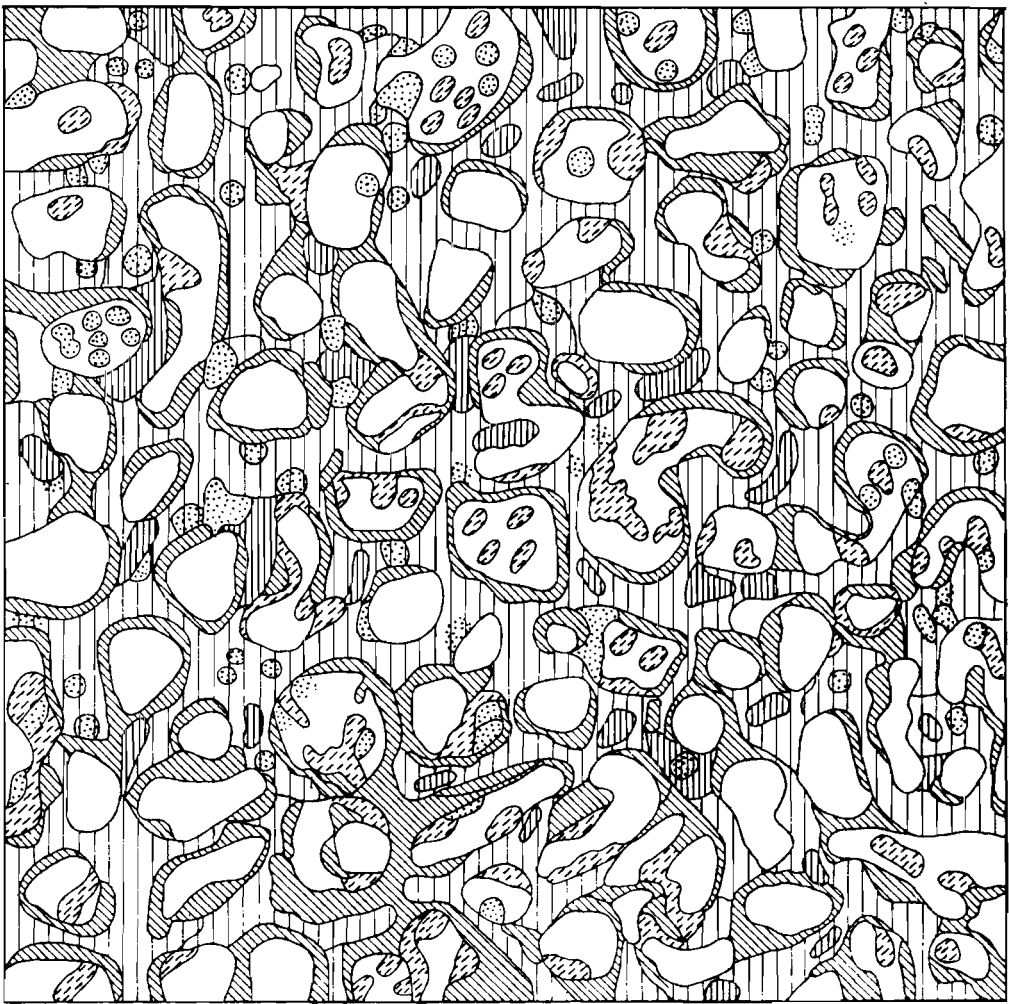


Рис. 6. Горизонтальная структура растительности камеломково-лишайниково-мохового сообщества на выходах доломитов (участок 2). Размер площадки 5×5 м.

1 — голый грунт; 2 — *Ditrichum flexicaule*; 3 — отмирающие участки моховой дернины; 4 — *Orthotrichum chryseum*; 5 — лишайники; 6 — корочка из синезеленых водорослей и слоевищ накипных лишайников.

многочисленны, их проективное покрытие 10%. Многие из них формируют плотные подушки, которые закрепляются в моховой дернине (*Cetraria islandica* var. *polaris*, *C. cucullata*, *C. tilesii*, *Dactylina ramulosa*, *D. madreporiformis*). Другая группа формирует корочки на пятнах мелкозема, иногда покрывая половини поверхности. Такие корочки образуют слизистыми лишайниками с синезеленым фикобионтотом (*Polyblastia* sp.), а также *Toninia lobulata*, *Rinodina roscida*, *Lecidea ramulosa*. Покрытие цветковых 3%, наиболее обильны и дают наибольшую массу *Saxifraga oppositifolia* и *Deschampsia glauca*, остальные виды (8) единичны.

На четвертичных отложениях (в основном средних, реже тяжелых суглинках) формируются различные группировки, представляющие серии от голых пустынь с единичными растениями до группировок с полигонально-сетчатой структурой.

Для группировок полярнопустынного типа характерна незадернованность субстрата: покрытие растениями колеблется от 0 до 10—15%. Абсо-

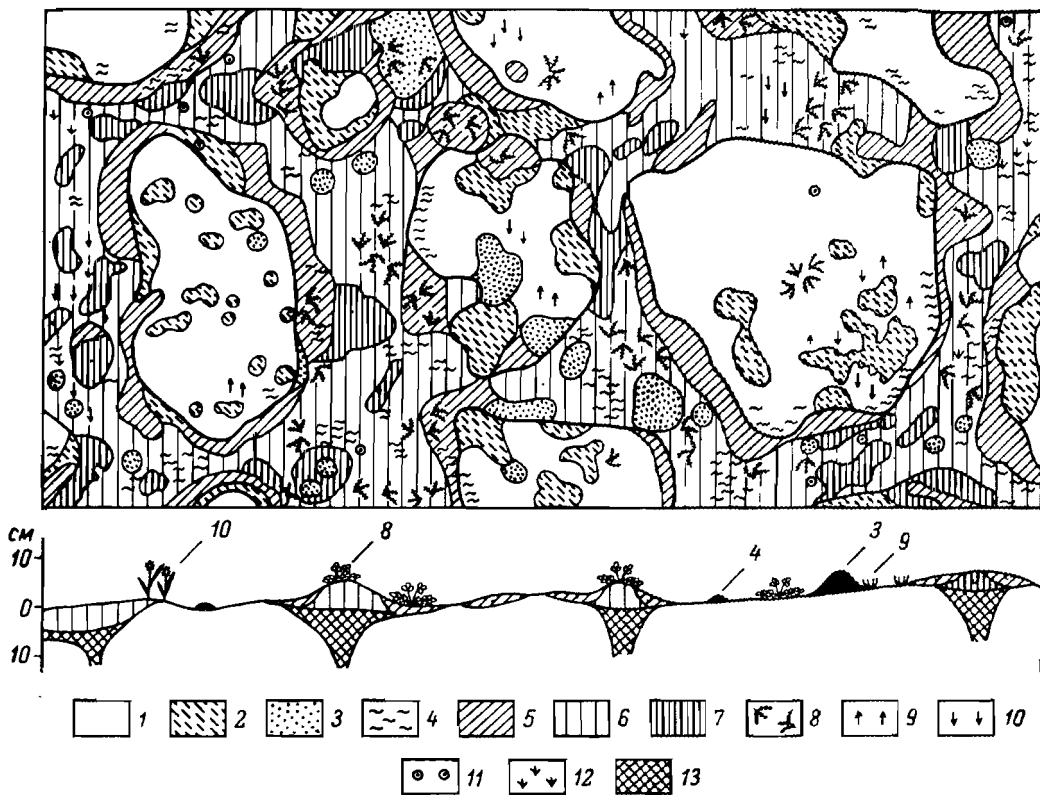


Рис. 7. Горизонтальная и вертикальная структура камшеломково-лишайниково-мохового сообщества на выходах доломитов (участок 2). Размер площадки 1×2 м.

1 — доломитовый щебень с небольшим количеством мелкозема; 2 — *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*; 3 — отмирающие участки моховой дернины; 4 — *Ortholthecium chryseum*; 5 — лишайники *Stereocaulon rivulorum*, *Dactylina ramulosa*, *D. madreporiformis*, *Cetraria cucullata*; 6 — *Thamnolia subuliformis*; 7 — корочка из синезеленых водорослей и слоевищ накипных лишайников; 8 — *Alopecurus alpinus*; 9 — *Phippsia algida*; 10 — *Stellaria edwardsii*; 11 — *Cerastium regelii*; 12 — *Saxifraga oppositifolia*; 13 — торфянистая масса.

лотно лишены макроскопической растительности пересыхающие русла водотоков, функционирующие во время таяния снега. Только единичные цветковые, в частности *Phippsia algida*, встречаются на влажных плоскодонных западинах, которые и летом не окончательно пересыхают. В них отсутствует столь характерное для данного района полигональное растрескивание грунта.

В тех местах, где грунт достаточно просыхает летом, поверхность разбита трещинами на правильные 5—6-угольники с поперечником 40—50 см. Ширина трещин 1—1.5 см, глубина 10—15 см, они могут быть открытыми, с обрывистыми вертикальными стенками (рис. 8). Это трещины усыхания, смыкающиеся при достаточном увлажнении; поверхность полигонов в таких случаях плоская. На более поздних стадиях развития трещины забиты мелкими пластинками щебня, ориентированными вертикально, поверхность полигонов выпуклая. Растения в таких пустынях разбросаны единично, самый обычный вид — *P. algida*. На поверхности полигонов часто имеются корочки слизистых лишайников и водорослей. Иногда в стыках трещин поселяются мхи (*Ditrichum flexicaule*, *Dicranoweisia crispula*, *Andreaea rupestris*). Общее покрытие растений менее 1%.

Для следующих стадий характерно поселение мхов по трещинам. Они еще не образуют замыкающихся колец вдоль трещин. Часто лишь одна из трещин заполнена моховой дерниной, а остальные лишены растительности. В зрелой растительности, таким образом, только отчасти отражается



Рис. 8. Полигональная пустыня с единичными растениями.

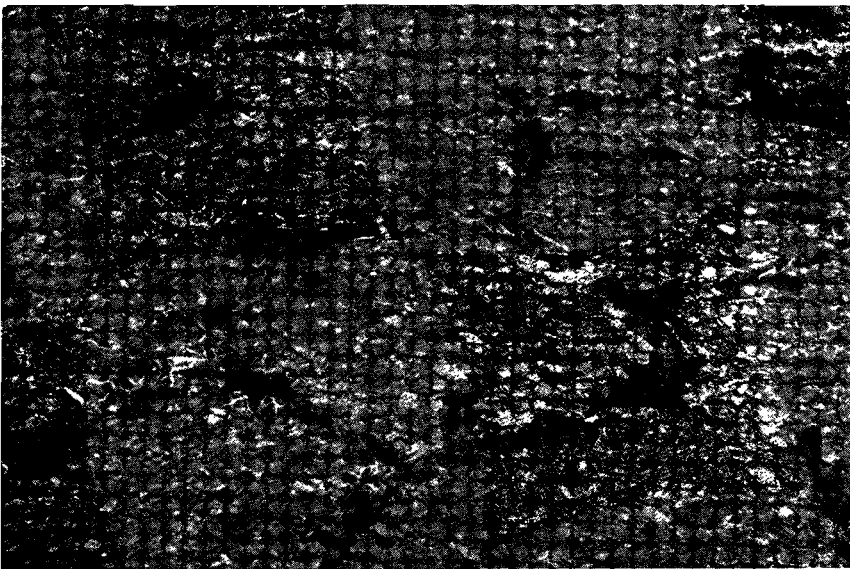


рис. 9. Щебнистый вариант полигональной лишайниково-моховой пустыни (участок 3)

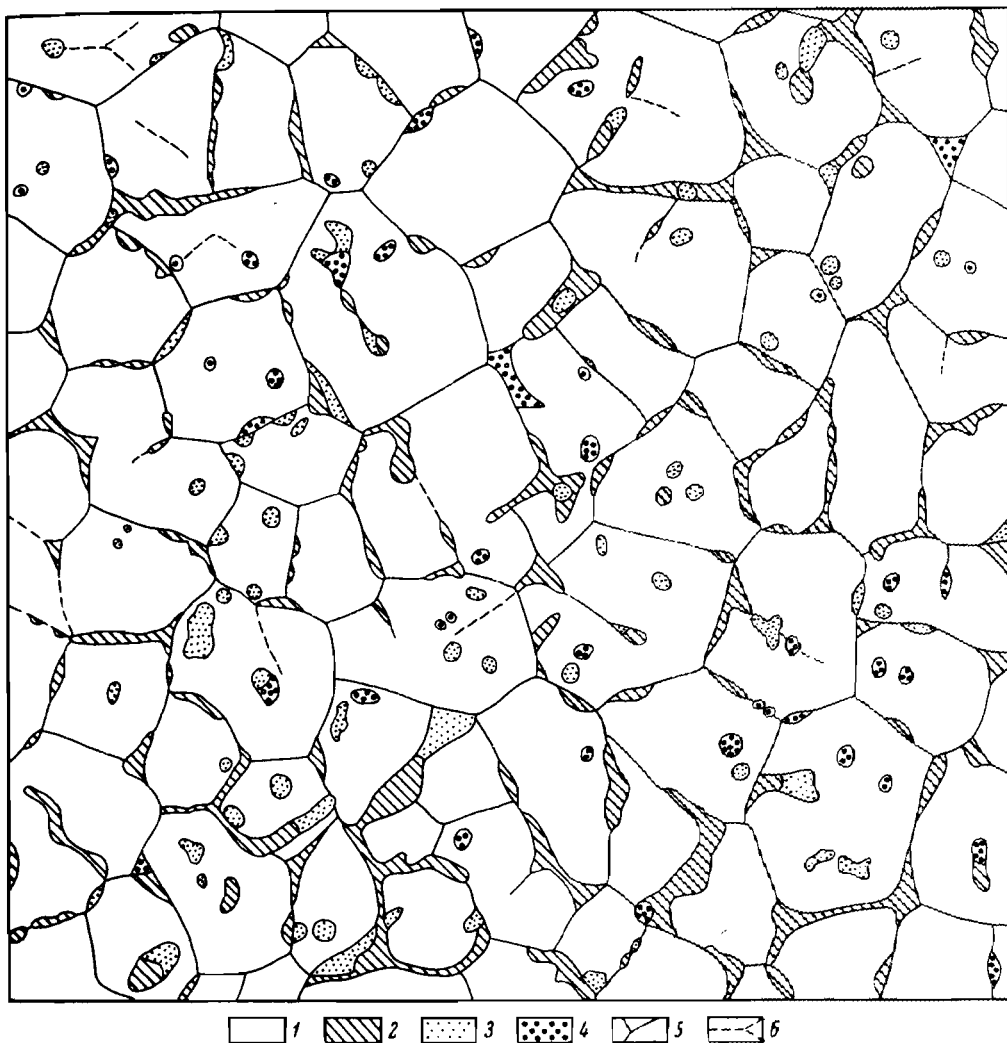


Рис. 10. Горизонтальная структура растительности полигональной лишайниково-моховой пустыни (участок 3). Размер площадки 5×5 м.

1 — голый грунт, усыпанный пластинками черных филлитов; 2 — моховая дернина; 3 — лишайники; 4 — *Cerastium regelii*, *Stellaria edwardsii*, *Phippsia algida*; 5 — трещины, забитые щепнем; 6 — вторичные трещины усыхания.

трещиноватость грунта. Подобное распределение растений типично для плоских участков четвертичных отложений с большим содержанием щебня, на которых формируются лишайниково-моховые группы и ровки (участок 3). Грунт разбит на 6-угольные полигоны диаметром 60—70 см, усыпанные пластинками черных филлитов. Трещины забиты пластинками щебня, ориентированными вертикально. В толще грунта содержание щебня значительно меньше, чем на поверхности. Общее покрытие растений 5—7%. Центр полигонов практически лишен растений, только редкие куртинки *Phippsia algida*, *Saxifraga cernua*, *S. foliolosa*, да корочки *Pannaria pezizoides* разбросаны по поверхности. Трещины заполнены *Aulacomnium turgidum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Orthothecium chryseum*. По краю полигонов, особенно у стыка трещин, растут маленькие подушки лишайников *Stereocaulon rivulorum*, *Cetraria delisei*, *C. cucullata*. Моховые и лишайниковые подушки часто не смыкаются, а образуют разомкнутые цепочки, приуроченные к трещинам. Характер распределе-

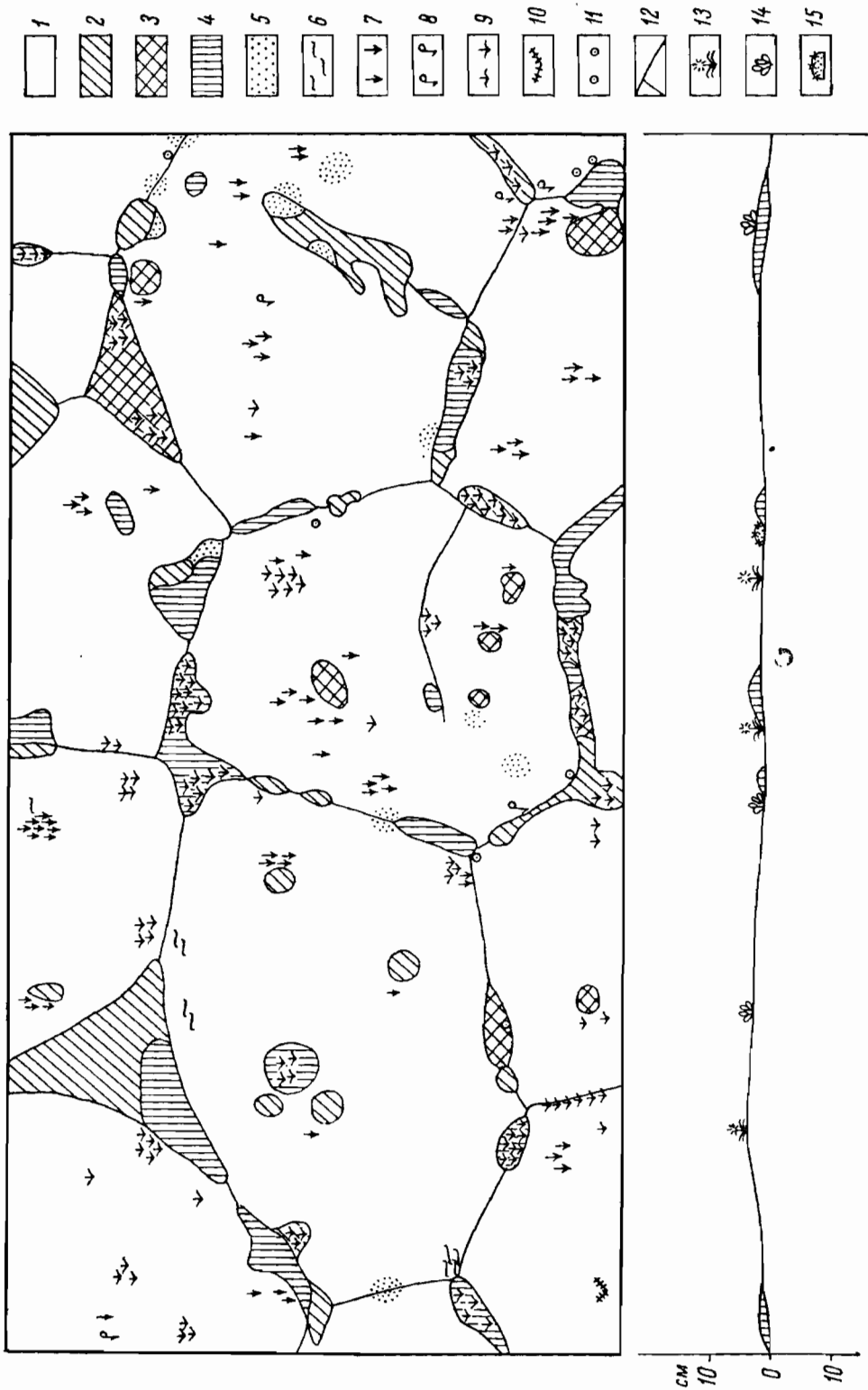


Рис. 11. Горизонтальная и вертикальная структура полигональной лишайниково-моховой тундры. Размер площадки 1 × 2 м.

1 — голый грунт со щебнем; 2 — *Aulacomnium turgidum*; 3 — *Bryum tortifolium*; 4 — *Orthothecium sibiricum*; 5 — *Psoroma hirtellum*; 6 — *Thamnia subuliformis*; 7, 13 — *Phippisia algida*; 8 — *Saxifraga cernua*; 9, 14 — *Cerastium regelii*; 10 — *Stellaria edwardsii*; 11, 15 — трещины, заполненные щепочками.

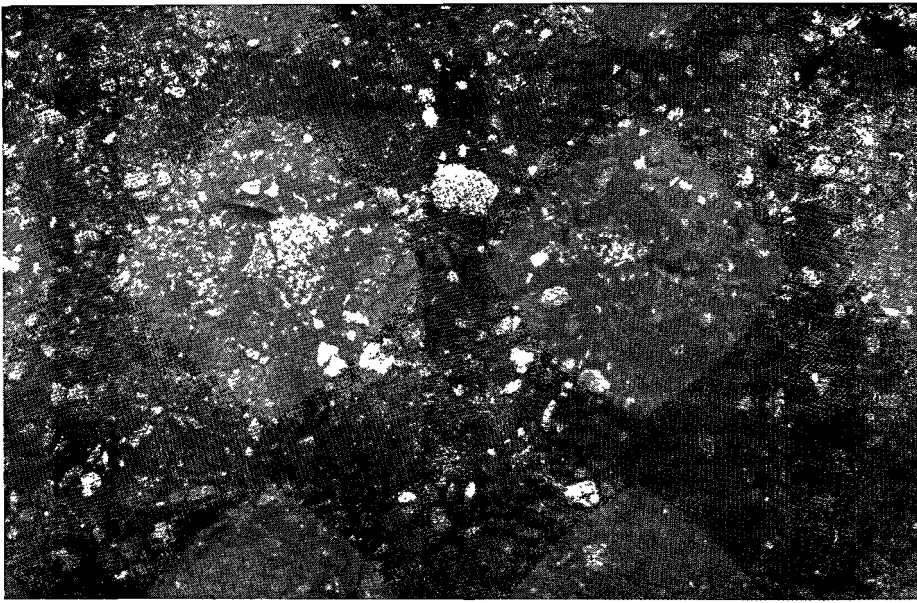


Рис. 12. Мохово-лишайниковая группировка с куртинно-подушечным распределением растительности (участок 4).

ния здесь еще куртинно-подушечный, но потенциально уже полигонально-сетчатый (рис. 9—11). К моховым подушкам приурочены и дерновинки цветковых *Cerastium regelii*, *Stellaria edwardsii*, а также мелкие подушки лишайника *Stereocaulon rivulorum*, т. е. формируются зачатки микроценозов. Мхи, поселяясь в трещинах, постепенно расширяют и углубляют их, особенно в местах стыка, где образуются широкие подушки обратнопирамидальной формы. В нижней части таких подушек мы не обнаружили следов торфообразования, но отметили небольшое накопление мелкозема. Моховая дернина легко выпимается из трещин, и ее связность с грунтом незначительна. Несмотря на очень слабую эдификаторную роль растений в столь экстремных условиях, происходит постепенное видоизменение среды.

На легких суглинках с небольшим содержанием щебня и мелкой трещиноватостью развиваются мохово-лишайниковые группировки (участок 4) с диффузным распределением куртин цветковых и синузий споровых растений. Поверхность грунта чуть выпуклая, разбита на небольшие полигоны диаметром 10—20 см 4—6-угольной формы (рис. 12). Трещины неглубокие, забиты щебнем. Общее покрытие растительности 15—20%. Мхи и лишайники равномерно распределены по площади и формируют небольшие подушки диаметром 5—10 см и высотой 2—3 см. Наиболее обилен из лишайников *Stereocaulon rivulorum*. Плотные корочки на голом грунте образуют слоевища *Cladonia pocillum*, а также *Pannaria pezizoides*. Рыхлые подушки образуют *Encalypta streptocarpa*, *Ditrichum flexicaule*, более плотные — *Bryum tortifolium*, *Racomitrium canescens*, шпалерная форма типична для *Orthothecium chryseum*. Цветковые (8—10 видов) единично рассеяны по площади: *Cerastium regelii* и *Stellaria edwardsii* образуют мелкие плотные подушки. Все растения в основном приурочены к стыкам трещин, но подушки здесь не смыкаются. Рисунок трещиноватости грунта не определяет узора растительного покрова (рис. 13, 14). Это один из широко распространенных вариантов пустынных сообществ с хорошей жизненностью всех компонентов.

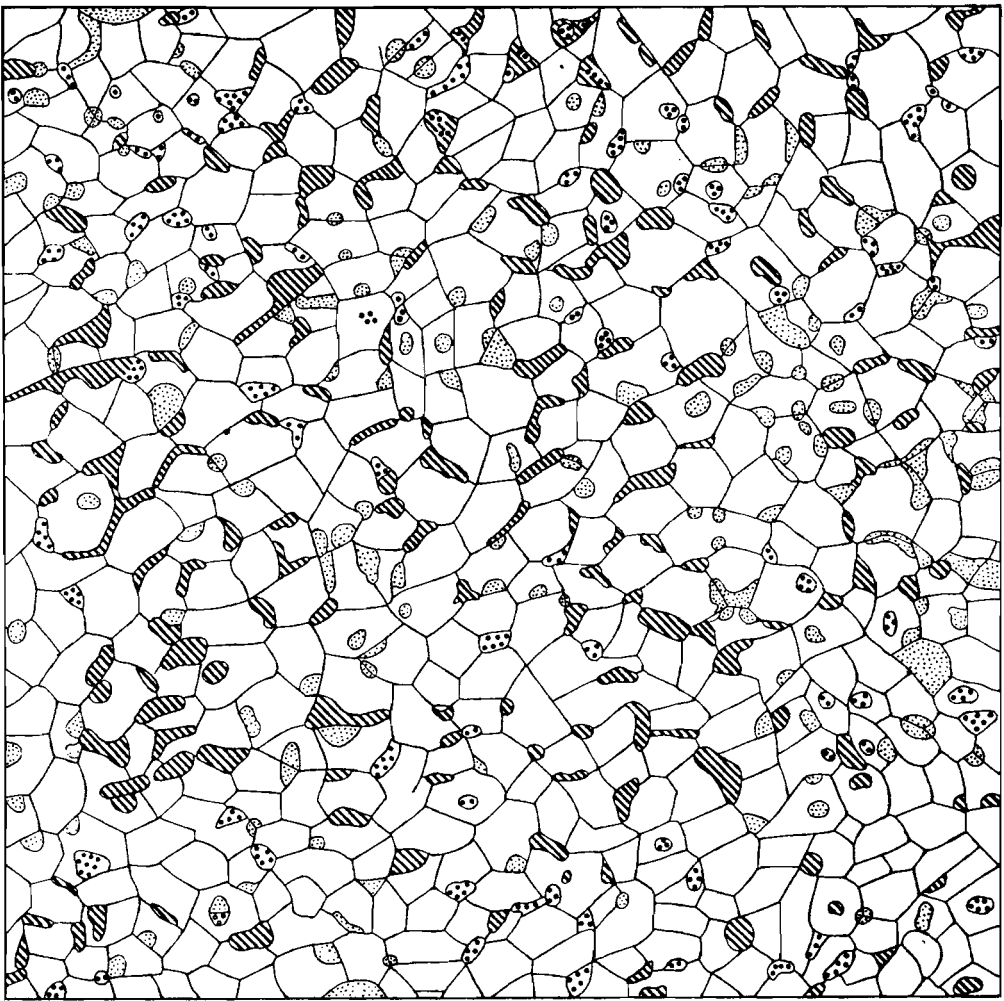


Рис. 13. Горизонтальная структура растительности мохово-лишайниковой группировки с куртинно-подушечным распределением растительности (участок 4). Размер площадки 5×5 м.

1 — голый грунт; 2 — моховая дернина; 3 — лишайники; 4 — цветковые растения; 5 — трещины в грунте.

Сходное (куртинно-подушечное) распределение растительности отмечается и на более влажных участках с крупнопolygonальным растрескиванием. Диаметр polygonов 50—60 см. Доминируют мхи, наиболее обильен *Orthothecium chryseum*. Лишайников мало. К подушкам мхов часто приурочен *Alopecurus alpinus*.

На более сухих участках с таким же polygonальным растрескиванием доминируют *Thamnolia subuliformis* и *Cetraria cucullata*. Общее покрытие до 40% (лишайники — 30%, мхи — 10%, цветковые — 1%). Обилие этих двух видов может несколько изменяться, преобладает то один, то другой (рис. 15). Лишайники чаще приурочены к трещинам, при этом даже такой вид, как *T. subuliformis*, образует скопление типа плотной дернины. Небольшие полусферические подушки образуют *Cetraria delisei*, *C. islandica* var. *polaris*, плоские скопления округлой формы — *Dactylina madreporiformis*. *Cetraria cucullata* рассеяна более или менее равномерно. Мхи

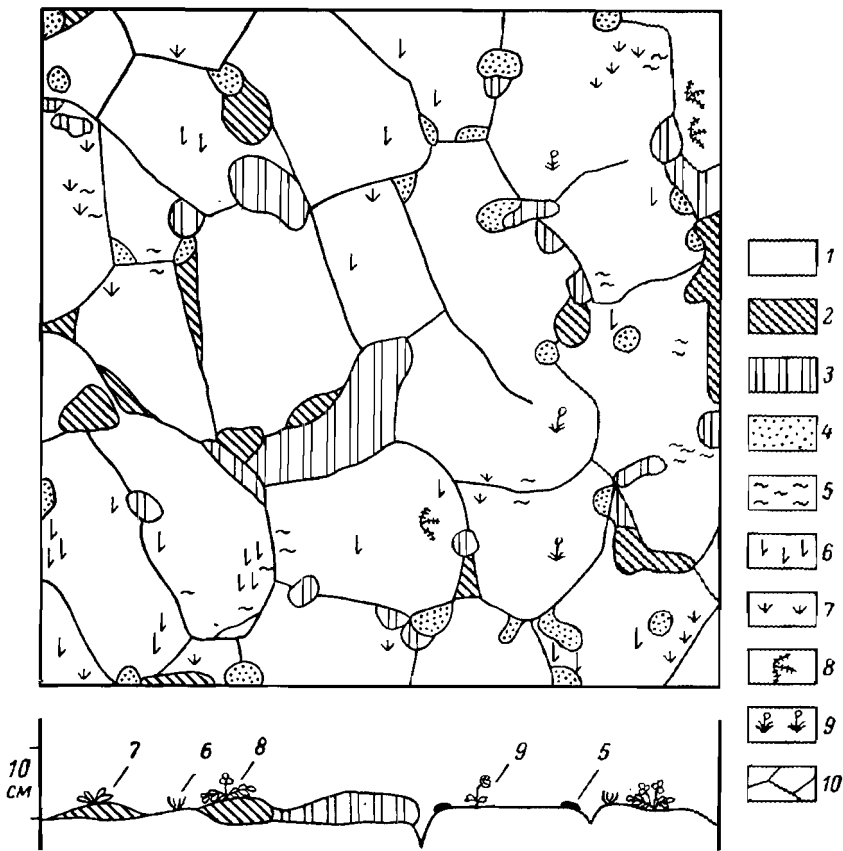


Рис. 14. Горизонтальная и вертикальная структура мохово-лишайниковой группировки с куртинно-подушечным распределением растительности (участок 4). Горизонтальная проекция 1×1 м.

1 — голый грунт; 2 — *Orthothecium chryseum*; 3 — *Bryum tortifolium*; 4 — *Stereocaulon rivularum*; 5 — *Thamnotia subuliformis*; 6 — *Phippsia algida*; 7 — *Cerastium regelii*; 8 — *Saxifraga oppositifolia*; 9 — *Saxifraga cernua*; 10 — трещины, заполненные щебнем.

(*Aulacomnium turgidum*, *Orthothecium chryseum*, *Ditrichum flexicaule*, *Dicranoweisia crispula*) образуют мелкие подушки. Цветковые (5 видов) единичны. Несмотря на довольно высокое покрытие, растительность не образует замкнутых полос вдоль трещин и характер распределения остается куртинно-подушечным.

На средних и тяжелых суглинках, чаще приуроченных к депрессиям рельефа и потому довольно влажных летом и укрытых снегом зимой, развиваются моховые и мохово-лишайниковые группировки с полигонально-сетчатым распределением растительности. По горизонтальной структуре они ближе к полигонально-пятнистым сообществам подзоны арктических тундр, по составу видов не отличаются от описанных выше группировок с куртинно-подушечным распределением. Поверхность грунта разбита на полигоны 50—60 см в поперечнике, в свою очередь покрытых сетью мелких неглубоких трещин, забитых щебнем. Растительность приурочена к крупным трещинам и образует относительно широкие полосы, которые не всегда смыкаются, поэтому покров не полностью связный. Характер трещиловатости грунта лишь отчасти определяет рисунок растительности. Общее покрытие 30—40%, преобладают мхи и лишайники. Эти группировки обычно монодоминантны.

Наиболее часты группировки с доминированием *Orthothecium chryseum* (рис. 16). Мхи заполняют трещины, ширина моховых полос 10—20 см, в стыках трещин они расширяются, принимая вид треугольников. Тол-

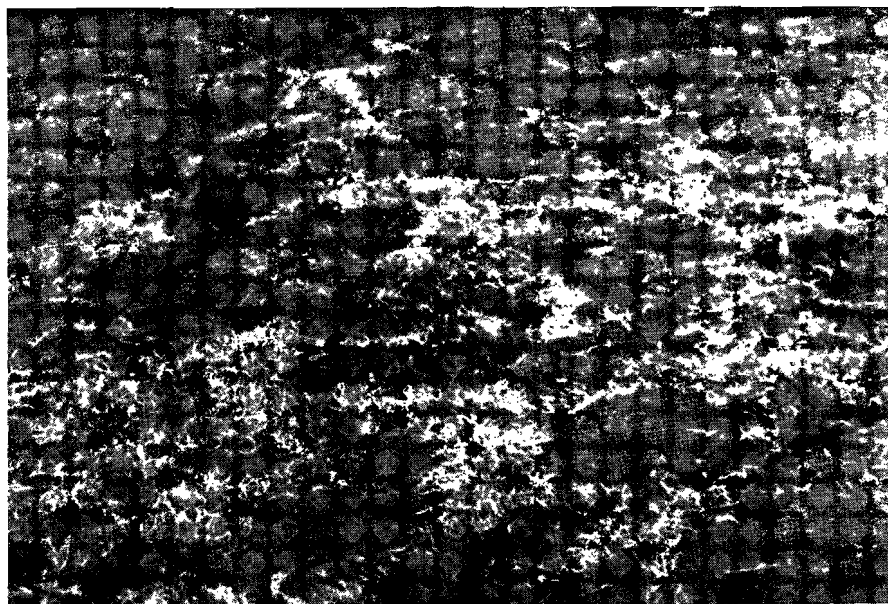


Рис. 15. Лишайниковая группировка с доминированием *Thamnolia subuliformis*.

щина моховой дернины 6—10 см, торфа пет. Середина моховой дернины сложена *Ditrichum flexicaule*, а основная масса по краям — *Orthothecium chryseum*. Еще два вида — *Bryum tortifolium* и *Drepanocladus uncinatus* — встречаются единично. Лишайников мало, но *Stereocaulon rivulorum* образует заметные подушки. Цветковые также малочисленны, но в заметном обилии присутствует *Alopecurus alpinus*. Этот вид в данном районе почти всегда растет вместе с *Orthothecium chryseum*. Поверхность грунта на полигонах практически лишена растительности: встречаются единичные лишайники, корочки водорослей.

В более влажных участках встречаются лишайниково-моховые сообщества с доминированием *Aulacomnium turgidum* (участок 1). Характер трещиноватости, рисунок растительного покрова и общее покрытие сходны с предыдущим. Трещины заполнены *A. turgidum* (рис. 17). Поскольку этот вид имеет иную форму роста, чем *Orthothecium chryseum* (он образует высокие рыхлые подушки, а не шпалеру), моховая дернина образует приподнимающийся бордюр вокруг пятен голого грунта. Заметные вкрапления образует *Rhacomitrium lanuginosum*, остальные мхи единичны. Состав лишайников несколько богаче, чем в группировках с *Orthothecium chryseum*, и они играют более заметную роль в сложении покрова, особенно *Thamnolia subuliformis*, *Stereocaulon rivulorum*, *Psoroma hypnorum*, *Pannaria pezizoides*, *Ochrolechia frigida*. Из цветковых наиболее обильны *Deschampsia glauca*, *Stellaria edwardsii*, *Phippsia algida*. Все растения приурочены к трещинам и окраинам полигонов (рис. 18, 19). Центральная часть лишена растений, отсутствуют даже корочки слизистых лишайников.

В более сухих участках формируются группировки с преобладанием лишайников, которые подобно мхам образуют почти смыкающиеся сети по трещинам. Основные ценозообразователи в таких сообществах *Thamnolia subuliformis* и *Cetraria cucullata*.

В местах, где застаивается влага, образуются мочажины, напоминающие лужи, глубина воды в них менее 10 см, некоторые в середине лета пересыхают. В таких мочажинах может вообще не быть высших растений, либо есть те же мхи, что и в окружающих группировках (особенно *Aula-*

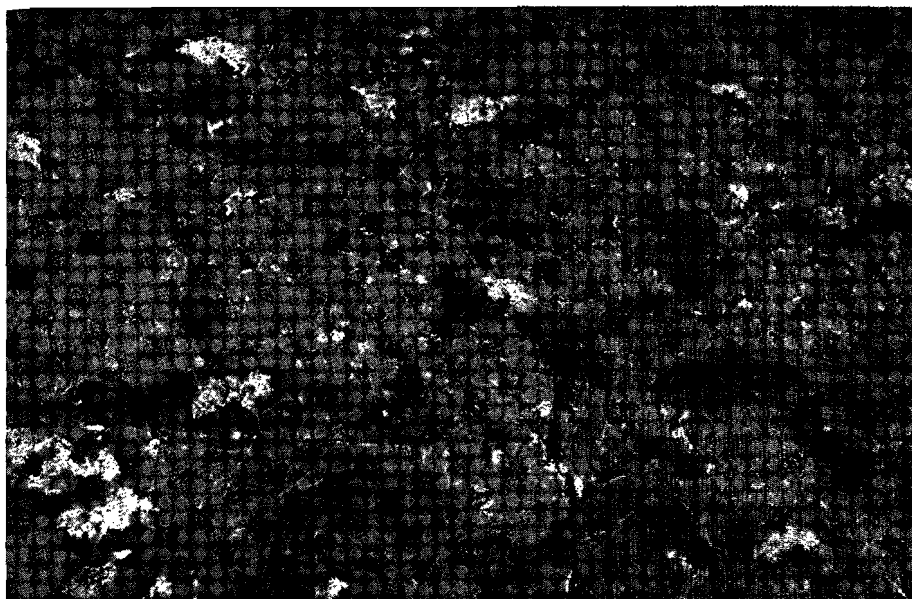


Рис. 16. Лишайниково-моховое сообщество с доминированием *Orthothecium chryseum*.

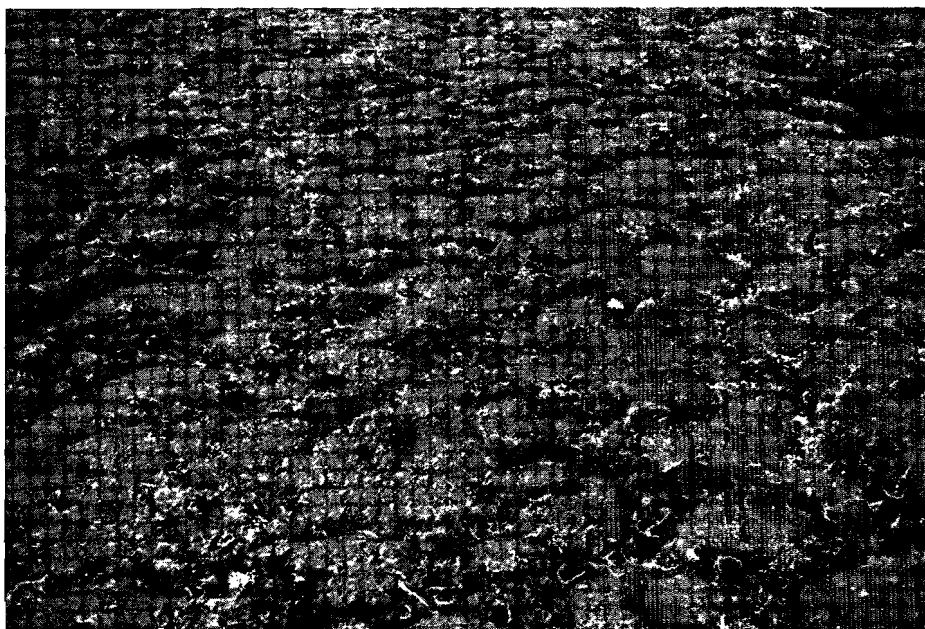


Рис. 17. Лишайниково-моховое сообщество с доминированием *Aulacomnium turgidum* (участок 1).

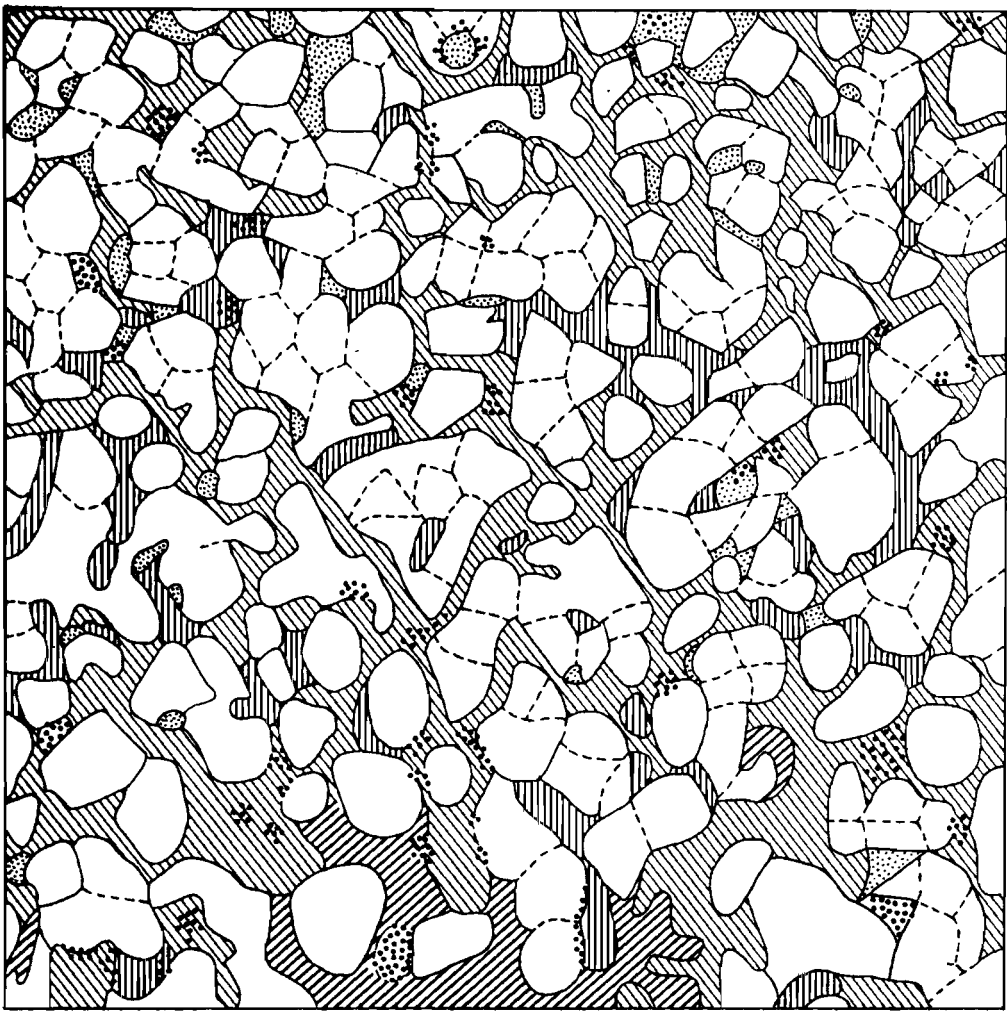


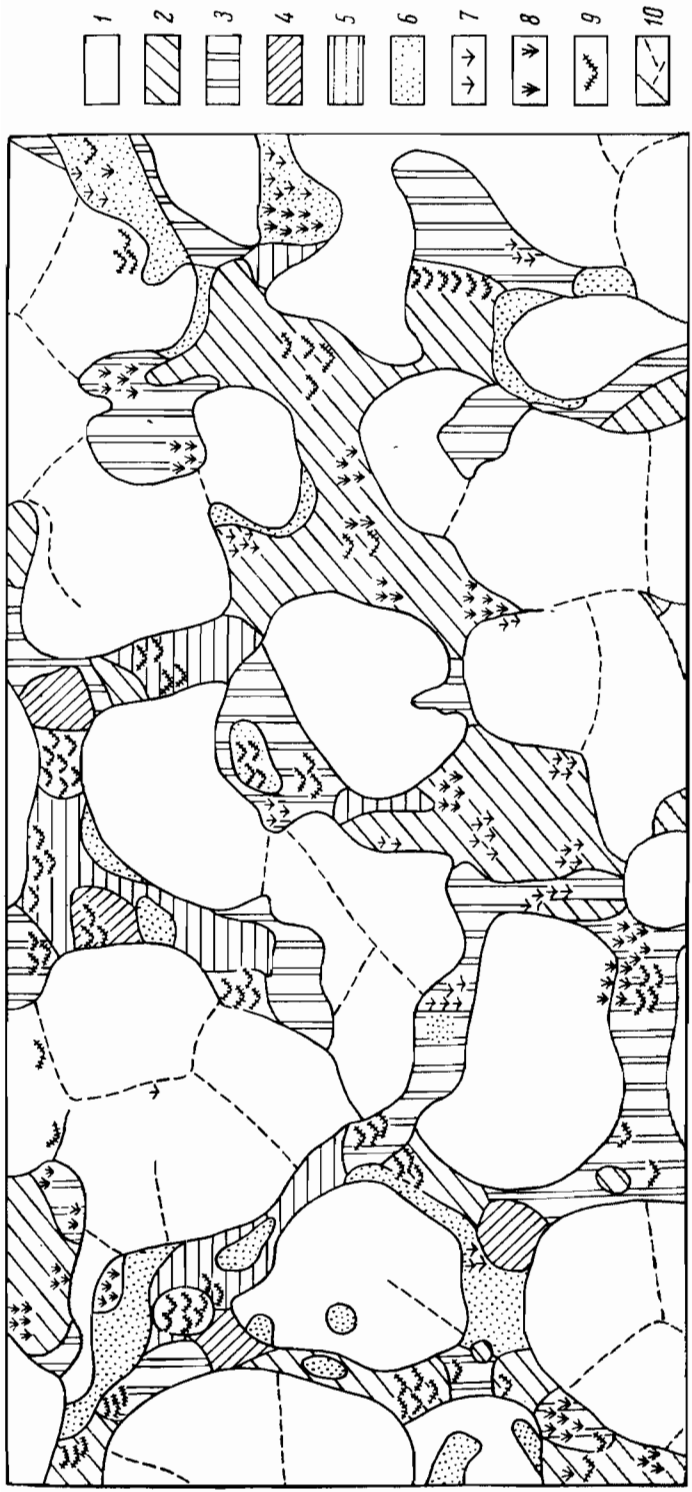
Рис. 18. Горизонтальная структура лишайниково-мохового сообщества с доминированием *Aulacomnium turgidum* (участок 1). Размер площадки 5×5 м.

1 — голый грунт; 2 — *Aulacomnium turgidum*; 3 — отмирающая дернина; 4 — *Rhacomitrium lanuginosum*; 5 — лишайники; 6 — цветковые растения; 7 — трещины усыхания.

comnium turgidum), но в угнетенном состоянии: идет процесс вымокания и постепенного их отмирания. Иногда происходит замена более влаголюбивым *Calliergon sarmentosum*, но и он угнетен. Наличие избыточной влаги в полярных пустынях отрицательно сказывается на жизнедеятельности растений.

Интразональные группировки со специфическими почвенными и микроклиматическими условиями, такие, как болота или разнотравно-злаковые луговины на южных склонах, не развиты. Хотя и имеются обширные площади с подтоком воды и переувлажненные в летний период, т. е. условия, в которых в тундровой зоне формируются болота, такие участки лишены высших растений. На южных склонах отмечены несколько большая сомкнутость моховой дернины и большее обилие разнотравья, но виды последнего не образуют зарослей, как в луговинах.

Таковы основные растительные группировки на м. Челюскин.



- 1
- 2
- 3
- 4
- 5
- 6
- 7
- 8
- 9
- 10

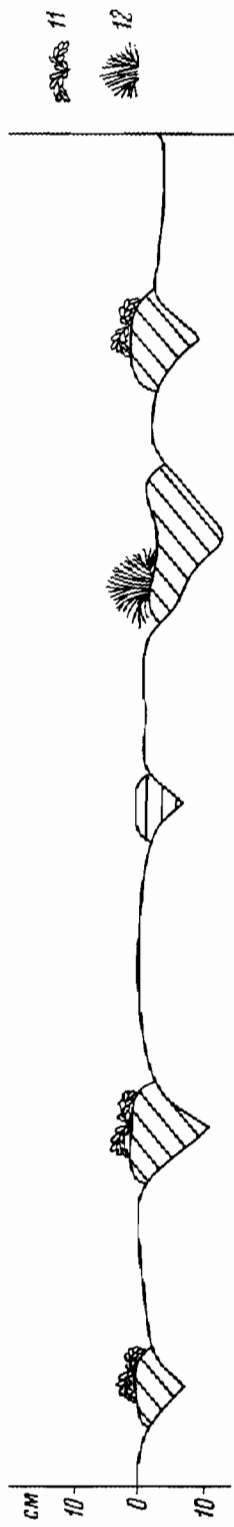


Рис. 19. Горизонтальная и вертикальная структура лишайниково-мохового сообщества с доминированием *Ailacomnium turgidum* (участок 1). Размер площадки 1×2 м.
 1 — голый грунт; 2 — *Ailacomnium turgidum*; 3 — *Rhacomitrium lanuginosum*; 4 — *Polytrichum alpinum*; 5 — *Tomeohypnum nitens*; 6 — *Роговая курочка*; 7 — *Ceratium regelii*; 8, 12 — *Deschampsia glaciosa*; 9, 11 — *Stellaria edwardsii*; 10 — трещины, заполненные щербом.

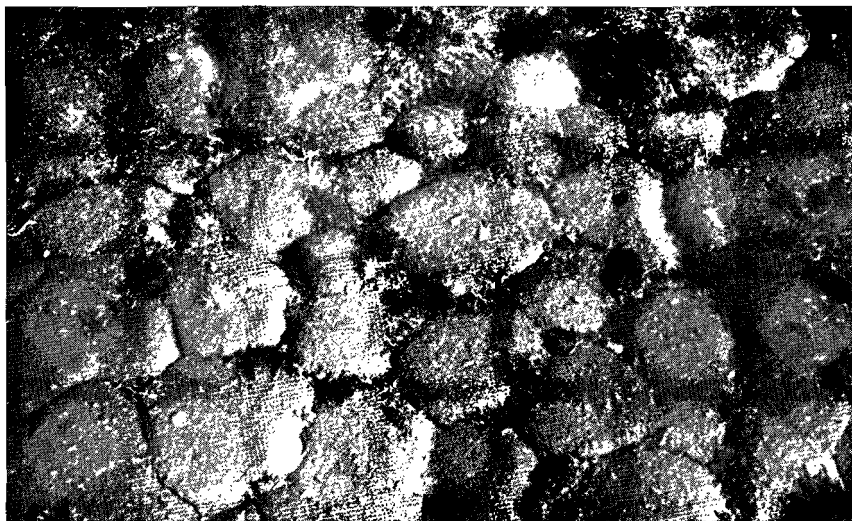


Рис. 20. Полигональная суглинистая пустыня на месте долгого лежания снега.

Бедность флоры и разреженность растительного покрова в районе м. Челюскин иногда объясняют не суровостью климата, а высокой щебнистостью грунта и многочисленными выходами коренных пород.

Здесь уместно заметить, что тот факт, что собственно плакорные местообитания (дренированные равнины с суглинистыми и глинистыми почвами с умеренной заснеженностью) занимают небольшие площади, относится к характерным особенностям ландшафта зоны полярных пустынь. Это объясняется тем, что «здесь крайше медленно идет химическое выветривание, а отчасти и потому, что благодаря криогенной сортировке грунтов крупные обломки пород всегда оказываются в верхнем слое» (Александрова, 1971 : 17). С последним явлением мы столкнулись при рытье почвенной траншеи на участке с большим количеством щебня на поверхности. Грунт, казавшийся сухим, плотным и щебнистым, при вскрытии траншеи поплыл, так как был насыщен влагой и почти полностью лишен щебня. Наши исследования показали, что на одинаковых по щебнистости участках могут развиваться группировки с совершенно различной сомкнутостью. Так, на доломитовой гряде отмечены участки, как почти лишенные растительности, так и сообщества с самой высокой (60%) сомкнутостью покрова. Точно так же на суглинках имеются все переходы от совершенно голых пустынь до группировок с куртинно-подушечным и полигонально-сетчатым распределением.

Более существенными факторами, влияющими на развитие растительности, на наш взгляд, являются спелый покров и влажность поверхностного слоя почвы. Наличие первого (зимой) способствует формированию более сомкнутого покрова, избыток второго (летом) ведет к его деградации (рис. 20). Слабо влияет на состав и распределение растительности состав пород. Одинаковые группировки лишайников и мхов отмечены на выходах глинистых алевролитов, в зоне обоживания железисто-карбонатных сланцев и кварца. Одинаковые бордюрные группировки *Cetraria delisei*, *C. islandica* var. *polaris* характерны для доломитов и алевролитов.

Основные черты состава и структуры растительности полярных пустынь были сформулированы В. Д. Александровой (1957, 1974), описание полярных пустынь на островах Ледовитого океана и в Антарктиде дано в книге Е. С. Короткевича (1972). Все признаки полярных пустынь север-

ного полушария, как биотические, так и абиотические, приводимые данными авторами, присущи ландшафтам м. Челюскин. Но поскольку м. Челюскин — едипственный материковый район, относимый к зоне полярных пустынь, непосредственно граничит с тундровой зоной, не все они развиты в типичном виде, растительность по составу и структуре отчасти имеет переходный характер между тундровой и полярнопустынной. Так, здесь имеются участки с достаточно сомкнутым покровом за счет развития моховой дернины, но в отличие от тундр цветковые растения, в частности кустарнички *Salix polaris*, *Dryas punctata*, столь характерные для подзоны арктических тундр, остаются крайне малочисленными.

Самый существенный фактор, ограничивающий развитие растений, особенно цветковых, в полярных пустынях, — минимум тепла. Адаптивных возможностей цветковых растений не хватает для перенесения суровых условий настолько, чтобы участвовать в сложении растительного покрова наравне со споровыми, как это еще наблюдается в подзоне арктических тундр. В полярных пустынях они полностью утрачивают свое доминирование. В этом отношении граница по изотерме июля 2° имеет, на наш взгляд, примерно такое же значение, как изотерма 10°, совпадающая с пределом распространения деревьев. В обоих случаях это — рубежи распространения: в первом — «макрофитов» в мире цветковых растений, во втором — самих цветковых растений — «макрофитов» в растительном мире. Проведение такой аналогии, вероятно, несколько спорно, но очевидно то, что тенденция сначала к резкому сокращению участия цветковых растений, а затем и к почти полному их исчезновению наиболее заметно начинается проявляться именно к северу от изотермы июля 2°. В полярных пустынях цветковые растения хотя и встречаются, но уже не образуют сомкнутого покрова ни в надземной, ни в подземной части, растут одиночно, заметно уменьшаются размеры особей. «Миниатюризация» жизни (Матвеева, Чернов, 1976) в полярных пустынях проявляется не только в том, что более крупные формы организмов замещаются более мелкими, но уменьшаются размеры особей и самих крупных представителей различных групп. Все это приводит к тому, что средообразующая роль растительности, и цветковых особенно, резко снижается.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Вопросы разграничения арктических пустынь и тундр как типов растительности. — В кн.: Делегатский съезд ВБО (9—15 мая 1957 г.). Тез. докл. IV. Секция флоры и растительности, 2. Л., 1957, с. 3—9.
- Александрова В. Д. Принципы зопального деления растительности Арктики. — Бот. журн., 1971, 56, 1, с. 3—21.
- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. — Л., 1977. 188 с. (Комаровские чтения, XXIX).
- Бирюля А. Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири. — Зап. Акад. наук, сер. VIII, физ.-мат. отд., 1907, 18, 2, с. 1—153.
- Бялыницкий-Бирюля А. Отчет о ботанических исследованиях за летний сезон 1901 г. — Изв. Акад. наук, 1902, 16, 5, с. 226—227.
- Геоботаническая карта СССР. М. 1 : 4 000 000. М., 1954.
- Геоботаническая карта СССР. М. 1 : 15 000 000. М., 1964.
- Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.—Л., 1935, 142 с.
- Короткевич Е. С. Растительность Северной Земли. — Бот. журн., 1958, 43, 5, с. 644—663.
- Короткевич Е. С. Полярные пустыни. Л., 1972. 420 с.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—312.
- Самбук Ф. В. Краткий очерк растительности Таймыра. — В кн.: Проблемы Арктики. I. Л., 1937, с. 127—153.
- Таймыр-Североземельская область. Под ред. Р. К. Сиско. Л., 1970. 373 с.
- Kjellman F. R. Die Phanerogamenflora der Sibirischen Nordküste. — In: Die wissenschaftlichen Ergebnisse der Vega-Expedition. 1. Leipzig, 1883, S. 94—139.

О. М. П А Р И Н К И Н А

МИКРОФЛОРА ПОЧВ ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЬ МЫСА ЧЕЛЮСКИН

(Центральный музей почвоведения им. В. В. Докучаева, Ленинград)

Сведения о микрофлоре почв высокоширотных районов Арктики весьма отрывочны (Крисс, 1947, 1948; Говоруха, 1960; Сушкина, 1960, 1963; Артамонова, 1963). На м. Челюскин, представляющем собой крайнюю северную материковую часть земного шара и относимом согласно геоботаническому районированию к зоне полярных пустынь (Лесков, 1947; Сочава, Городков, 1956; Александрова, 1969; 1971; Матвеева, Черпов, 1976), микрофлора почвешного покрова до настоящего времени не изучалась. Между тем подобные исследования представляют несомненный интерес как в сравнительно-географическом аспекте, так и с точки зрения изучения влияния экстремальных условий на жизнедеятельность микроорганизмов почвы.

В настоящей работе излагаются результаты микробиологических наблюдений, проведенных летом 1974 г. на пяти стационарных участках в районе м. Челюскин.

Количественные исследования микрофлоры проводились с помощью общепринятых методов посева на питательные среды и прямого счета микроорганизмов в почвенных суспензиях. На основании ежедневного количественного учета бактерий определялся размер сезонной продукции микроорганизмов (Парипкина, 1973, 1974). Структура микробценозов полярнопустынных почв изучалась методом капиллярной микроскопии Перфильева и Габе.¹

Исключительная суровость климатических условий в районе м. Челюскин, краткость вегетационного периода, незначительное оттаивание грунта в течение лета, низкие среднесуточные температуры воздуха (+1.5°) и почвы (+2÷+4°), отсутствие сомкнутого растительного покрова и ничтожное поступление опада в почву являются причинами значительного падения количества и обеднения качественного состава микробного населения почв.

Общее количество микроорганизмов, учитываемое при прямом микроскопировании почвенных суспензий, меняется от типичных тундр до полярных пустынь следующим образом:

типичные тундры	2—4·10 ⁹ /г почвы
арктические тундры	1.2—1.8·10 ⁹
полярные пустыни	0.4—0.9·10 ⁹ .

¹ При идентификации синезеленых, зеленых и диатомовых водорослей большая помощь была оказана Н. В. Сдобниковой (БИН АН СССР) и З. М. Глезер (ВСЕГЕИ), которым автор выражает глубокую признательность.

Сезонная бактериальная продукция также падает от 1.4% от веса почвы в типичных тундрах до 0.02% в полярных пустынях (см. статью Паринкиной «Продуктивность микрофлоры различных почв Таймыра как критерий их биологической активности» в наст. сборнике).

Как и в почвах тундровой зоны (Паринкина, 1971, 1974), основную массу микрофлоры в полярных пустынях составляют бактерии, подавляющее большинство которых сконцентрировано в поверхностных горизонтах (табл. 1), что связано с уменьшением с глубиной доступного органического субстрата. В экстремных условиях полярных пустынь при ничтожном поступлении растительного опада постоянным источником органики в почве являются водоросли, также в основном сосредоточенные в поверхностных горизонтах.

В целом уменьшение количества микроорганизмов с глубиной следует за содержанием органического углерода (табл. 1).

В почвах рассматриваемой зоны очень незначительно относительное количество бактерий, использующих органический азот. Это обусловлено ничтожным количеством органических остатков, поступающих в почву в течение года. Практически нет даже сезонного увеличения опада.

Характер трофических потребностей микрофлоры исследованных почв представлен в табл. 2 и выражен через отношение количества микроорганизмов, вырастающих на бедной по составу питательных веществ почвенной вытяжке, лишенной азота среде Эшби и содержащем соединении минерального азота крахмало-аммиачном агаре, к числу микроорганизмов, вырастающих на богатой органическим азотом среде (мясо-пептонный агар).

В полярнопустынных почвах преимущественно развивается олиготрофная флора и микроорганизмы, использующие минеральный азот. Последнее обстоятельство, кажущееся парадоксальным в условиях тундровой зоны, объясняется химическими свойствами почв полярных пустынь. Их характерная особенность — крайне узкое отношение $C : N$, колеблющееся в пределах 10 : 1—15 : 1. Лишь под моховой дерниной оно возрастает до 23 : 1. Между тем известно, что консервация органического вещества начинается лишь при критическом значении $C : N$ около 20 : 1—25 : 1. Более узкое отношение $C : N$ способствует минерализации азота.

Таким образом, значительное развитие бактерий, использующих минеральный азот, в почвах полярных пустынь м. Челюскин происходит в условиях, благоприятствующих минерализации азота органических остатков, поступающих в почву. Об этом процессе свидетельствует также то, что отношение количества микроорганизмов, вырастающих на крахмало-аммиачном агаре, к количеству бактерий, вырастающих на МПА, возрастает в почве под растениями. Это показывает, таким образом, что органические остатки не консервируются, а подвергаются минерализации.

Несомненно, что в исключительно суровых условиях рассматриваемого района процесс минерализации идет крайне медленно. Вместе с тем отсутствие торфонакопления, частично обусловленное малой величиной опада и медленным приростом биомассы, свидетельствует о том, что процессы минерализации органических остатков преобладают над их консервацией.

Среди бактерий, принимающих участие в азотном балансе почв, группа аммонификаторов наиболее широко представлена в местах, обогащенных остатками растений (торфянистые затеки и прослойки, корочки лишайников с сипезеленым фикобионтом, почва под дерниной мха).

Нитрифицирующие бактерии обнаруживаются редко и в весьма незначительных количествах, что свидетельствует о крайне низкой концентрации или полном отсутствии нитратов. Поэтому возможность процесса денитрификации является весьма проблематичной, несмотря на присутствие в большинстве почв денитрифицирующих бактерий, для которых процесс восстановления нитратов не является обязательным.

Место наблюдений	рН		Гумус по Тюрину, %	Общий азот, %	C : N	Плесневые грибы	Актиномицеты
	H ₂ O	KCl					
Лишайниково-аулакомпиевая полигональная группировка тундрового типа: полигон, 0—2 см	5.8	4.8	2.01	0.11	10.6	0.016±0.01	1.0
	5.9	5.4	3.28	0.08	23.6	0.02±0.004	—
	6.1	5.1	2.06	0.08	15.7	0.03±0.02	—
Камнеломково-лишайниково-моховая полигональная группировка тундрового типа: полигон, 0—3 см	7.9	7.1	5.92	0.22	15.6	0.25±0.023	—
			Не определялись			0.05±0.02	—
			Не определялись			0.04±0.004	—
торфянистый затек под полигон, 15—20 см	7.6	7.1	Не определялись			0.18±0.02	—
			Не определялись			0.18±0.02	—
торф под <i>Orthothecium chryseum</i> , 1—3 см			Не определялись			0.18±0.02	—
			Не определялись			0.18±0.02	—
Лишайниково-моховая щебнистая полигональная пустошь: полигон, 0—2 см	7.2	6.2	1.45	0.08	10.5	0.12±0.012	—
	6.9	6.4	1.35	0.12	6.5	0.01±0.001	—
Мохово-лишайниковая щебнистая мелкоземная пустошь: полигон, 0—2 см	7.0	6.3	2.16	0.11	11.5	0.26±0.06	—
						—	—
						—	—
						—	—
8—20 см	7.8	6.7	1.97	0.18	6.3	—	—
	7.8	6.8	1.96	0.16	7.1	—	—
30—47 см						—	—
						—	—
почва под темной коркой лишайника с синезеленым фикобактериотом, 0—2 см	7.0	6.2	2.19	0.11	11.5	0.01±0.005	—
			Не определялись			0.27±0.04	—
почва из-под <i>Stereocaulon rivulorum</i> , 1—3 см			Не определялись			0.27±0.04	—
			Не определялись			0.27±0.04	—
почва из-под <i>Orthothecium chryseum</i> , 1—3 см			» »			0.31±0.03	—
			» »			0.31±0.03	—
почва из-под <i>Rhacomitrium lanuginosum</i> , 1—3 см			» »			0.26±0.03	—
			» »			0.26±0.03	—
Лишайниковая группировка на выходах алевролитов: щебнистый грунт без растительности, 0—5 см			» »			1.0±0.02	—
			» »			1.0±0.02	—
мелкозем из-под разрастающих мхов под покровом <i>Cetraria delisei</i> , 1—2 см			» »			0.28±0.02	5.6
			» »			0.28±0.02	5.6

П р и м е ч а н и е. «—» означает, что микроорганизмы не обнаружены. Данные химического анали

Анаэробный фиксатор азота — *Glostridium pasteurianum* — обнаружен почти во всех почвах. Наибольшее развитие его отмечалось под разрастающимися мхов *Orthothecium chryseum* и *Rhacomitrium lanuginosum* и в обогащенном органикой торфянистом затеке.

Известное значение в азотном балансе почв имеют олиговитрофильные бактерии, способные улавливать незначительные количества аммиака и связанного азота. Некоторые представители этой группы способны фиксировать атмосферный азот (Мишустина, 1955; Федоров, Калишинская, 1959, 1960).

Целлюлозоразлагающие бактерии в почвах м. Челюскин не обнаружены.

Количество плесневых грибов выражается в десятых и сотых долях процента от общего количества микроорганизмов.

Бактерии								
на агариво-важной почвенной вытяжке	используящие микро-разный азот	олигонитрофилы	использующие органический азот	аммонифицирующие	индоловый азот-фиксатор	нитрифицирующие	денитрифицирующие	молочно-кислые
в тысячах на 1 г воздушно-сухой почвы								
42 ± 5 22 ± 4 19 ± 1	114 ± 18 108 ± 35 52 ± 11	131 ± 21 47 ± 15 14 ± 2	53 ± 2 21 ± 2 22 ± 6	1.5 0.95 7.5	0.025 0.25 0.025	— 0.025 0.025	0.45 — 0.06	0.25 0.25 0.45
900 ± 130 251 ± 21	1410 ± 150 296 ± 28	1160 ± 190 268 ± 6	730 ± 90 215 ± 3	45.0 25.0	0.045 0.045	0.020 Следы	0.25 0.025	0.40 2.50
1230 ± 150 760 ± 51	1890 ± 380 Не опред.	650 ± 240 2050 ± 270	1400 ± 300 300 ± 34	750 ± 0 750 ± 0	0.75 0.025	0.025 Следы	0.15 2.50	25.00 2.50
84 ± 13 64 ± 5	111 ± 6 107 ± 21	134 ± 14 90 ± 8	87 ± 8 78 ± 14	7.5 0.2	0.06 0.025	— —	0.06 —	0.95 0.45
600 ± 17 75 ± 6 43 ± 5	Не опред. » » » »	980 ± 70 175 ± 16 42 ± 6	271 ± 70 174 ± 52 28 ± 7	250.0 45.0 9.5	— — —	0.25 0.025 —	0.95 — —	1.5 2.0 0.45
1450 ± 220	Не опред.	590 ± 43	106 ± 5	450.0	—	0.025	4.5	2.0
1550 ± 240	3730 ± 506	4220 ± 124	139 ± 26	25.0	0.045	—	2.5	0.95
650 ± 53	1560 ± 280	1600 ± 170	139 ± 30	45.0	0.095	—	0.95	4.5
352 ± 18	1380 ± 110	1010 ± 41	157 ± 23	15.0	0.095	—	0.95	2.5
10.0 ± 11 570 ± 21	Не опред. 3600 ± 27	4 ± 1 2600 ± 50	4 ± 0.5 75 ± 20	2.5 15.0	— 0.045	— —	— 0.15	0.003 0.20

за почв получены М. В. Чугуновой.

Несмотря на нейтральную реакцию большинства почв исследованного района, актиномицеты почти отсутствовали во всех изучавшихся почвах. Некоторое количество их отмечено лишь в лишайниково-моховой группировке на выходах алевролитов (участок 5) под сплошным покровом *Cetraria delisei*, образовавшим своего рода укрытие для мхов, где сформировался слой мелкозема. Отсутствие актиномицетов вряд ли возможно объяснить лимитирующим воздействием низких температур, ибо эти организмы неоднократно обнаруживались в почвах тундровой зоны и иногда в значительных количествах (Крисс, 1947; Супкина, 1960). Бедность полярно-пустынных почв азотом и отсутствие активного процесса преобразования органических веществ являются, вероятно, основными контролирующими факторами развития актиномицетов.

Т а б л и ц а 2

Трофические потребности микрофлоры полярнопустынных почв м. Челюскин

Участок наблюдений	ПА * МПА	К-А * МПА	Эпби * МПА
Лишайниково-аулакомниевая полигональная грушировка тундрового типа, 0—2 см	0.8	2.2	2.5
Торф в трещине под мхом <i>Aulacomnium turgidum</i>	2.1	—	2.0
Камнеломково-лишайниково-моховая полиго- нальная грушировка тундрового типа, полигон, 0—2 см	1.2	1.9	1.6
20—25 см	1.2	1.4	1.2
торфянистый затек под полигон, 15—20 см	0.9	1.3	—
торф под <i>Orthothecium chryseum</i>	1.5	—	6.8
Лишайниково-моховая щербнистая полигональ- ная пустыня, 0—2 см	0.97	1.3	1.5
15—20 см	0.8	1.4	1.2
Мохово-лишайниковая щербнистая мелкоземная пустыня, 0—2 см	3.7	—	2.2
30—47 см	1.4	—	1.3
Почва под темными корками лишайника с сине- зеленым фикобактером, 0—2 см	13.7	—	5.6
Почва под <i>Stereocaulon rivulorum</i> , 1—3 см	11.1	27.0	32.6
Почва под <i>Orthothecium chryseum</i> , 1—3 см	4.7	13.6	11.5
Почва под <i>Rhacomitrium lanuginosum</i> , 1—3 см	2.2	8.7	6.4
Почва под коркой водорослево-лишайникового сообщества, 1—3 см	35.0	15.0	26.0

* ПА — почвенный агар, К-А — крахмало-аммиачный агар, МПА — мясо-пептонный агар.

Особенностью микрофлоры почв м. Челюскин является не только уменьшение общих количественных показателей, но и изменение характера развития популяции микроорганизмов. В почвах типичных тундр кривая развития микроорганизмов имеет в течение вегетационного периода несколько ярко выраженных пиков численности, обусловленных высокой скоростью размножения микроорганизмов в определенные периоды вегетационного сезона (Паринкина, 1973, 1974). Количество микроорганизмов за сравнительно короткий срок возрастает в сотни раз. В полярных пустынях кривая развития бактерий носит более спокойный характер: количество бактерий возрастает не более, чем в 10—20 раз. Это связано как с общим нарастанием суровости окружающей среды, так и с незначительным поступлением в почву органики.

Характерной особенностью микрофлоры рассматриваемых почв является крайне незначительная стимуляция развития микроорганизмов в зоне роста растений. Парадоксальное на первый взгляд, это явление объясняется характером растительного покрова полярных пустынь, где основная роль принадлежит мхам и лишайникам. Как мхи, так и лишайники образуют характерные полусферические подушки, которые почти не прикрепляются к грунту и благодаря ничтожному отторжению биомассы существенно не изменяют свойств почвы. Лишь в одном случае была отмечена заметная стимуляция развития микрофлоры в мелкоземе под мхом, растущим в специфических условиях своеобразной живой теплицы, образованной обширными разрастаниями лишайника *Cetraria delisei*:

Место наблюдений	Коэффициент вариации, %
Арктические тундры	
Под куртиной <i>Dryas punctata</i>	50.1
Под куртиной <i>Novosieversta glacialis</i>	79.7

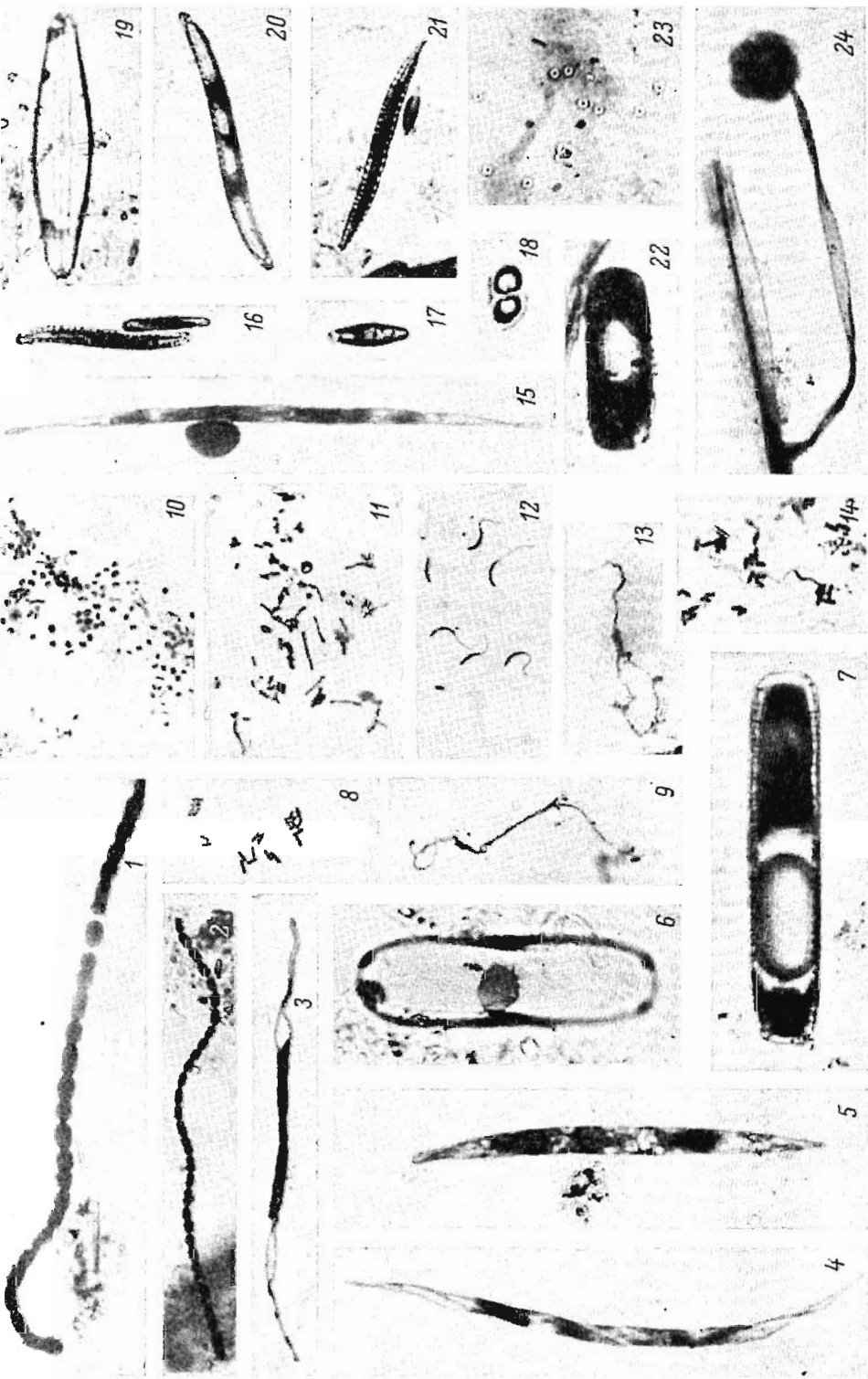


Рис. 1. Характерные компоненты микробного пейзажа поверхностного горизонта почвы (0—3 см) полигона лишайниково-аулакомниевой полигональной группировки тундрового типа. Увел. $\times 1000$.

1, 2 — *Anaxilena* sp.; 3, 4, 15 — *Varridiolena* sp., *Alixis trochaema* sp., *Hyaloglyphidium* sp.; 5 — *Synedra* sp.; 6, 7, 17, 22 — диатомовые водоросли из класса *Pennatorhysaceae*; 8, 10, 11, 14 — различные представители бактериальной флоры; 9, 13 — *Melantherium* sp.; 12 — *Stylobacter* sp.; 16, 20, 2 — диатомовые водоросли из сем. *Nitzschia-seae*; 18 — клетки синезеленых водорослей класса *Chroococcophyceae*; 19 — *Navicula* sp.; 23 — кокковидные клетки с капсулой; 24 — спороносные клетки плесневелого гриба.

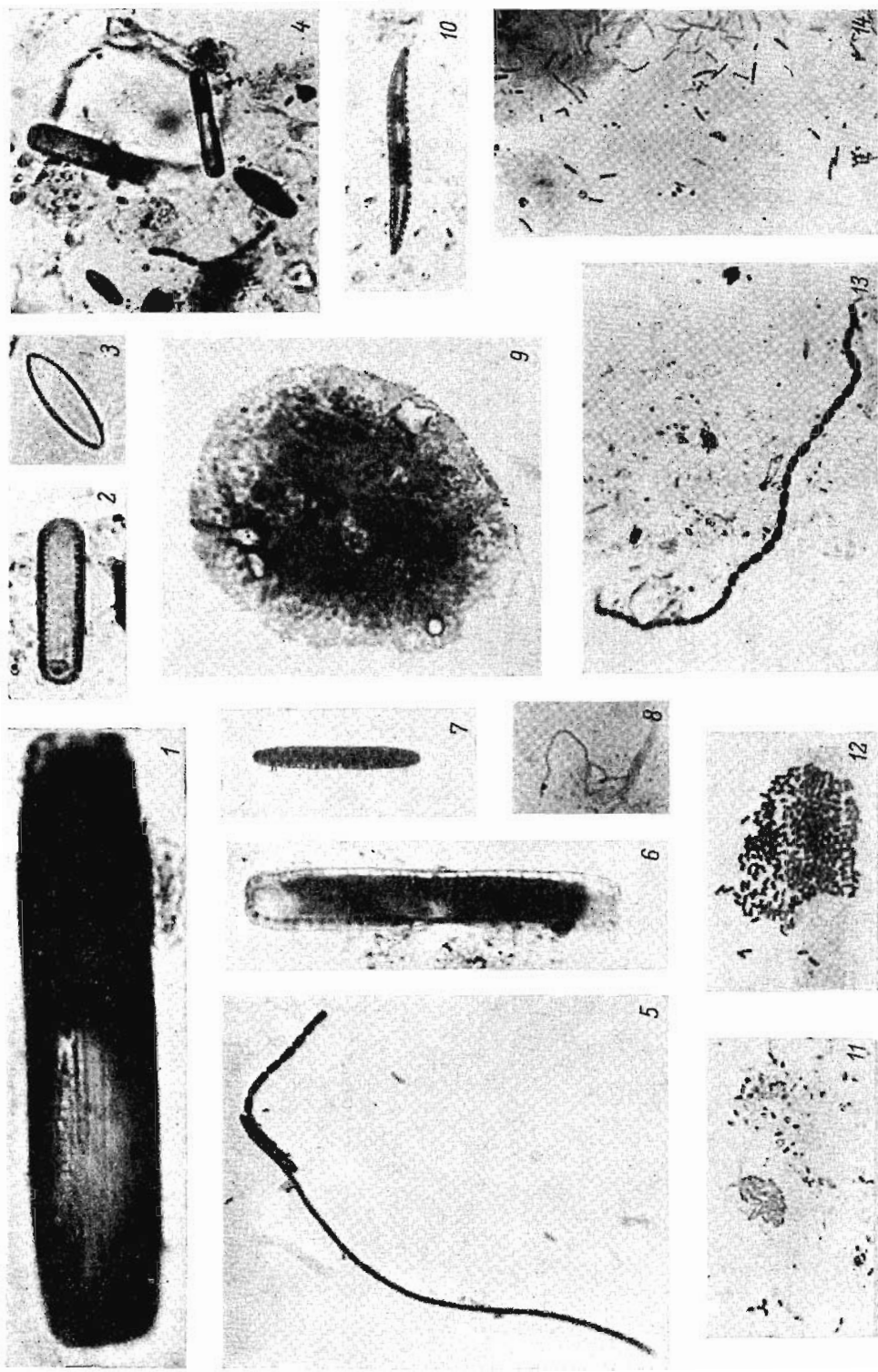


Рис. 2. Микробный пейзаж поверхностного горизонта почвы (0—3 см) полигона камнеомково-липайниково-моховой полигональной группировки тундрового типа. Увел. $\times 1000$.

1 — диатомовые водоросли из класса *Pennatorhysceae*; 2—4 — диатомовые водоросли из класса *Pennatorhysceae*; 5, 13 — *Anabaena* sp.; 6, 7 —

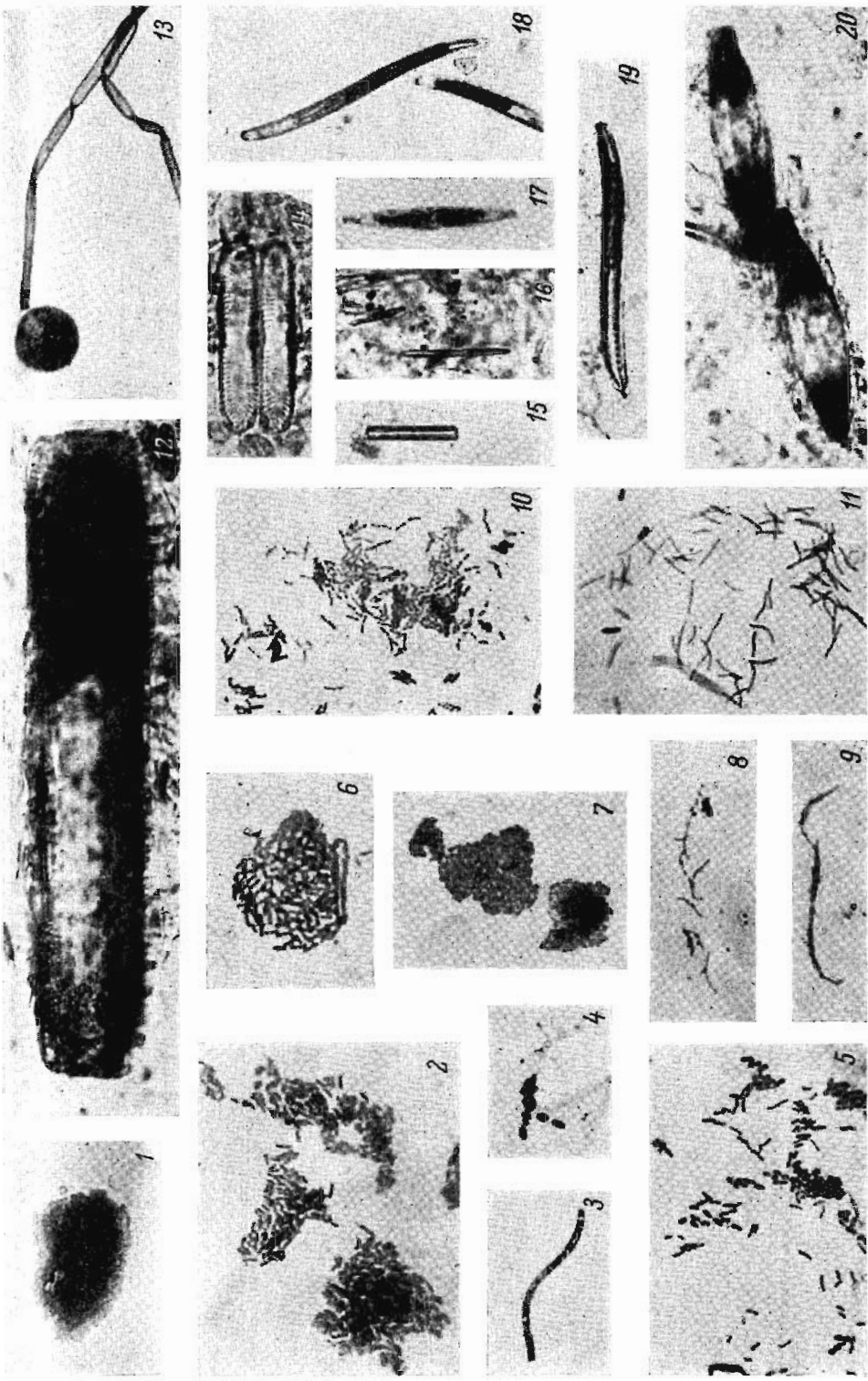


Рис. 3. Микробный пейзаж поверхностного горизонта почвы (0—2 см) полигона лишайниково-моховой щельистой полигональной пустыни .Увел. $\times 1000$.

1—7, 10, 11 — характерные компоненты бактериальной флоры; 8 — микробактерии; 9 — прокариомитеты; 12 — диатомовые водоросли из класса *Pennatorhysseae*; подпорядка *Diatrybaleae*; 13 — спороншение плесневого гриба; 14—17, 20 — диатомовые водоросли из класса *Pennatorhysseae*; 18, 19 — диатомовые водоросли из сем. *Nitzschaceae*.

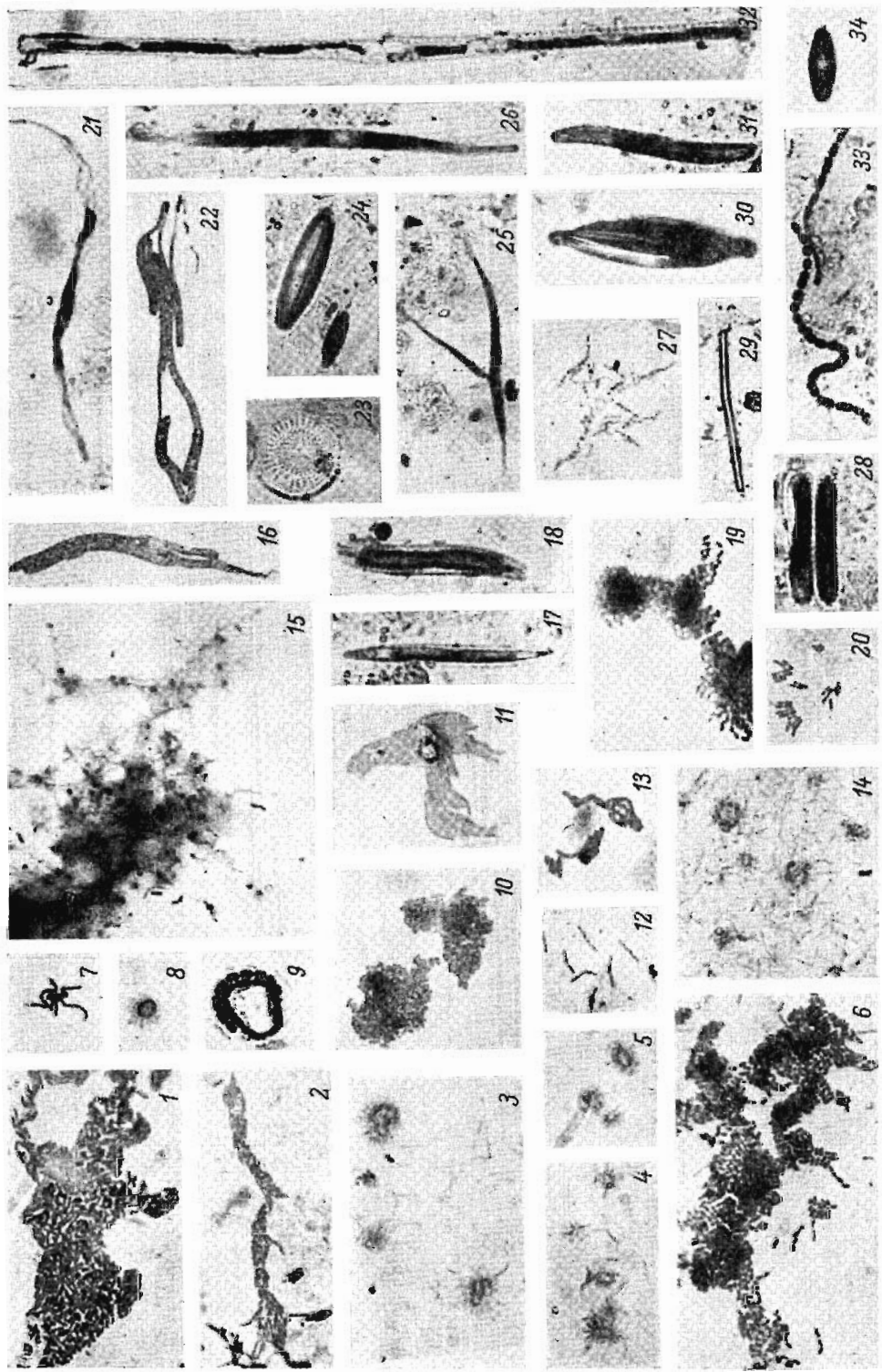


Рис. 4. Характерный микроценоз верхнего горизонта почвы (0—3 см) полигона мохово-лишайниковой щепиной мелкоземной пус- тыни. Увел. X 1000.

1, 2, 6, 7, 9—11, 13, 16, 19, 20, 27 — наиболее распространенные представители бактериальной флоры; 3—5, 8, 14 — микроорганизмы неясной природы; 12 — микобактерии; 15 — организм из сем. *Actinopterygaceae*; 17, 18, 31 — диатомовые водоросли из сем. *Nitzschaceae*; 21 — почвенные водоросли; 22 — *Ficoides* sp.; 23 — *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz.; 24, 30 — *Navicula* sp.; 25 — нитчатые водоросли из отряда *Chlorophyta*; 26 — диатомовые водоросли; 28, 29, 32, 34 — диатомовые водоросли из класса *Pennatorhysaceae*; 31 — диатомовые водоросли из сем. *Leptoclethraceae*.

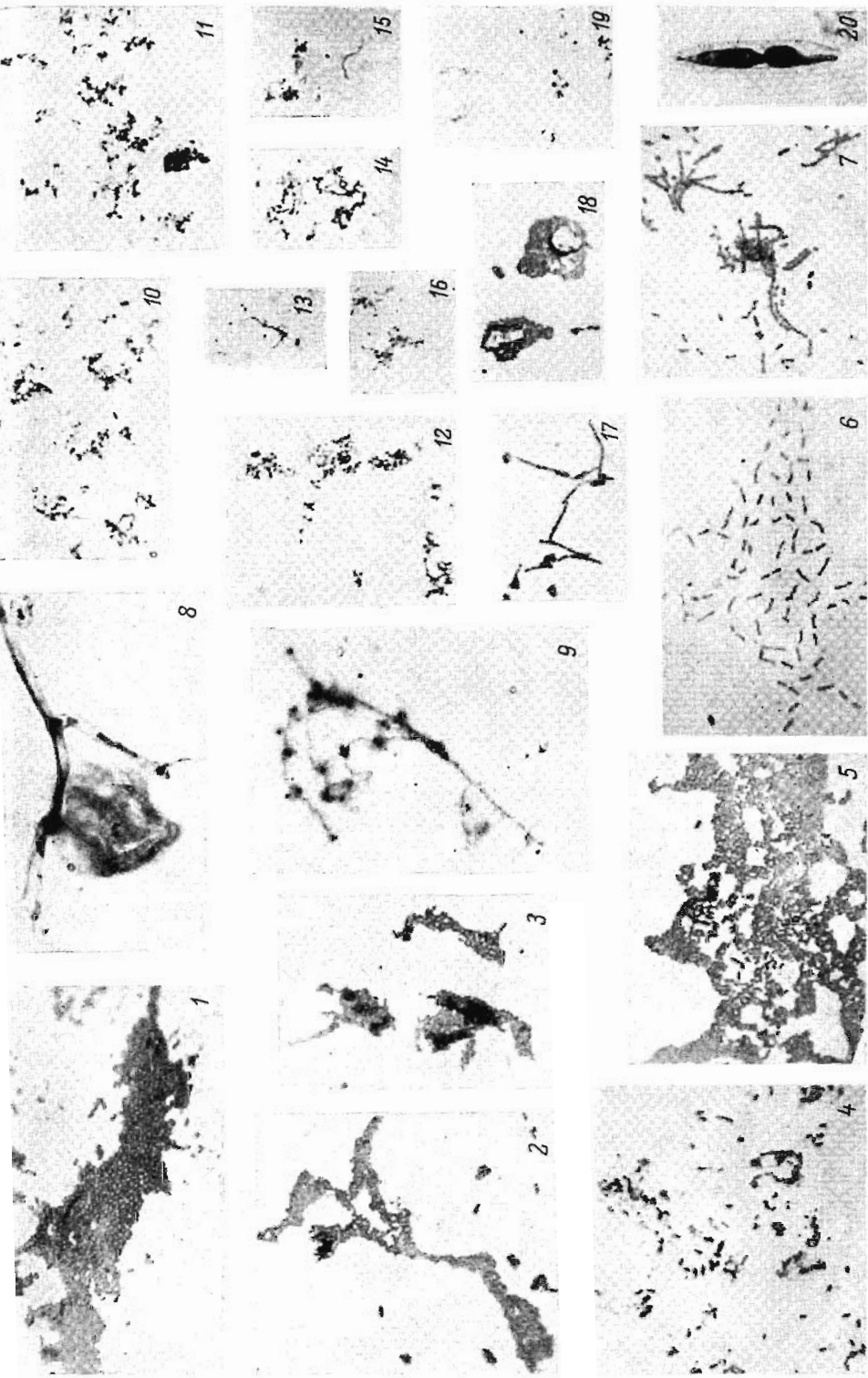


Рис. 5. Характерный микробный пейзаж поверхностного горизонта почвы (0—3 см) щебнистого участка, лишённого растительности. Увел. $\times 1000$.

1—7, 17 — типичные компоненты бактериальной флоры; 8 — мицелий плесневого гриба у минеральной частицы; 9 — организм из сем. *Actinomycetaceae*; 10—16, 19 — *Metallogenium* sp.; 18 — скопление бактериальных клеток у минеральных почвенных частиц; 20 — диатомовая поперёк класса *Pennatorhizaceae*.

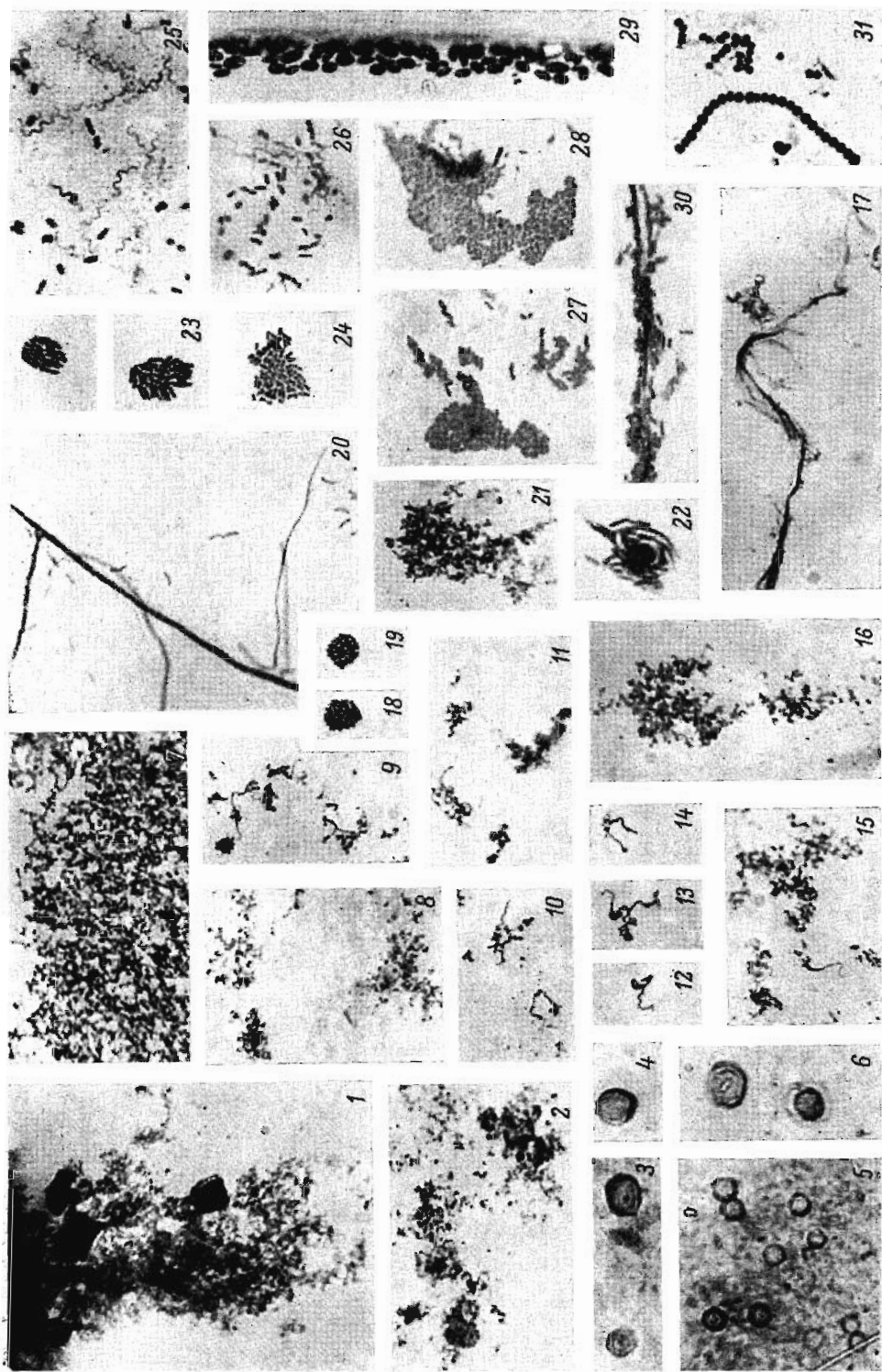


Рис. 6. Типичные компоненты микробного пейзажа под коркой накишного лишайника *Lecidea gamulosa*. Увел. $\times 1000$.

1, 2, 7-16, 21 — *Metatogonum* sp.; 3-6 — *Siderosarsa* sp.; 17 — мицелий неизвестной дрожжи; 18, 19, 22-24, 26-28 — типичные представители бактериальной флоры; 20 — *Flexibacter* sp.; 25 — *Callionella* sp.; 29 — почвенные дрожжи; 30 — скопление бактериальных клеток у грифа плесневого гриба; 31 — *Arabis* sp.

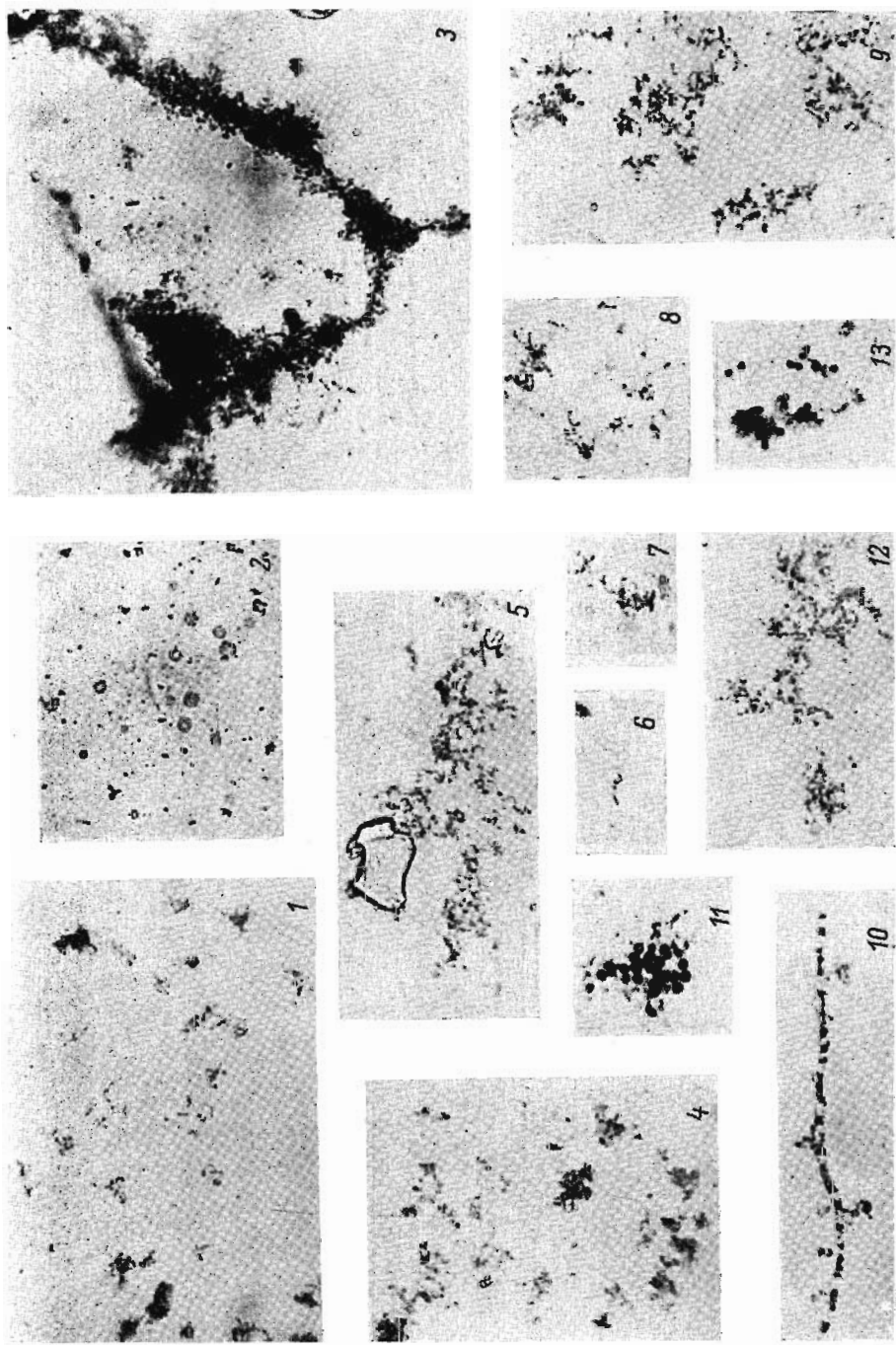


Рис. 7. Микробный пейзаж почвы под разрастаниями лишайника *Stegoscydon givilogit*. Увел. $\times 1000$.

1, 3—9, 12 — *Metallogenium* sp.; 2 — *Siderospora* sp.; 10 — мицелий плесневых грибов; 11 — синезеленые водоросли; 13 — клетки синезеленых водорослей и *Metallogenium* sp.

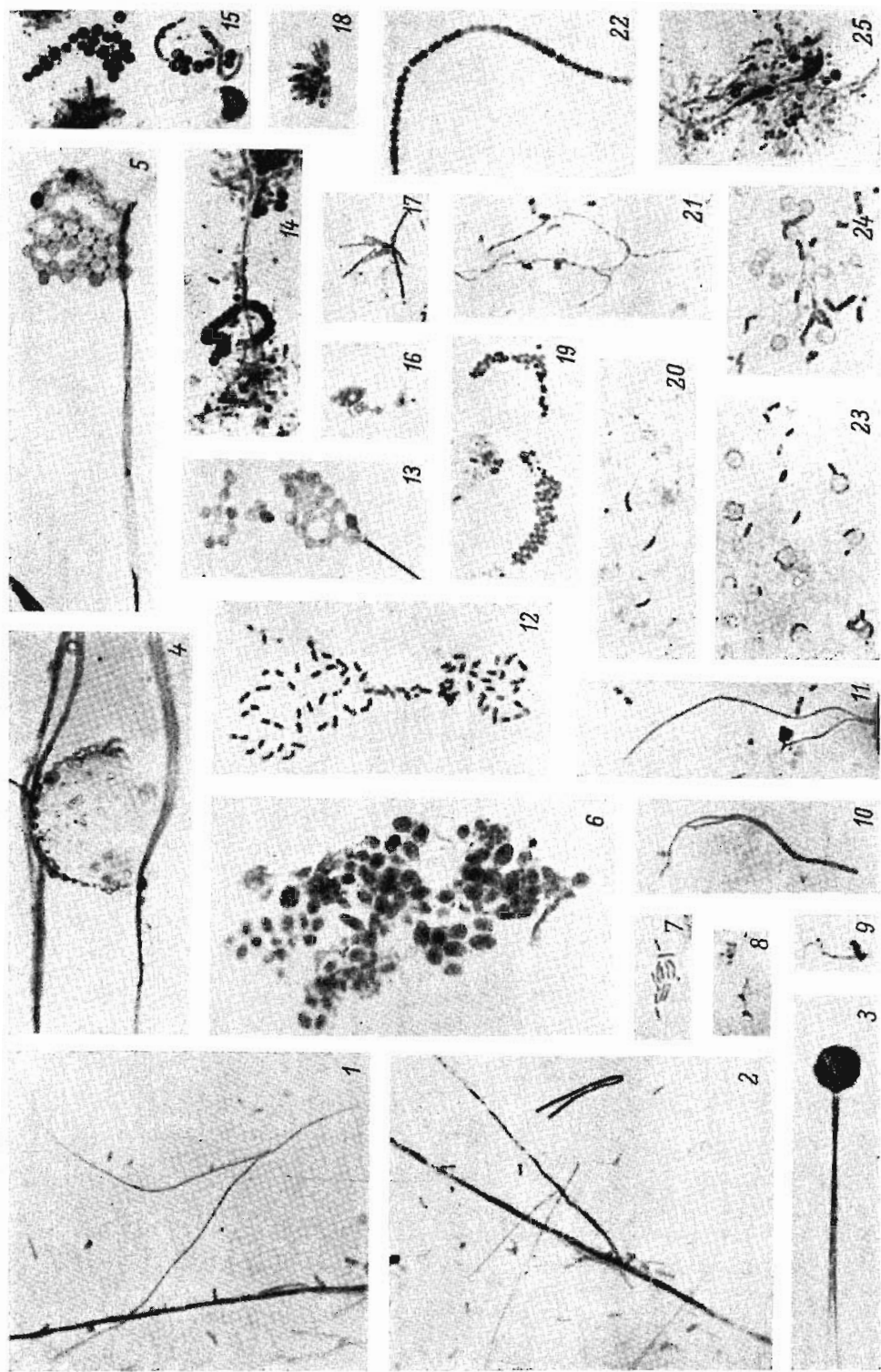


Рис. 8. Компоненты микробного пейзажа мелкозема под разрастаниями мхов под покровом *Cetraria delisei*. Увел. $\times 1000$.

1, 2, 10, 11 — *Fleixibacter* sp.; 3-5, 13 — мигелий и споронии плесневых грибов; 6 — грибы сем. *Eudomycesaceae*; 7, 12, 17 — палочковидные клетки бактерий; 8, 9 — *Metallogentium* sp.; 13 — *Nostoc* sp.; 16 — клетки простейших; 18 — *Characioropsis* sp.; 19 — клетки бактерий; 20 — *Cyanotactis* sp.; 21 — *Siderocapsa* sp.; 22 — *Siderocapsa* sp.; 23 — почвенные волюросы (?).

Полярные пустыни

Под <i>Aulacomnium turgidum</i>	4.9
Под <i>Orthothecium chryseum</i> и <i>Rhacomitrium lanuginosum</i>	12.0
Под <i>Stereocaulon rivulorum</i>	19.0
Под черпой корочкой лишайника с синезеленым фикобионтом	22.0
Под куртиной <i>Deschampsia glauca</i>	5.7
Под разрастаниями мхов под покровом <i>Cetraria delisei</i>	96.0

Изучение характера микробного пейзажа почв позволяет с еще большей определенностью констатировать крайнюю степень обеднения микробноценоза почв зоны полярных пустынь. Почти все исследованные почвы характеризовались исключительно бедным микробным пейзажем и крайне малой плотностью обрастания педоскопов (рис. 1—8). Почти отсутствуют плесневые грибы, актиномицеты, простейшие. В большинстве исследованных биотопов преобладали микроорганизмы, характерные для местообитаний с повышенным увлажнением. Частые туманы способствуют поддержанию высокой влажности приземного слоя воздуха, что паряду с хорошей увлажненностью почв создает условия для широкого распространения водорослей, в частности таких требовательных к наличию влаги в почве, как синезеленые из пор. *Chroococcales* и *Nostocales*, некоторых зеленых питчаток и диатомовых. Из последних отмечены клетки р. *Navicula* (рис. 1, 4), широко распространенного в литорали различного типа пресных водоемов и морей, и других представителей класса *Pennatophyceae* и даже пресноводного планктонного вида *Cyclotella comta* (рис. 4). Значительный удельный вес в микробном пейзаже большинства исследованных почв диатомовых и синезеленых водорослей обусловлен нейтральной или слабощелочной реакцией почвенного раствора. В слабокислой среде лишайниково-моховой группировки на суглинках отмечается значительное развитие зеленых водорослей пор. *Chlorococcales* (рис. 1).

К числу микроорганизмов, приуроченных к местам с повышенным увлажнением, относятся также часто встречающиеся в пейзаже представители р. *Flexibacter*, клетки *Caulobacter* sp., извитые формы бактерий, вибрионы, спирамлы.

Наибольшим флористическим разнообразием отличается микробный пейзаж поверхностного слоя полигона мохово-лишайниковой группировки с куртинно-подушечным распределением дернины (рис. 4). Здесь наряду с разнообразной бактериальной флорой встречается значительное количество диатомовых и синезеленых водорослей, представители сем. *Actinomycetaceae* и др.

Характерной особенностью микробного пейзажа грунта сухого щебнистого биотопа с лишайниковой группировкой из *Cetraria delisei*, *Stereocaulon rivulorum* и *Lecidea ramulosa* является обильное развитие микроорганизмов, аккумулирующих железо и марганец и относящихся к р. *Metallogenium* (рис. 5). Большинство капиллярных капалов педоскопов было покрыто обрастаниями организмов только этого рода, состоящими из редко разбросанных, мелких микроколоний, сравнительно слабо оруденевших или вовсе не оруденевших. Под коркой накипных лишайников *Lecidea ramulosa* и особенно под разрастаниями *Stereocaulon rivulorum* *Metallogenium* sp. становится абсолютно доминирующим организмом в микробном пейзаже. Здесь уже часто наблюдаются его крупные микроколонии, иногда тесно связанные с мицелием плесневых грибов (рис. 6, 7) и в значительной степени оруденевших. Микрохимический анализ показал, что вокруг клеток и нитей *Metallogenium* sp. откладывается гидрат окиси железа. Помимо *Metallogenium* sp. встречается и другой аккумулирующий железо организм из р. *Siderocapsa* (рис. 6).

Под накипными лишайниками и в мелкоземе под мхами под покровом *Cetraria delisei* встречаются в небольшом количестве синезеленые и желто-зеленые водоросли, почвенные дрожжи, клетки простейших, а также нитевидные формы микроорганизмов р. *Flexibacter*, клетки р. *Caulobacter*.

Суммируя вышеизложенное, следует подчеркнуть, что в характере микробного пейзажа, представляющего собой активно развивающуюся часть микрофлоры почвы, с еще большей отчетливостью проявляются наиболее яркие особенности микрофлоры почв зоны полярных пустынь, заключающиеся в резком сокращении численности микроорганизмов по сравнению с тундрами, выпадении ряда характерных группировок почвенной микрофлоры, значительном преобладании в микробценозе микроорганизмов, свойственных местообитаниям с повышенным увлажнением, и в отсутствии стимулирующего влияния растений на микрофлору почвы.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа). — В кн.: Проблемы ботаники. М.—Л., 1969, 11, 2, с. 47—60.
- Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики. — Бот. журн., 1971, 56, 1, с. 3—21.
- Артамонова О. И. Микроорганизмы почв острова Среднего (Северная Земля). — В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М., 1963, с. 260—276.
- Говоруха Л. С. К микрофлоре Земли Франца-Иосифа. — В кн.: Проблемы Арктики и Антарктики. 3. Л., 1960, с. 164—175.
- Крисс А. Е. Микроорганизмы тундровых и полярнопустынных почв Арктики. — Микробиология, 1947, 16, 5, с. 437—448.
- Крисс А. Е. Микроорганизмы почв и морей восточных областей Советской Арктики. — Тр. 2-го Всесоюзного съезда Географ. о-ва, 1948, 2, с. 98—115.
- Лесков А. И. Арктическая тундровая область. — В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.—Л., 1947, с. 14—17.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—312.
- Мишустина И. Е. Олигонитрофильные микроорганизмы почвы. — Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, 1955, 4, с. 110—129.
- Паринкина О. М. К микробиологической характеристике некоторых почв Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 108—115.
- Паринкина О. М. Биологическая продуктивность микрофлоры тундровых почв. — Там же, 2, 1973, с. 58—76.
- (Паринкина О. М.) Parinkina O. M. Bacterial production in tundra soils. — In: Soil organisms and decomposition in tundra. Stockholm, 1974, p. 65—77.
- Сочава В. Б., Городков Б. Н. Арктические пустыни и тундры. — В кн.: Растительный покров СССР. 1. М., 1956, с. 61—138.
- Сушкина Н. Н. Об особенностях микрофлоры арктических почв. — Почвоведение, 1960, 4, с. 57—67.
- Сушкина Н. Н. Специфика роста и спорообразования бактерий в почвах Земли Франца-Иосифа. — В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М., 1963, с. 252—259.
- Федоров М. В., Калининская Т. А. — Азотфиксирующая активность смешанных культур олигонитрофильных микроорганизмов. — Микробиология, 1959, 28, 3, с. 343—351.
- Федоров М. В., Калининская Т. А. — Взаимоотношения между отдельными видами олигонитрофильных бактерий, фиксирующих молекулярный азот в смешанных культурах. — Изв. ТСХА, 1960, 2, с. 125—136.

Ю. И. ЧЕРНОВ, Б. Р. СТРИГАНОВА,
С. И. АНАНЬЕВА, Л. Л. КУЗЬМИН

ЖИВОТНЫЙ МИР ПОЛЯРНОЙ ПУСТЫНИ МЫСА ЧЕЛЮСКИН

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва, Рязанский педагогический институт,
Владимирский педагогический институт)

Задачей зоологических исследований на м. Челюскин, проводимых участниками экспедиции БИН АН СССР летом 1974 г., была комплексная количественная характеристика всех основных групп животных как компонентов сообществ полярной пустыни. В полевых работах приняли участие Б. Р. Стриганова и Ю. И. Чернов. Таксономическая и экологическая обработка двух важнейших групп — коллембол и нематод — проведена С. И. Ананьевой и Л. Л. Кузьминым.

Для сбора и количественного учета разных групп животных использовали обычные методы, примененные нами также в различных районах тундровой зоны. Нематоды учитывали вороночным методом в пробах 0.5—2 г, помещаемых на латунные сита с тонким слоем молочного фильтра. Температура в помещении, где стоял аппарат, весьма сильно колебалась, от 8 до 20°, поэтому пробы выдерживали в течение 2—3 сут.

Коллембол извлекали из проб 5×5 см до глубины встречаемости с помощью вороночного эклектора (воронки из плотной бумаги с верхним диаметром 30 см, диаметром сит 20 см, ячейки сетки 1.5 мм). Всего было 40 воронок, которые помещали в отопляемом помещении. Пробы высушивали без специального подогрева и освещения в течение 4—5 сут. Уползанию коллембол через край препятствовало устройство эклектора: сита с пробами погружали в воронку ниже ее верхнего края и закрепляли на специальных проволочных стержнях таким образом, чтобы они не касались внутренней поверхности воронки.

Почвенные беспозвоночные — энхитреиды и личинки хирономид — учитывали вручную под биноклярной лупой в пробах 5×10 см. Повторность всех учетов была десятикратной. Для сбора подвижных беспозвоночных, связанных с поверхностью грунта, использовали обычные почвенные ловушки: врытые вровень с почвой поллитровые банки.

При учете беспозвоночных ставилась задача полного охвата элементов микро- и нанорельефа полярной пустыни: пятен оголенного грунта, трещин, моховых бордюров и подушек и др. Количественный учет проводили на пяти постоянных площадках с разными нанорельефом, структурой растительности, в частности покрытием (5—60%). На этих площадках делали промеры и картирование элементов, температурные измерения, описание растительности, определение годового прироста, учет беспозвоночных и микрофлоры. Размер каждого участка примерно 100 м².

Для выявления принципиальных особенностей структуры сообществ наиболее важны три варианта полярной пустыни: а) полигональные щел-

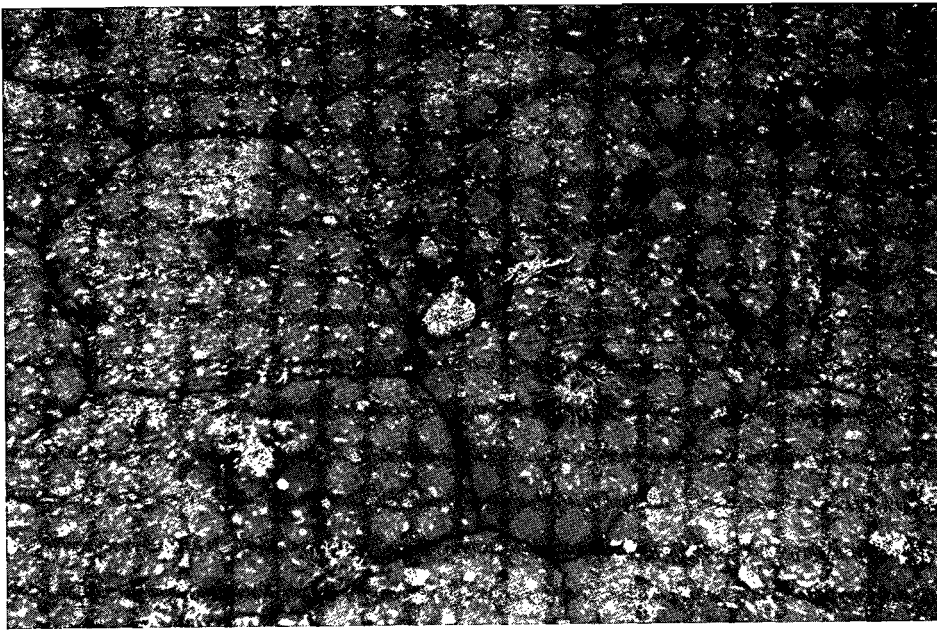


Рис. 1. Полигональная щебнистая пустыня.

нистые участки с покрытием лишайниками и мхами около 5—6% (рис. 1); б) мохово-лишайниковое сообщество с куртинно-подушечным растительным покровом, покрытие до 20% (рис. 2); в) лишайниково-моховое сообщество с полигонально-сетчатым растительным покровом, покрытие до 60% (рис. 3). Первый из них можно рассматривать как крайне пессимальный вариант полярной пустыни, третий — как наиболее продвинутый тип сообщества с некоторыми чертами деградации, второй — как тип сообществ с оптимальной структурой в данном типе климата (Матвеева, Чернов, 1976).

Подробная характеристика пробных площадей и основных типов обследованных сообществ дана в ботанических работах постоянного сборника. Зоологические материалы частично опубликованы (Матвеева, Чернов, 1976; Чернов и др., 1977). В настоящем сообщении приводим все полученные зоологические данные, характеризующие особенности структуры животного населения полярной пустыни.

Сведения о животном мире полярных пустынь до недавнего времени ограничивались преимущественно данными по птицам и млекопитающим (Короткевич, 1972). В литературе имеются многочисленные отрывочные сведения о наземных беспозвоночных высоких арктических широт преимущественно фаунистического характера. Большая часть этих данных к настоящему времени устарела, так как не соответствует современным представлениям о систематике различных групп. В последние десятилетия опубликованы весьма обширные таксономические, фаунистические, биологические и экологические данные по беспозвоночным высоким широт Америки, например о-вов Девон и Элсмир (Mulvey, 1963; Bliss, 1975). Однако разная трактовка понятий «арктическая тундра» и «полярная пустыня» отечественными и зарубежными учеными затрудняет сравнение материалов по арктическим территориям Евразии и Америки. По нашим представлениям, полярнопустынные сообщества, кроме материковых высокогорий, развиты на м. Челюскин, северном острове Новой Земли, на Земле Франца-Иосифа, Северной Земле, островах Де-Лонга; за пределами СССР — на севере Шпицбергепа, в северной части Гренландии, на о-ве Элсмир. Основной физиономический признак полярнопустынных

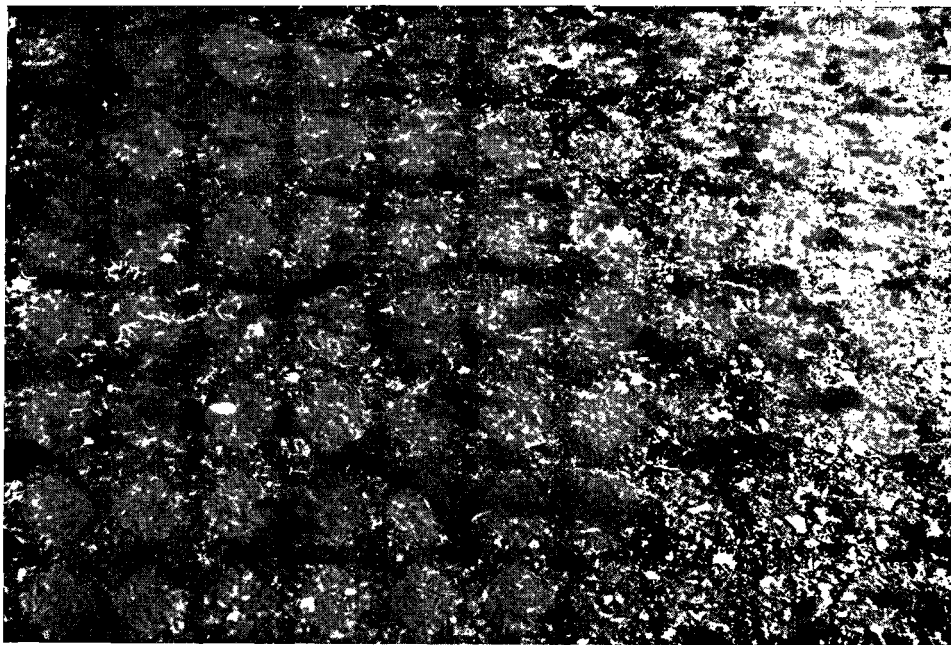


Рис. 2. Вариант полярной пустыни с куртинно-подуечным распределением дернины.

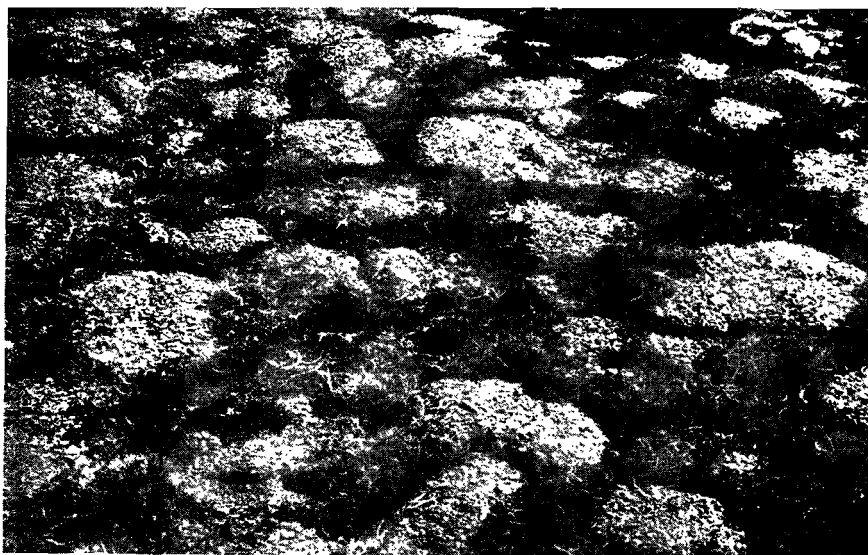


Рис. 3. Вариант полярной пустыни с полигонально-сетчатым распределением дернины.

сообществ: растительность не только не образует сплошного покрова, но и не может развиваться в виде сомкнутых фрагментов достаточной протяженности. Она представлена изолированными куртинами или отдельными растениями среди голого, чаще всего щебнистого, слабо выветрившегося грунта. Почвы также не образуют сплошного покрова. В арктических и типичных пятнистых тундрах оголенные грунты занимают большие площади, но там они всегда окружены сплошными полосами-бордюрами моховой дернины. Почвенный покров сплошной, так как даже на пятнах процессы почвообразования идут весьма интенсивно.

Условия полярной пустыни по отношению к животному миру в целом следует считать ультрапессимальными, что обусловлено в основном двумя факторами: во-первых, недостаточным количеством тепла как такового, т. е. малыми величинами сумм эффективных температур, во-вторых, очень кратким периодом действия эффективных температур. Так, в районе м. Челюскин многолетняя среднелилетняя температура всего 1.4° . Вегетационный период длится 2 мес. Только июль и август имеют положительную среднесуточную температуру.

Температура в верхних горизонтах почвы на $1.5-2^{\circ}$ выше таковой воздуха днем и всего на 0.5° ночью. Можно считать, что жизнедеятельность корней цветковых, почвенных беспозвоночных, микроорганизмов, которые сосредоточены в самих верхних горизонтах, проходит при $+2-+4^{\circ}$ (рис. 4). Моховой покров слабо влияет на суточные колебания температуры, что вполне понятно, поскольку здесь развиты лишь изолированные подушки мхов, которые заполняют трещины. Ширина моховых полос или диаметр подушек не превышает 10 см. Они имеют пирамидообразную форму, их объем резко уменьшается книзу.

Вполне очевидно, что при таких температурных режимах могут существовать лишь две категории животных: во-первых, формы, жестко адаптированные к данным условиям, имеющие специальные приспособления, позволяющие поддерживать метаболизм в этих суровых условиях и заканчивать цикл развития в столь краткие сроки при низких температурах; во-вторых, виды с крайне широкой экологической амплитудой — ярко выраженные эврибиоты и убикисты.

По количеству осадков эти ландшафты вполне оправдывают эпитет «пустынный». Годовое количество выпадающей влаги примерно того же уровня, как и в наших пустынях и полупустынях — 100—250 мм. Однако тепла недостаточно для полного испарения даже этого количества влаги, поэтому влажность грунтов в полярной пустыне относительно высока. Малое количество выпадающего снега (в районе м. Челюскин не более 35 см на водоразделах) обуславливает очень суровые температурные условия в почвогрунтах зимой. Средняя глубина оттаивания в районе наших работ 40 см. В сравнении с типичными тундрами это относительно много, так как там иногда группы оттаивают на меньшую глубину, вследствие того, что сплошной моховой покров оказывает большое теплоизолирующее влияние. В полярных пустынях основная часть поверхности грунта оголена и непосредственно доступна для солнечных лучей. Вероятно, имеет значение и теплопроводность: торфянистые тундровые почвы обладают гораздо меньшей теплопроводностью, чем плотные глинисто-каменистые грунты полярной пустыни.

Экстремность среды в полярных пустынях гораздо больше, чем во всех прочих зонах. В этом отношении они могут быть сравнены с жаркими пустынями. Однако в последних хотя воды мало, но в принципе она есть, а в некоторых местах в большом количестве (водоемы, оазисы, грунтовые воды), и нужны лишь специальные приспособления для ее добычи, запасаения и сохранения. Эти приспособления в изобилии вырабатываются у пустынных животных. Иными словами, эволюционный процесс преодолевает экстремность среды и создает богатую пустынную фауну.

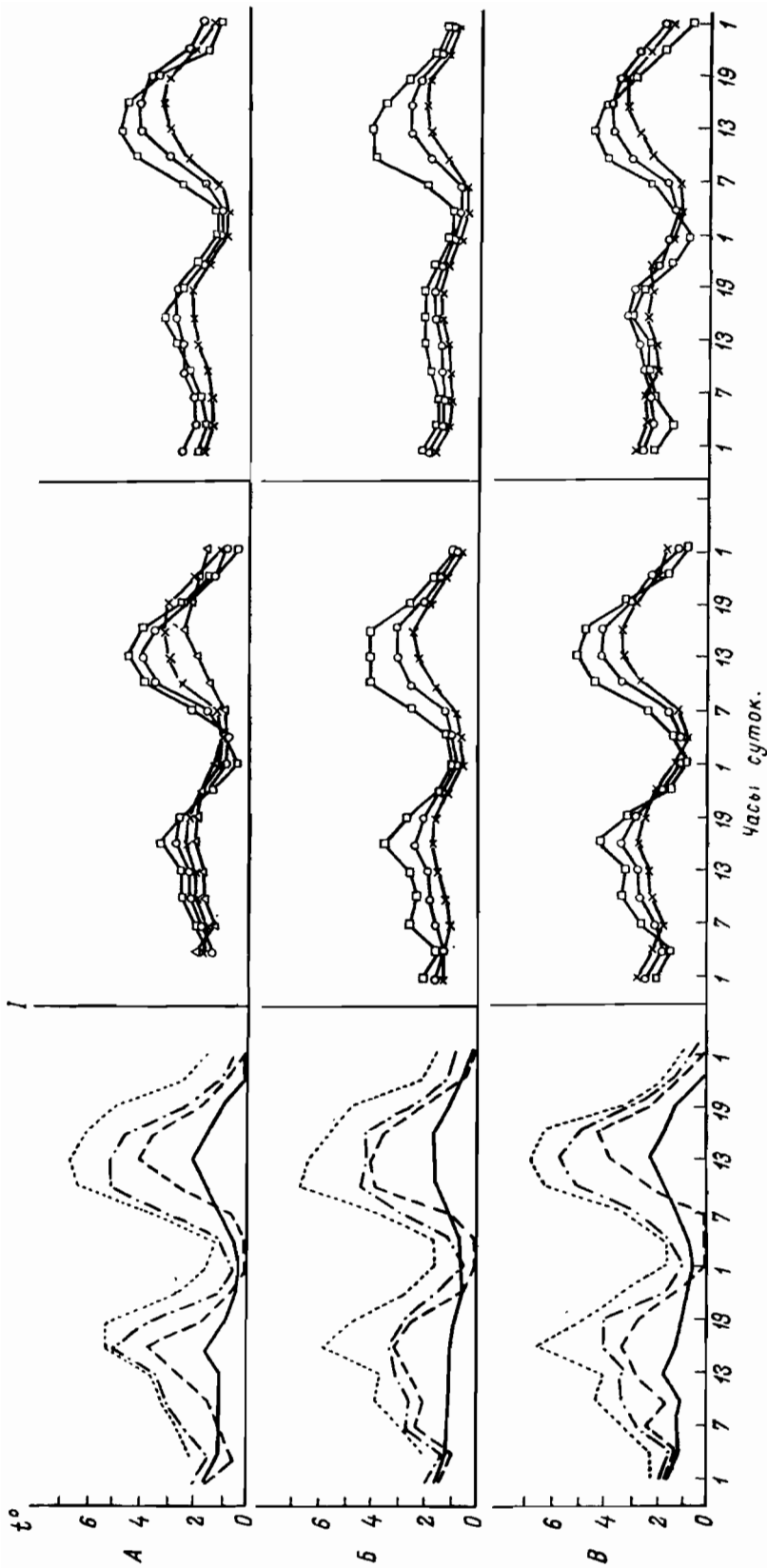


Рис. 4. Суточный ход температуры в полярной пустыне на м. Челюскин 21—22 VII 1974.

А—В — варианты полярной пустыни (см. рис. 1—3). 1 — голый грунт; 11 — моховая дернина в трещине. 1 — воздух; 2—4 — поверхность почвы (2 — показания срочного термометра, 3 — минимального, 4 — максимального); 5 — на глубине 2 см; 6 — 5 см; 7 — 10 см; 8 — 20 см.

В полярных пустынях тепла настолько мало, что никакие биологические приспособления не могут восполнить его недостаток.

Полярные пустыни в северном полушарии распространены на небольших участках суши, на островах, большая часть которых омывается водами, подверженными влиянию теплой Атлантики. Таким образом, полярные пустыни северного полушария — в основном приморский ландшафт. Это оказывает огромное смягчающее влияние на климат и обуславливает формирование особого типа весьма продуктивных сообществ, энергетически питаемых морем и оказывающих большое влияние на наземные ценозы. Это обстоятельство надо всегда помнить при анализе структуры полярнопустынных сообществ. Очевидно, большинство особенностей организации их животного и растительного мира, отмечавшихся в литературе, отнесется в равной мере к полярным пустыням как к зональному явлению и к приморскому ландшафту. Возможно, наиболее характерные зональные черты полярных пустынь можно наблюдать в глубинных районах крупных островов Северной Земли.

Животный мир м. Челюскин очень беден. Это ярко видно на примере птиц. В год наших исследований на водоразделе гнездились всего два вида: морской песочник (*Calidris maritima*) и пуночка (*Plectrophenax nivalis*). Если учесть, что пуночка связана с выходами пород, каменными россыпями, побережьем, можно считать, что здесь всего один характерный обитатель зональных сообществ. Кроме этих двух видов, в поселке гнездилась белая трясогузка (*Motacilla alba*), а на ближайших птичьих базарах люрик (*Alle alle*), белая чайка (*Pagophila eburnea*), бургомистр (*Larus hyperboreus*), серебристая чайка (*L. argentatus*), моевка (*Rissa triactyla*), полярная крачка (*Sterna paradisaea*), короткохвостый (*Stercorarius parasiticus*) и длиннохвостый (*S. longicaudus*) поморники. По косвенным данным, в этом районе или немного южнее должны гнездиться песчанка (*Calidris alba*) и исландский песочник (*C. canutus*). В ближайшем исследованном районе арктических тундр — в бухте Марии Прончищевой — мы отметили 35 видов птиц, из которых около 15 — типичные обитатели зональных сообществ.

На м. Челюскин обитают оба вида леммингов — обский (*Lemmus obensis*) и копытный (*Dicrostonyx torquatus*). При крайне низкой продуктивности и разреженности растительности их плотность относительно высока. Летом они приурочены к каменным россыпям, а зимой, очевидно, распределены более равномерно, используя в качестве гнезд подушки лишайников *Cetraria delisei*, *C. ericetorum*, которые они изгрызают, превращая в труху. Местами они пытаются рыть норы, даже в щепистом плотном промерзшем грунте, но чаще используют естественные убежища. Лемминги поедают практически все виды местной цветковой флоры: *Cerastium regelii*, *Papaver* sp., *Saxifraga cernua*, *S. oppositifolia*, *Draba subcapitata*, из злаков предпочитают *Phippsia algida*, менее охотно едят *Deschampsia glauca*. Из хищных млекопитающих мы встретили горноста (*Mustela erminea*).

Своеобразен состав беспозвоночных. Здесь отсутствуют такие важнейшие на протяжении всей тундровой зоны компоненты животного населения почв, как дождевые черви и комары-долгоножки. Особенно показательно отсутствие *Tipula carinifrons* — самого характерного арктического вида типулид. В арктических тундрах его численность особенно высока в оголенных грунтах. Не встречаются пауки, жесткокрылые (в арктических тундрах жуужелицы, стафилиниды, листоседы еще обычны). Отсутствуют некробионтные двукрылые (в арктических тундрах Таймыра их не менее десятка видов). Не встречены чешуекрылые и перепончатокрылые (ни паездники, ни пилыльщики, ни шмели). Крайне малочисленны панцирные клещи (*Oribatei*) — найдено лишь несколько экземпляров. В тундровой зоне они сохраняются в числе важных доминантов комплекса

микроартропод, хотя их численность резко снижается по сравнению с лесной полосой.

Возможно, что представители некоторых из этих групп обитают в исследованном районе и их отсутствие в наших сборах объясняется очень суровыми погодными условиями года. Так, нам кажется невероятным полное отсутствие наездников и ночных бабочек.

Основу животного населения почвы и мохово-лишайниковой дернины в исследованном районе составляют четыре группы беспозвоночных: нематоды, энхитреиды, ногохвостки и личинки комаров-звонцов (*Chironomidae*). Меньшее значение имеют гамазовые клещи, личинки зимних комаров (*Trichoceridae*), грибных комаров (*Mycetophilidae*). В пробах при учете нематод встречались тихоходки (*Tardigrada*). Данных по простейшим получить не удалось. Все эти группы сильно обеднены таксономически. Так, из коллембол встретили всего 11 видов (в окрестностях Тарей — 62), из *Mycetophilidae* — 1 вид (форма, близкая к *Boletina arctica* Holm.), из *Trichoceridae* — 2. Относительно разнообразны наземные хирономиды. Здесь обитает не менее 10 видов с очень своеобразной морфологией.

Нам удалось сделать полную таксономическую обработку двух доминантных групп беспозвоночных — нематод и коллембол. Частично обработаны наземные хирономиды. Полное видовое определение последней группы пока невозможно; для этого требуется специальная таксономическая ревизия. Совсем не определены виды энхитреид. Ниже приводится анализ таксономического и экологического состава нематод и коллембол.

Нематоды. Проанализировав 59 проб из разных участков полярной пустыни, мы обнаружили следующие виды нематод.

О т р я д *Enoplida*. Сем. *Onchulidae*: *Prismatolaimus dolichurus* de Man, *P. tareya* Gagarin et Kuzmin; сем. *Tripylidae*: *Tripyla affinis* de Man, *T. filicauda* de Man, *T. setifera* Buetschli.

О т р я д *Mononchida*. Сем. *Mononchidae*: *Clarcus papillatus* (Bastian) Jairaypuri, *Prionchulus muscorum* (Dujardin) Wu et Hoeppli; сем. *Mylonchulidae*: *Mylonchulus brachyurus* (Buetschli) Altherr.

О т р я д *Dorylaimida*. Сем. *Nordtiidae*: *Enchodelus macrodorus* (de Man) Thorne; сем. *Tylencholaimidae*: *Tylencholaimus crassus* Loof, *Jairaypuri*; сем. *Aporcelaimidae*: *Aporcelaimus superbus* (de Man) Goodey, *Aporcelaimellus* sp.; сем. *Qudsianematidae*: *Eudorylaymus acutus* (Thorne et Swanger) Andrassy, *E. acuticauda* (de Man) Andrassy, *E. andrassii* (Meyl) Andr., *E. carteri* (Bastian) Andr., *E. ettersbergensis* (de Man) Andr., *E. uniformis* (Thorne) Andr., *E. sp.*; сем. *Alaimidae*: *Alaimus arcuatus* Thorne, *A. primitivus* de Man, *Amphidelus elegans* (de Man) Thorne.

О т р я д *Chromadorida*. Сем. *Cyatholaimidae*: *Prodesmodera circulata* Thorne.

О т р я д *Monhysterida*. Сем. *Monhysteridae*: *Monhystera agilis* de Man, *M. filiformis* Bastian, *M. similis* Buetschli, *M. vulgaris* de Man.

О т р я д *Araeolaimida*. Сем. *Araeolaimidae*: *Cylindrolaimus communis* de Man; сем. *Plectidae*: *Plectus acuminatus* Bastian, *P. assimilis* Buetschli, *P. parietinus* Bastian, *P. parvus* Bastian, *P. rhizophilus* de Man, *Anaplectus granulatus* (Bastian) Allen, Hoffinger.

О т р я д *Teratocephalida*. Сем. *Teratocephalidae*: *Teratocephalus terrestris* (Buetschli) de Man, *Euteratocephalus crassidens* de Man.

О т р я д *Rhabditida*. Сем. *Cephalobidae*: *Cephalobus persegnis* Bastian, *Eucephalobus striatus* (Bastian) Thorne, *Acrobeloides* sp.

О т р я д *Tylenchida*. Сем. *Aphelenchoididae*: *Aphelenchoides parietinus* (Bastian) Steiner; сем. *Tylenchidae*: *Tylenchus davaini* Bastian, *T. sp.*, *T. (Filenchus) filiformis* (Buetschli) Meyl, *T. (Filenchus) sp.*, *T. (Lelenchus) leptosoma* (de Man) Meyl, *T. (Lelenchus) minutus* (Cobb) Meyl, *Ditylenchus intermedius* (de Man) Filipjev; сем. *Nothotylenchidae*: *Nothotylenchus acris*

Thorne, *N. sp.*; сем. *Hoplotaimidae*: *Tylenchorhynchus brevidens* Allen, *T. dubius* (Buetschli) Filipjev, *T. parvus* Allen, *T. nanus* Allen.

Итак, в районе исследований обнаружено 53 вида, 27 родов, 19 семейств нематод. Наибольшее число семейств — 8 — принадлежит отряду *Dorylaimida*, 4 — отряду *Tylenchida*.

По принятой нами экологической (трофической) классификации (Кузьмин, 1973), нематоды м. Челюскин разделяются на 5 групп. По числу особей доминируют микробофаги (50% всех найденных нематод), далее следуют политрофы (30%), паразиты высших растений (17%), микофаги (4%) и хищники (2%). Микробофаги к тому же — самая богатая в систематическом отношении экогруппа: к ним относятся 47% зарегистрированных видов и 52% — родов.

Систематический состав нематод полярной пустыни гораздо беднее, чем в подзоне типичных тундр. Это проявляется прежде всего в сокращении числа видов из родов, общих для двух этих районов. Так, к роду *Eudorylaimus* в Тарее относятся 23 вида, а к роду *Plectus* — 11 видов, что в 2—3 раза превышает соответствующие показатели на м. Челюскин. Кроме того, некоторые надвидовые таксоны исчезают полностью. В частности, на м. Челюскин не встречено ни одной особи сравнительно обычного в Тарее сем. *Diphtherophoridae*, отсутствуют представители родов *Tobrilus*, *Achromadora*, *Rhabdolaimus* и некоторых других. Однако нематоды из перечисленных родов встречены на о-ве Элсмир (Mulvey, 1963). Северная граница распространения сем. *Diphtherophoridae* на Таймыре проходит между типичными тундрами и полярными пустынями.

Микробофаги — самая богатая видами группа. Однако доля микробофагов в фауне нематод арктических пустынь ниже, чем в типичных тундрах. Роль политрофов, наоборот, выше. Соотношение различных экогрупп в полярной пустыне ближе к таковому в разнотравно-дриадовых группировках и на пятнах голого грунта подзоны типичных тундр. В полярных пустынях среди политрофов преобладают представители сем. *Qudsiatematidae*, включающего в основном мелкие формы. Среди микробофагов в полярных пустынях относительно высока численность *Plectidae*, представленного также формами небольших размеров. Эти данные подтверждают вывод о «мишиатюризации» жизни в высокоарктических сообществах (Матвеева, Чернов, 1976).

В число доминантов входят широко распространенные по Земле эврибиотные виды нематод. Видовой состав в целом также малоспецифичен. Различные группировки полярных пустынь по видовому составу сходны больше, чем по количественным соотношениям экологических групп.

Число видов нематод на м. Челюскин примерно в три раза меньше, чем в одном районе подзоны типичных тундр (Кузьмин, 1973). Для сравнения отметим, что видовое разнообразие коллембол на м. Челюскин в шесть раз ниже, чем в окрестностях Тарее (Апаньева, 1973). Папцирных клещей на данном участке полярной пустыни мы совсем не отметили. Эти примеры подчеркивают очень высокие адаптивные возможности нематод в арктических условиях в сравнении с другими группами почвенной фауны.

Коллемболы. Всего обработано около 200 проб на мелких членистоногих, в которых было обнаружено 10 видов коллембол. Это в три раза меньше, чем в одном пункте подзоны арктических тундр Таймыра — на побережье бухты Марии Прончищевой, и в шесть раз меньше, чем в подзоне типичных тундр (Апаньева, 1973). Несмотря на столь сильное обеднение видового состава, роль коллембол в сообществах полярных пустынь не ниже, а даже выше, чем в тундровых. Таксономический состав коллембол полярной пустыни чрезвычайно характерен. Почти все виды, кроме одного — *Onychiurus* sp. — относятся к двум семействам, доминирующим вообще в полярных ландшафтах: 4 вида *Hypogastruridae* — *Hypogastrura tullbergi* Schöff., *H. sp.*, *Ceratophysella nivalis* Mart., *C. sp.* и 5 видов *Iso-*

tomidae — *Folsomia regularis* Hamm., *F. taimyrica* Mart., *Vertagopus arcticus* Mart., *Isotoma* sp., *Agrenia bidenticulata* Tullb.

Таким образом, в полярных пустынях полностью отсутствуют представленные в тундре тем или иным числом видов семейства *Neanuridae*, *Pseudachorutidae*, *Anuridae*, *Brachystomellidae*, *Lepidocyrtidae*, *Entomobryidae*, *Sminthuridae*. Вероятно, космополитный вид *Poduridae* — *Podura aquatica* L. — в этих широтах обитает, но в нашем материале не зафиксирован. Отсутствие представителей перечисленных семейств соответствует общим тенденциям зонального распределения коллембол. В полярных пустынях сохраняются лишь те группы, которые в целом хорошо адаптированы к суровым условиям арктических ландшафтов, главным образом — *Hypogastruridae* и *Isotomidae*. Особо показательны очень низкая численность и, вероятно, малое видовое разнообразие онихиурид — одной из доминирующих групп в тундрах.

Очень интересен видовой состав коллембол с точки зрения ареалогии. Все определенные виды — арктические, аркто-альпийские или с более обширным ареалом, но явно тяготеющие к арктическим районам. К последней категории относится один вид — *H. tullbergi*. Ареал этого вида охватывает почти всю Голарктику, но все же он явно тяготеет к горам и арктическим районам, где его численность максимальна. *C. nivalis*, очевидно, типичный эваркт, описанный с о-ва Врангеля (Мартынова и др., 1973). *F. taimyrica* — один из массовых видов в типичных тундрах Таймыра и Врангеля (Анапьева, 1973; Мартынова и др., 1973). *F. regularis* известен с Таймыра, из арктической Канады, Гренландии, со Шпицбергена (Hammer, 1953; Анапьева, 1973). *A. bidenticulata* — один из массовых видов прибрежных биотопов высоких широт и высокогорий (Мартынова, 1964; Мартынова и др., 1973). Пока не удалось точно установить вид *Vertagopus*. Вероятно, это описанный с о-ва Врангеля *V. arcticus* (Мартынова, 1969). Неопределенные виды, скорее всего, — новые, и есть все основания предполагать их арктический характер.

Почти все виды коллембол весьма равномерно распределены по биотопам и фрагментам полярной пустыни м. Челюскин. Только *Onychiurus* sp. встречен на одной пробной площадке. Все остальные виды — не только на каждом из обследованных участков, но и во всех элементах полярных пустынь. Таким образом, стациональные привязанности коллембол в полярной пустыне очень слабы. Это еще одно проявление тенденции, отмеченной в арктических тундрах: при резком обеднении видового состава в суровых климатических условиях формирование группировок беспозвоночных сводится к перетасовке одних и тех же видов, заселяющих с разной плотностью очень большой спектр биотопов и микробиотопов (Матвеева, Чернов, 1977; Чернов, 1978).

По характеру ареалов в животном мире полярных пустынь можно выделить три группы.

1. Высокоарктические виды (гипераркты в нашем понимании — Чернов, 1978) — характерные обитатели высоких широт, преимущественно связанные с морем: птицы приморских биотопов, в том числе гнездящиеся колонияльно — лорик, белая чайка, морской песочник. Типичные гипераркты, вероятно, имеются и среди беспозвоночных, например наземных хирономид.

2. Собственно арктические виды (эваркты в нашем понимании) — характерные обитатели подзоны арктических тундр или виды, обитающие на всей территории тундровой зоны, но максимум численности имеющие в северной части типичных и в арктических тундрах. Таковы пуночка, обский и копытный лемминги. Именно такие виды проникают в полярные пустыни. Вместе с тем многие типичные эваркты, такие как краснозобик (*Calidris testacea*), тулес (*Pluvialis squatarola*), в этой зоне отсутствуют.

3. Широко распространенные, полизональные формы, не имеющие достаточно четкой зональной приуроченности. Таковы белая трясогузка, горностаи.

Характерные обитатели подзоны типичных тундр (гемиаркты в нашем понимании), а также гипоаркты в полярных пустынях отсутствуют. Это подчеркивает специфику, пессимальность режимов полярных пустынь, в которых могут обитать или виды, хорошо адаптированные к самым суровым арктическим условиям, — эваркты и гипераркты, или виды с широким экологическим диапазоном, перекрывающим амплитуды экологических условий многих зон.

Вследствие крайне суровых климатических условий в полярных пустынях сведено к минимуму значение интразональности. В частности, здесь совсем нет таких характерных включений, как болота, разнотравно-луговые сообщества, прибрежные группировки со специфической растительностью. Однако некоторая роль интразональности в распространении животных, т. е. сглаживания условий в локальных биотопах, здесь все же проявляется. Так, существенное значение имеют многочисленные скальные субстраты и россыпи камней, служащие убежищем горностаю, леммингам, пуночке. К категории интразональности с некоторыми оговорками следует отнести и птичьи базары, на которых в локальных прибрежных биотопах вследствие многолетнего гнездования птиц создаются за счет использования ресурсов океана специфические условия, способствующие обитанию здесь не только главных строителей этих сообществ — колониальных птиц, но и большой свиты сопутствующих организмов. Наконец, культурный антропогенный ландшафт, поселения человека, оказывают беспорное влияние на распространение ряда животных, таких как пуночка, белая трясогузка, гнездящихся в поселениях, или поморников, чаек, периодически кормящихся отбросами. Например, типичный гипераркт белая чайка на м. Челюскин ведет себя как настоящий сипантроп, постоянно посещая поселок и кормясь разнообразными отбросами.

Несмотря на обеднение состава, суммарная плотность и биомасса беспозвоночных на единицу площади лишь немногим уступают, а подчас выше, чем в более южных районах (и не только тундровых!). Плотность

Т а б л и ц а 1

Численность (экз./дм² — числитель) и масса (мг/дм² — знаменатель) беспозвоночных в полярнопустынных сообществах (м. Челюскин, июль 1974 г.)

Группа животных	Лишайниково-моховая полигональная пустыня				Мохово-лишайниково-курчачье-подушечное сообщество			Лишайниково-моховое полигонально-сетчатое сообщество		
	щелбистый грунт	лишайниковые корки	узкие полосы мхов	моховые подушки	голый грунт с лишайниками	узкие мохово-лишайниковые полосы	моховые подушки	голый грунт с лишайниками	узкие полосы мхов	широкие полосы мхов
Эхиштреиды . . .	$\frac{2}{2}$	$\frac{10}{12}$	$\frac{27}{33}$	$\frac{34}{41}$	$\frac{17}{20}$	$\frac{65}{76}$	$\frac{32}{38}$	$\frac{5}{6}$	$\frac{10}{12}$	$\frac{13}{16}$
Гамазовые клещи	$\frac{0}{0}$	$\frac{22}{0.2}$	$\frac{16}{0.1}$	$\frac{66}{0.65}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{71}{0.6}$	$\frac{58}{0.5}$	$\frac{19}{0.2}$	$\frac{48}{0.4}$	$\frac{18}{0.2}$
Коллемболы . .	$\frac{94}{3}$	$\frac{174}{4}$	$\frac{702}{13}$	$\frac{1875}{36}$	$\frac{190}{9}$	$\frac{1935}{40}$	$\frac{3663}{61}$	$\frac{914}{20}$	$\frac{1262}{27}$	$\frac{591}{13}$
Личинки комаров-звонцов	$\frac{0}{0}$	$\frac{13}{17}$	$\frac{14}{18}$	$\frac{5}{6}$	$\frac{16}{21}$	$\frac{5}{6}$	$\frac{7}{9}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{4}{5}$	$\frac{2}{5}$
Общая биомасса	5	33	64	84	50	123	108	29	44	34

Таблица 2

Видовой состав и численность (экз./дм²) коллембол в различных элементах полярной пустыни (м. Челюскин, июль 1974 г.)

Вид	Лишайниково-моховая полигональная пустыня				Мохово-лишайниково- куртинно-подушечное сообщество			Лишайниково-моховое полигонально-сетчатое сообщество		
	лещистый грунт	лишайниковые корки	узкие полосы мхов	моховые подуш- ки	голый грунт с лишайниками	узкие мохово- лишайниковые полосы	моховые подуш- ки	голый грунт с лишайниками	узкие поло- сы мхов	широкие поло- сы мхов
<i>Onychiurus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	10	37	37
<i>Hypogastrura tullbergi</i> Schaf.	8	18	15	90	30	240	349	298	96	79
<i>H.</i> sp.	5	6	10	52	16	41	61	48	20	17
<i>Ceratophysella nivalis</i> Mart.	2	4	3	51	0	20	68	2	34	1
<i>Folsomia regularis</i> Hamm.	23	76	372	1186	10	1124	1843	330	664	290
<i>F. taimyrica</i> Mart.	1	28	163	298	12	366	760	106	238	124
<i>Ceratophysella</i> sp.	2	5	4	12	0	2	14	0	0	0
<i>Vertagopus</i> sp.	25	13	80	172	63	124	102	87	124	21
<i>Isotoma</i> sp.	2	6	8	1	12	2	2	1	25	6
<i>Agrenia bidenticulata</i> Tullb.	26	18	46	13	44	23	24	32	21	20
Всего (включая не определенные и мо- лодые особи)	94	174	702	1875	190	1935	3663	914	1262	591

коллембол (табл. 1, 2) в пересчете на 1 м² характеризуется цифрами порядка 10—300 тыс. экз. (в подзоне типичных тундр в зональных сообществах 20—40 тыс., в луговых — до 100 тыс.). Численность гамазовых клещей здесь такая же, как в подзоне типичных тундр (2—5 тыс. экз./м²). Плотность энхитреид под моховыми полосами и подушками порядка 3—6 тыс. экз./м², в открытом грунте — 200—1000. (В моховых тундрах она часто не достигает 1000).

Очень высока численность личинок комаров-звонцов (табл. 1). Она колеблется от 50 до 1500 экз./м². Наземные хирономиды постоянно встречаются и в более южных, субарктических районах, в частности в голом грунте пятнистых тундр, но нигде не обитают в столь больших количествах. Они представлены здесь несколько своеобразными арктическими видами с характерными жизненными формами имаго. Так, у *Metriocnemus longipennis* Holmgr. сильно укорочены крылья, но хорошо развиты цепкие ноги — приспособления, явно связанные с обитанием на оголенных грунтах при сильном ветре. В целом эту группу можно рассматривать как экологический викариат комаров-долгоножек, которые играют столь же большую роль и представлены аналогичными жизненными формами в тундровой зоне. Однако тицулиды — одни из наиболее крупных среди тундровых насекомых, а хирономиды по размерам более подходят к категории мейофауны. Из олигохет также обитают только мелкие мезофильные формы энхитреид. Их крупные гидрофильные формы и дождевые черви отсутствуют. Зимние и грибные комары также представлены очень мелкими видами. Это бесспорно одно из проявлений общей тенденции миниатюризации органического мира в полярных пустынях, отмеченной выше для растений.

Высокая плотность энхитрид, коллембол и хирономид обуславливает относительно большую зоомассу. В среднем, с учетом соотношения площадей элементов сообщества, ее можно оценить в 6 г/м^2 , в некоторых группировках она достигает 15 г/м^2 . Примерно такая же зоомасса в зональных сообществах подзоны типичных тундр. Однако там ее основу составляют крупные формы — дождевые черви, личинки типулид. Поэтому, несмотря на низкие температуры, суммарный метаболизм животного населения в полярных пустынях должен быть относительно высок. Вместе с тем очевидно, что столь высокая биомасса — одно из следствий замедленности метаболической активности, растянутости жизненного цикла, т. е. результат накопления массы, а не высокой продуктивности. Таким образом, здесь продолжают действовать тенденции, отмеченные для арктических тундр.

Характерной чертой структуры сообществ полярных пустынь является отсутствие деления на ярусы (Матвеева, Чернов, 1976). Поскольку травостой как таковой не выражен, отсутствует весь комплекс травостойных беспозвоночных, пет антофилов. С цветками здесь связано лишь несколько видов клещей и коллембол, питающихся пылью.

Корни сосредоточены в моховой дернине и у самой поверхности грунта, лишь единичные проникают на глубину $10\text{--}15 \text{ см}$. Основная масса почвенных беспозвоночных (энхитрид, личинок комаров и коллембол) сосредоточена в слое $0\text{--}2 \text{ см}$. Если поверхность ровная, то уже на глубине 3 см нет ни коллембол, ни энхитрид. Несколько глубже пропикают нематоды, но и они отсутствуют на глубине около 10 , а иногда и 5 см . Во многих пробах их нет уже на глубине 3 см . Под лишайниковыми подушками глубина заселения группа та же.

Трещиноватость грунта несколько усложняет вертикальную структуру. В трещинах толщина моховой дернины увеличивается до $10\text{--}15 \text{ см}$, что способствует более глубокому проникновению почвенных беспозвоночных, особенно нематод (до 10 см).

Имеются участки, практически лишенные высших растений. Такие пустынные участки обычно разбиты на правильные полигоны с плоской или слегка выпуклой поверхностью. Фрагменты таких полярных пустынь, лишенные высших растений, лишь формально можно называть голыми грунтами. На самом деле это в целом весьма деятельные и насыщенные сообщества с характерными ценоотическими отношениями. Их поверхность, как правило, покрыта водорослевой или лишайниковой корочкой. Об относительно интенсивных биогеоценоотических процессах в поверхностном слое грунта в таких сообществах убедительно говорит распределение почвенных беспозвоночных (табл. 1). Даже на самых оголенных, сплошь покрытых щебнем грунтах величина зоомассы около $1\text{--}2 \text{ г/м}^2$. Под лишайниковыми или водорослевыми корочками она резко возрастает до $6\text{--}10 \text{ г/м}^2$. Примерно такая же зоомасса отмечена на зарастающих пятнах в подзоне типичных тундр (Чернов, 1973). Плотность населения беспозвоночных и их биомасса в мохово-лишайниковых полосах и подушках даже выше, чем в моховых тундрах.

Основные типы распределения растительной дернины в исследованном районе — куртинно-подушечный песчаный и полигонально-сетчатый (Матвеева, Чернов, 1976). Полигонально-сетчатое распределение определяется характером трещиноватости грунтов, и рисунок может меняться в зависимости от формы и размеров полигонов (диаметр полигонов варьирует от $10\text{--}15 \text{ см}$ до $1\text{--}2 \text{ м}$). Распределение растений при куртинно-подушечном типе не полностью определяется характером растрескивания, поскольку подушки не всегда приурочены к трещинам.

По нашим наблюдениям за общим распределением растений, их жизненностью, активностью почвенных беспозвоночных, куртинно-подушечный тип растительного покрова оптимальный для данного района, хотя полигонально-сетчатый как более связный может считаться более продви-

путым в ценотическом отношении. При более сомкнутом покрове даже в широких полосах в данных климатических условиях начинается угнетение растений в центральных частях дернины, ее вымокание и постепенное отмирание. При куртинно-подушечном типе распределения, несмотря на разреженность и разомкнутость покрова, растения оптимально используют пространство, не оказывая угнетающего воздействия друг на друга и остальные компоненты биоценоза. Подушки играют положительную роль в задержании снежного покрова, хорошо вегетируют и в меньшей степени подвержены опасности длительного переувлажнения, чем плотные полосы моховой дернины. Оптимальные условия для беспозвоночных также создаются в небольшого размера округлых, не слишком мощных подушках, в которых масса беспозвоночных может достигать 20 г/м². При разрастании моховой дернины и увеличении ее толщины условия ухудшаются. В этом плане показательно сравнение двух сообществ: одно из них с куртинно-подушечным распределением и общим покрытием 20%, а второе — с полигонально-сетчатым и общим покрытием 60% (табл. 1, 2). В последней численность и масса почвенных беспозвоночных в целом ниже за счет уменьшения численности коллембол и энхитреид в плотных и широких (до 10 см) моховых полосах, которые покрывают значительную часть площади сообщества. Их численность здесь меньше в два—три раза по сравнению с узкими моховыми лентами и почти в шесть раз по сравнению с изолированными моховыми подушками.

Доминанты животного населения полярных пустынь — это в основном микрофитофаги, т. е. питающиеся микроскопическими почвенными водорослями, грибами, возможно, бактериями. Такое питание характерно для личинок хирономид, коллембол, многих нематод. Энхитреиды обычно относятся к сапрофагам. Считается, что, как и дождевые черви, они поедают разлагающиеся растительные остатки. При этом в их питании беспспорно существенную роль играют сапрофильные живые микроорганизмы, которых они заглатывают вместе с растительными остатками, с детритом. Учитывая чрезвычайно слабые процессы разложения органики и незначительное количество опада высших растений в полярных пустынях, можно предполагать, что здесь основу их питания составляет довольно богатая микрофлора, в основном водорослевая. Водная растительность в данном районе практически не развита. Альгофлора, а также водная микрофауна в немногочисленных и мелких водоемах, видимо, очень бедны. В то же время водоросли играют большую роль в наземных сообществах. Состав трофических групп беспозвоночных хорошо согласуется с этим. Максимальная численность хирономид отчетливо приурочена к местам с наибольшим обилием водорослей. Особенно много их также под корками слизистых лишайников, у которых преобладает водорослевый компонент, состоящий из синезеленых водорослей. Резкое преобладание микрофагов в животном населении хорошо видно на примере нематод (табл. 3). Во всех группировках на их долю приходится около половины особей нематод.

Т а б л и ц а 3

Соотношение обилия (%) различных трофических групп нематод в полярных пустынях м. Челюскин

Группировка	Паразиты высших растений	Микрофитофаги	Поли-трофы	Микрофаги	Хищники
Полигональная щербистая пустыня	35.3	38.4	25.1	—	1.2
Широкие полосы мхов в трещинах	12.3	55.2	27.5	2.6	2.4
Моховые подушки	18.3	44.9	28.0	4.9	3.9
Водорослевые группировки	3.3	49.0	31.2	15.0	1.5

Основные доминанты наземного животного населения — группы, эволюция которых связана с водными сообществами. Так, для хирономид наземный образ жизни в целом — вторичное и мало характерное явление, свойственное относительно небольшому числу видов. Но в полярных пустынях они представлены несколькими массовыми видами весьма разнообразных жизненных форм. Причем наземные хирономиды сохраняют трофические связи с водорослями. Основные доминанты из коллембол — также ископно водолюбивые формы. Связь с переувлажненными местообитаниями вообще характерна для большинства *Hypogastruridae*, представитель которых аркто-альпийский *Hypogastrura tullbergi* — один из четырех наиболее многочисленных видов. Самый массовый вид — *Folsomia regularis* — в более южных районах, в том числе и тундровых, обитает преимущественно в переувлажненных местообитаниях (Ананьева, 1973).

Энхитреиды — также представители семейства, в целом еще не порвавшего связь с водной средой. В тундровой зоне многие из них обитают в сильно переувлажненных биотопах или в водосмахах (в полярнопустынных сообществах встречаются только мезофильные формы).

Несколько утрированно, но весьма показательное сопоставление в этом плане с беспозвоночными птиц. Морской песочник в различные периоды своей жизни весьма тесно связан с литоральными сообществами. Пуночка также повсеместно тяготеет к побережью полярных морей. Все прочие птицы района — настоящие морские формы.

Таким образом, филоценогенез животного мира полярных пустынь весьма своеобразен. Здесь имеет место нечто вроде инверсии водных сообществ на сушу, где наряду с резкими адаптивными эволюционными преобразованиями различных таксономических групп, входящих в состав этих сообществ, сохранились некоторые специфические особенности ценологических отношений, характерные для водных биоценозов.

На основании приведенных выше материалов основными чертами животного населения полярных пустынь можно считать следующие.

1. Сильное обеднение систематического состава животного мира, выпадение большинства крупных таксонов, составляющих существенную часть животного населения тундровой зоны.
2. Сохранение в составе сообществ единичных групп наземных животных преимущественно низкого филогенетического уровня.
3. Полное отсутствие типичных тундровых (гемиарктических) и южно-лесотундровых (гипоарктических) видов, но сохранение некоторых полизональных форм.
4. Абсолютное преобладание среди беспозвоночных мелких животных, относящихся к категориям микро- и мейофауна — проявление общей тенденции к миниатюризации жизни.
5. Смена основных доминирующих трофических групп животного населения по сравнению с тундровой зоной: отсутствие крупных сапрофагов, преобладание микрофитотрофных форм.
6. Очень слабая биотопическая привязанность видов. Большинство видов заселяет любые элементы ландшафта.
7. Относительно высокая плотность населения беспозвоночных и большая зоомасса, не уступающая ее уровню в тундровой зоне.
8. Очень слабая вертикальная дифференциация животного населения, абсолютное преобладание верхнепочвенного и напочвенного комплексов.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. — Л., 1977. 187 с. (Комаровские чтения, ХХІХ).
- Ананьева С. И. Ногохвостки (*Collembola*) Западного Таймыра. — В кн.: Биоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 152—165.
- Короткевич Е. С. Полярные пустыни. Л., 1972. 420 с.

- Кузьмин Л. Л. Фауна свободноживущих нематод Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 139—147.
- (Кузьмин Л. Л.) Kuzmin L. L. Free-living nematodes in the tundra of western Taimyr. — *Oikos*, 1976, 27, p. 501—505.
- Мартынова Е. Ф. Отряд *Podura* (*Collembola*). Ногохвостки, или подуры. — В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. 1. М.—Л., 1964, с. 42—104.
- Мартынова Е. Ф. Новые виды коллембол семейства *Isotomidae* (*Collembola*) из азиатской части СССР. — Зоол. журн., 48, 9, 1969, с. 1342—1348.
- Мартынова Е. Ф., Городков К. Б., Челпиков В. Г. Ногохвостки (*Collembola*) острова Врангеля. — Эптомол. обозр., 1973, 52, 1, с. 76—93.
- Матвеева И. В., Чернов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—312.
- Матвеева И. В., Чернов Ю. И. Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. I. — Бот. журн., 1977, 62, 7, с. 938—953.
- Чернов Ю. И. Геоэкологическая характеристика территории таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 187—200.
- Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с.
- (Чернов Ю. И., Стриганова В. Р., Ананьева С. И.) Chernov J. I., Striganova V. R., Ananieva S. I. Soil fauna in the polar desert at Cape Cheluskin. — *Oikos*, 1977, 29, p. 175—179.
- Bliss L. C. Devon island, Canada. — In: T. Rosswall, O. W. Heal. Structure and function of tundra ecosystems. *Ecol. Bull.* (Stockholm), 1975, 20, p. 17—60.
- Hammer M. Investigations on the macrofauna of northern Canada. II. *Collembola*. — *Acta Arctica*, 1953, 6, p. 1—108.
- Mulvey R. H. Some soil-inhabiting fresh-water and plant-parasitic nematodes from the Canadian Arctic and Alaska. — *Arctic*, 1963, 16, 3, p. 202—204.

И. Н. САФРОНОВА

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ МЫСА ЧЕЛЮСКИН

(Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград)

Список сосудистых растений м. Челюскин ($77^{\circ}43'$ с. ш.) и окрестностей гавани Мод ($77^{\circ}32'$ с. ш., $105^{\circ}40'$ в. д.), составленный на основании флористических сборов экспедиции А. Э. Норденшельда на судне «Вега» (Kjellman, 1883), участника норвежской экспедиции Р. Амундсена на корабле «Мод» в 1918—1925 гг. Г. У. Свердрупа, обработанных Б. Лунге (Lunge, 1929), а также коллекций натуралиста Русской полярной экспедиции А. А. Бирули (1902) и сотрудников Арктического института Главсевморпути, был опубликован Б. А. Тихомировым в 1948 г. (Тихомиров, 1948а, 1948б). В результате сборов Д. И. Юрченко в 1955—1956 гг. список пополнился 11 видами (*Arctagrostis latifolia*, *Poa alpigena*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex stans*, *Polygonum viviparum*, *Gastrolychnis apetala*, *Caltha arctica*, *Papaver polare*, *Draba pauciflora*, *Lagotis minor*, *Senecio atropurpureus*). Во время работы автора статьи на м. Челюскин (в радиусе 10—15 км) в 1973 г. дополнительно были собраны *Poa alpigena* var. *colpodea*, *P. arctica* var. *vivipara*, *Ranunculus nivalis*, *Cochlearia arctica*.¹

В постоянное время для самой северной точки материка Евразии известно 57 видов сосудистых растений, список которых приводится ниже.² Семейства и роды располагаются по системе Энглера. Порядок расположения видов и видовые названия с сем. *Gramineae* по сем. *Cruciferae* даются по «Арктической флоре СССР», с сем. *Saxifragaceae* по сем. *Compositae* — по «Флоре СССР». В скобках приводятся синонимы, под которыми данные виды были указаны в ранее опубликованных источниках.

1. *Alpecurus alpinus* Sm. Циркумпольный арктический вид. Часто. Обильно. В разнообразных сообществах щепистых полигональных травяно-мохово-лишайниковых тундр, пятнистых травяно-лишайниково-моховых тундр, на галечниково-песчаных отмелях.
2. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. Циркумпольный арктический вид.³
3. *Deschampsia glauca* (Hartm.) Hartm. (*D. arctica* Roshev., *D. borealis* aust.). Циркумпольный аркто-альпийский вид. Часто. Обильно. В сообществах на почвах легкого механического состава и в щепистых полигональных травяно-мохово-лишайниковых тундрах.

¹ Пользуясь случаем выразить благодарность сотрудникам Лаборатории Крайнего Севера БИН АН СССР В. В. Петровскому и Б. А. Юрцеву за помощь в определении растений.

² *Stellaria humifusa* Rottb. и *Rhodiola borealis* Boriss. (Тихомиров, 1948б) не включены в данный список, так как их встречаемость не подтверждена более поздними сборами как в районе м. Челюскин, так и на всем п-ове Челюскин.

³ Виды, указанные в списке Б. А. Тихомирова, а также собранные Д. И. Юрченко, но не встреченные нами, приводятся без указания распространения и экологии.

4. *Poa arctica* R. Br. Циркумполярный арктический вид. Представлен двумя разновидностями. *P. arctica* s. str. — очень редко. Необильно. На песчаных эродированных склонах. Var. *vivipara* Hook. — до сих пор в СССР был известен только с Новой Земли, с Чукотского полуострова из бухты Провидения (Арктическая флора, 1964) и из района устья р. Нижняя Таймыра (Тихомиров, 1948а). На м. Челюскин собран в 3 км к ЮВ от полярной станции по ручью.
5. *P. alpigena* (Fr.) Lindm. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Представлен двумя разновидностями. *P. alpigena* s. str. — часто. Обильно. В разнообразных сообществах полигональных травяно-мохово-лишайниковых тундр, пятнистых травяно-лишайниково-моховых тундр. Ssp. *colpodea* (Th. Fries) Scholand — не часто. Обильно. На почвах легкого механического состава.
6. *P. abbreviata* R. Br. Циркумполярный высокоарктический вид. Редко. Необильно. На галечниково-песчаных отмелях.
7. *Durontia fisheri* R. Br. Циркумполярный арктический вид. Очень редко. Необильно. На заболоченных участках.
8. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. (*Catabrosa algida* Th. Fries). Циркумполярный высокоарктический вид. Часто. Обильно. На сырых местообитаниях.
9. *Eriophorum scheuchzeri* Норре. Циркумполярный аркто-альпийский вид.
10. *Carex stans* Drej. Циркумполярный преимущественно арктический вид.
11. *Juncus biglumis* L. Циркумполярный аркто-альпийский вид.
12. *Luzula confusa* Lindb. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Часто. Необильно. В сообществах на почвах легкого механического состава и в сообществах травяно-ивково-мохово-лишайниковых тундр по трещинам на выходах коренных пород.
13. *I. nivalis* Laest. Циркумполярный арктический вид. Часто. Обильно. В щелнистых полигональных тундрах и в сообществах на почвах легкого механического состава.
14. *Salix polaris* Wahlenb. Преимущественно азиатский арктический вид. Не часто. Необильно. В сообществах травяно-ивково-мохово-лишайниковых тундр и по трещинам на выходах коренных пород.
15. *S. arctica* Pall. Почти циркумполярный арктический вид.
16. *S. reptans* Rupr. Преимущественно сибирский арктический вид.
17. *Oxyria digyna* (L.) Hill. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Не часто. Необильно. В пятнистых тундрах на почвах легкого механического состава и по долинам ручьев.
18. *Polygonum viviparum* L. Циркумполярный аркто-альпийский вид.
19. *Stellaria edwardsii* R. Br. Циркумполярный арктический вид. Очень часто. Обильно. В разнообразных сообществах.
20. *S. ciliatosepala* Trautv. Циркумполярный арктический вид.
21. *Cerastium regelii* Ostenf. ssp. *regelii*. Сибирско-американская раса циркумполярного арктического вида. Часто. Обильно. В пятнистых травяно-лишайниково-моховых сообществах.
22. *C. beeringianum* ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm. (*C. bialynickii* Tolm.). Преимущественно сибирский арктический подвид. Часто. Необильно. В сообществах щелнистых полигональных тундр и трещиноватых травяно-ивково-мохово-лишайниковых.
23. *Minuartia macrocarpa* (Pursh) Ostenf. Преимущественно сибирский арктический вид. Редко. Обильно. На песчаных эродированных склонах.
24. *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozh. [*Melandrium apetalum* (L.) Fenzl.] Почти циркумполярный аркто-альпийский вид.
25. *Caltha arctica* R. Br. Сибирско-американский арктический вид.
26. *Ranunculus nivalis* L. Циркумполярный арктический вид. Редко. Необильно. В полигональных щелнистых травяно-мохово-лишайниковых тундрах.

27. *R. sulphureus* Soland. Почти циркумполярный аркто-альпийский вид. Часто. Необильно. Повсеместно.
28. *R. sabinii* R. Br. Почти циркумполярный высокоарктический вид. Часто. Необильно. В пятипестых травяно-лишайниково-моховых сообществах на почвах легкого механического состава и в трещиноватых травяно-ивково-лишайниково-моховых сообществах по выходам коренных пород.
29. *Paraver polare* (Tolm.) Perf. Циркумполярный высокоарктический вид. Часто. Обильно. Повсеместно.
30. *P. radicum* Rottb. Циркумполярный арктический вид.
31. *Cardamine bellidifolia* L. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Часто. Необильно. В сообществах щепнистых полигональных травяно-мохово-лишайниковых тундр.
32. *Draba subcapitata* Simmons. Почти циркумполярный высокоарктический вид. Не часто. Обильно. На эродированных склонах.
33. *D. oblongata* R. Br. Восточноевропейско-сибирско-американский арктический вид. Часто. Обильно. В разнообразных сообществах.
34. *D. pauciflora* R. Br. (*D. micropetala* Hook.). Циркумполярный арктический вид.
35. *D. macrocarpa* Adams. Циркумполярный арктический вид.
36. *D. alpina* L. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Не часто. Необильно. В трещиноватых травяно-ивково-лишайниково-моховых тундрах на выходах коренных пород и в разреженных травяных группировках на песчаных обнажениях.
37. *Cochlearia arctica* Schlecht. Циркумполярный арктический вид. Собран однажды в 8 км к Ю от полярной станции, по ручью.
38. *C. groenlandica* L. Циркумполярный арктический вид. Не часто. Необильно. На сырых местообитаниях.
39. *Saxifraga nivalis* L. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Часто. Необильно. Повсеместно.
40. *S. tenuis* (Wahlb.) H. Smith. Циркумполярный арктический вид. Не часто. Необильно. В разнообразных сообществах.
41. *S. foliolosa* R. Br. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Часто. Необильно. В щепнистых полигональных тундрах и на галечниково-песчаных отмелях.
42. *S. hirculus* L. Циркумполярный аркто-альпийский вид.
43. *S. platysepala* (Trautv.) Tolm. (*S. flagellaris* auct.). Почти циркумполярный высокоарктический вид. Не часто. Необильно. В трещиноватых травяно-ивково-лишайниково-моховых сообществах по выходам коренных пород.
44. *S. serpyllifolia* Pursh. Восточносибирско-западноамериканский аркто-альпийский вид. Редко. Необильно. Приурочен к трещиноватым травяно-ивково-лишайниково-моховым сообществам по выходам коренных пород.
45. *S. cernua* L. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Часто. Обильно. Во всех сообществах.
46. *S. hyperborea* R. Br. (*S. rivularis* auct.). Циркумполярный арктический вид. Часто. Обильно. В разнообразных типах сообществ, но наиболее обилен в пятипестых травяно-лишайниково-моховых тундрах.
47. *S. caespitosa* L. Циркумполярный арктический вид. Не часто. Необильно. В сообществах щепнистых полигональных тундр и в сообществах на почвах легкого механического состава.
48. *S. oppositifolia* L. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Часто. Обильно. По сухим местообитаниям.
49. *Potentilla hyperarctica* Malte (*P. emarginata* Pursh). Циркумполярный арктический вид. Очень редко. Необильно. В трещиноватой травяно-

- ивково-лишайниково-моховой тундре на выходах коренных пород и на песчаных эродированных склонах.
50. *Novosieversia glacialis* (Adam) F. Bolle (*Sieversia glacialis* R. Br.). Западноамериканско-сибирский аркто-гольцовый вид. Очень редко. Необильно. На песчаных эродированных склонах.
 51. *Dryas punctata* Juz. Преимущественно евразийский аркто-альпийский вид.
 52. *Androsace triflora* Adams. Сибирский арктический вид. Очень редко. Необильно. На песчаных эродированных склонах.
 53. *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg. Восточноевропейско-сибирско-американский вид.
 54. *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Vge. Сибирский аркто-альпийский вид. Часто. Необильно. В сообществах на почвах легкого механического состава и в трещиноватых травяно-ивково-лишайниково-моховых тундрах на выходах коренных пород.
 55. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. (*L. stelleri* Rupr.). Восточноевропейско-сибирско-американский аркто-альпийский вид.
 56. *Senecio atropurpureus* (Ledeb.) V. Fedtsch. (*S. frigidus* auct.). Сибирско-западноамериканский аркто-альпийский вид.
 57. *Saussurea tilesii* Ledeb. (*S. ledebourii* auct.). Восточносибирский аркто-альпийский вид.

Во флоре м. Челюскин наиболее обильны представители следующих семейств: *Saxifragaceae* (10 видов), *Gramineae* (8), *Cruciferae* (8) и *Caryophyllaceae* (6). В сем. *Ranunculaceae* 4 вида; сем. *Juncaceae*, *Salicaceae*, *Rosaceae* представлены каждое 3 видами; сем. *Cyperaceae*, *Polygonaceae*, *Parvaceae*, *Boraginaceae* и *Compositae* — 2; *Scrophulariaceae* и *Primulaceae* — 1.

Большую часть флоры составляют циркумполярные и почти циркумполярные виды (41). Другие долготные географические группы видов имеют незначительное участие: 4 вида — сибирские и преимущественно сибирские, 3 — восточноевропейско-сибирско-американские, 2 — сибирско-американские, 2 — сибирско-западноамериканские, по 1 виду представлены преимущественно евразийские, евразийско-западноамериканские, восточносибирские, восточносибирско-западноамериканские и преимущественно азиатские.

Соотношение зональных географических групп во флоре м. Челюскин следующее: преобладают арктические (27) и аркто-альпийские (24) виды, значительно менее многочисленны высокоарктические (6 видов), которых и во всей арктической области очень немного.

Такое соотношение элементов характерно для высокоарктических флор.

ЛИТЕРАТУРА

- Арктическая флора СССР. М.—Л., II, 1964. 272 с.
- Бялыцкий-Бирюля А. А. Отчет о ботанических работах за летний сезон 1901 г. — Изв. Акад. наук, 1902, 16, с. 226—227.
- Мирошников Л. Д. О связи географического распространения растений на о-ве Челюскин с геологическими факторами. — Изв. ВГО, 1973, 1, с. 40—42.
- Тихомиров Б. А. К познанию флоры крайних полярных пределов Евразии. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1948а, 53, 4, с. 91—102.
- Тихомиров Б. А. К характеристике флоры западного побережья Таймыра. — Тр. Карело-Финского ун-та, Петрозаводск, 1948б, 2, 84 с.
- Kjellman F. R. Die Phanerogamenflora der Sibirischen Nordküste. — In: Die wissenschaftlichen Ergebnisse der Vega-Expedition. 1. Leipzig, 1883, S. 94—139.
- Луnge В. Vascular plants and lichens. The Norwegian north polar expedition with the «Moud» 1918—1925. — Sci. results, Bergen, 1929, 5, 1, p. 3—15.

Л. С. Б Л А Г О Д А Т С К И Х, А. Л. Ж У К О В А, Н. В. М А Т В Е Е В А

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ И ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ МЫСА ЧЕЛЮСКИИ

(Институт биологических проблем Севера, Магадан
и Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград)

Сто лет назад ботаник Ф. Чильман, участник экспедиции А. Норденшельда на судне «Вега» собрал коллекцию мхов на м. Челюскин, которая была обработана Х. Арнеллем (Arnell, 1918). Опубликованный список включал 45 видов листостебельных и 8 печеночных мхов. В 1973—1974 гг. лаборатория Крайнего Севера БИН АН СССР организовала экспедицию на м. Челюскин, где геоботаниками И. П. Сафроновой и Н. В. Матвеевой была собрана коллекция, насчитывающая около 200 образцов. Мхи собирались в процессе геоботанических описаний в радиусе 5 км в окрестностях полярной станции. В обработку также включены коллекционные материалы, собранные в конце 60-х годов геологом Д. И. Юрченко. Коллекция была обработана Л. С. Благодатских и хранится в Гербарии отдела низших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

На водоразделах исследованного района господствуют лишайниково-моховые, моховые и лишайниковые сообщества. Они несколько различаются по составу, проективному покрытию, преобладают тех или иных видов, но в целом разнообразие группировок невелико. В зависимости от положения в рельефе, механического состава грунта и увлажнения общее покрытие растительности меняется от 5—10 до 60—70%. Большую площадь занимают выходы коренных пород, в основном алевролитов, в виде крупно-, средне- и мелкообломочного щебня. Реже встречаются гряды выходов доломитов (Матвеева, Черпов, 1976). Перечислим основные типы местообитаний и приуроченные к ним группировки растительности, в которых сделаны сборы мхов.

I. Крупно- и среднеобломочные выходы коренных пород (алевролитов и кварцев) с небольшим количеством мелкозема с разрозненными куртинками мхов и лишайников (*Racomitrium lanuginosum*, *Ditrichum flexicaule*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica* s. l.).

II. Мелкообломочные россыпи на плоских вершинах и увалах, сложенных из доломитов с значительной примесью мелкозема, с хорошо выраженной сортировкой материала в виде каменных полигонов, с лишайниково-моховыми группировками по трещинам (*Cetraria delisei*, *C. islandica* s. l.).

III. Слабо дренированные равнинные участки, сложенные мелкоземом морских четвертичных отложений и продуктами выветривания коренных пород: а) участки с крайне разреженной растительностью, приуроченной к трещинам вокруг полигонов, в основном из *Aulacomnium turgidum*, *Orthothecium chryseum*, *Phippsia algida*, *Cerastium regelii*;

б) участки с куртинно-подушечным распределением растительности с мелкими полигопами, при покрытии растениями от 20 до 40%; основные виды — *Racomitrium lanuginosum*, *Bryum tortifolium*, *Dicranoweisia crispula*, *Cerastium regelii*, *Stellaria edwardsii*; в) участки с тундроподобной растительностью, общее покрытие 40—60%, с сетчато-полигональным распределением дернины, в основном из *Ditrichum flexicaule*, *Aulacomnium turgidum*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia glauca*.

IV. Переувлажненные участки, термокарстовые мочажины, русла весепных водотоков, берега ручьев.

В списке приведены виды, указанные Х. Арнеллем, но не найденные при позднейших сборах (помечены звездочкой). В этих случаях после названия вида, даваемого с учетом современной номенклатуры (Абрамова и др., 1961; Савич-Любипцкая, Смирнова, 1970), в скобках дается название, под которым вид приводится у Х. Арнелля (Arnell, l. c.).

В списке указывается приуроченность вида к основным, перечисленным выше типам местообитания, обозначенным соответствующими римскими цифрами; форма произрастания вида, его совместная встречаемость с другими видами; наличие спорогопов; частота встречаемости по пятибалльной шкале: очень редко — 1—2 нахождения, редко — 3—5 находений, часто — встречается в нескольких экотопах, но в их пределах в небольшом количестве, обычно в виде примесей, часто — встречается почти во всех экотопах в заметном обилии, очень часто — встречается повсеместно, образует заметные скопления.

Виды расположены по системе Флейшера—Бротеруса (Абрамова и др., 1961).

1. *Andreaea rupestris* Hedw. Образует небольшие, очень плотные подушки без примеси других видов. I, IIIб. Часто.

2. *Polytrichum alpinum* Hedw. Один из распространенных видов, всегда в виде примесей с другими. Иногда спороносит. I, II, IIIб, IIIв. Часто.

3. *P. fragile* Bryhn. Растет единичными короткими стебельками вместе с печеночными мхами *Gymnomitrium coralloides*, *Cephaloziella arctica*. IIIб, IIIв. Печасто.

4. *P. piliferum* Hedw. Растет единичными стебельками вместе с *P. alpinum* на щебнистом грунте. I. Редко.

5. *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe. Один из самых распространенных видов, встречается повсеместно, обычно образует большие, диаметром до 10 см, плотные полусферические подушки; кроме того, постоянно в примеси к другим видам; входит в состав доминантов растительных группировок на различных грунтах. I, II, IIIа, IIIб, IIIв. Очень часто.

6. *Saelania glaucescens* (Hedw.) Broth. [*S. caesia* (Vill.) Lindb.]*

7. *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. Растет вместе с печеночными мхами на почве. II, IIIб. Редко.

8. *Distichium capillaceum* (Hedw.) B. S. G. Обычно встречается как примесь в дерновипках *Ditrichum flexicaule*, *Orthothecium chryseum*. I, II. Печасто.

9. *D. hagenii* Ryan. (*Swartzia hagenii* Ryan).*

10. *Seligeria polaris* Berggr. Образует тонкую нежную дерновинку на поверхности мелкозема среди щебня. I, II. Очень редко.

11. *Blindia acuta* (Hedw.) B. S. G. Растет небольшими чистыми дерновинками, иногда вместе с *Orthothecium chryseum*. I, IIIв, IV. Редко.

12. *Amphidium lapponicum* (Hedw.) Schimp. [*Anoetangium lapponicum* (Hedw.) Hedw.]*

13. *Dicranoweisia crispula* (Hedw.) Milde. Один из наиболее распространенных видов, образует большие, диаметром до 10 см, плотные полусферические подушки, почти без примеси других видов. I, II, IIIб, IIIв. Очень часто.

14. *Oncophorus compactus* (B. S. G.) Schljak. Растет небольшими дерновинками. IIIв. Редко.
15. *O. wahlenbergii* Brid. Образует небольшие чистые дерновинки. IIIв, IV. Нечасто.
16. *O. virens* (Hedw.) Brid.*
17. *Arctoa fulvella* (Dicks.) B. S. G. var. *anderssonii* (Wich.) Grout. Образует большие чистые дерновинки. Споропосит. IIIв. Очень редко.
18. *Kiaeria glacialis* (Berggr.) Hag. Встречается только как незначительная примесь в дерновинках *Orthothecium chryseum*. IIIв. Редко.
19. *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwaegr. Встречается как небольшая примесь в дерновинках *Bartramia ithyphylla*, *Rhacomitrium lanuginosum*. I, IIIб. Редко.
20. *D. congestum* Brid. Растет на почве, встречен с *Pohlia* sp. IIIб. Очень редко.
21. *D. spadiceum* Zett. Встречен в виде незначительной примеси в дерновинке *Oncophorus wahlenbergii*. IIIв. Очень редко.
22. *D. angustum* Lindb. Образует небольшие дерновинки вместе с печеночными мхами *Cephaloziella arctica*, *Lophozia alpestris*. IIIб, IIIв. Нечасто.
23. *Encalypta alpina* Sm. Растет единичными стебельками на мелкозем. IIIа. Очень редко.
24. *E. rhabdocarpa* Schwaegr. [*Leersia rhabdocarpa* (Schwaegr.) Lindb.]*
25. *E. streptocarpa* Hedw. Растет единичными стебельками. I, II, IIIа. Редко.
26. *Pottia heimii* (Hedw.) Fuernr. var. *obtusifolia* (R. Brown) Hag. [*Tortula heimii* (Hedw.) Mitt. var. *arctica* Lindb.]*
27. *Tortula ruralis* (Hedw.) Crome. Образует мелкие дерновинки. IIIа, IIIб, IIIв. Нечасто.
28. *T. mucronifolia* Schwaegr.*
29. *Tortella fragilis* (Hook. et Wils.) [*Mohlia fragilis* (Drumm.) Lindb.]*
30. *Trichostomum cuspidatissimum* Card. et Ther. Встречается единичными стебельками среди других мхов. II, IIIв. IV. Редко.
31. *Barbula icmadophila* Schimp. ex C. Muell.*
32. *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chen. Растет единичными стебельками. IIIа. Очень редко.
33. *Schistidium strictum* (Turn.) Mort. Один из распрострапленных видов, образует небольшие, диаметром до 5 см, плотные дерновинки, без примесей других видов. I, II, IIIа, IIIб, IIIв. Очень часто.
- F. hyperboreum* (Arn.) L. Savicz. et Z. Smirn. (*Grimmia gracilis* var. *hyperborea* Arn.)*
34. *S. apocarpum* (Hedw.) B. S. G. [*Grimmia apocarpa* (L.) Hedw.]*
35. *Rhacomitrium canescens* (Hedw.) Brid. Один из распрострапленных видов, образует маленькие рыхлые дерновинки. I, II, IIIа, IIIб, IIIв. Очень часто.
36. *R. lanuginosum* (Hedw.) Brid. Один из самых распрострапленных видов, встречается повсеместно, обычно образует большие, диаметром 10—30 см, полусферические подушки, кроме того, постоянно в примеси к другим видам, входит в состав доминантов растительных группировок на различных группах. I, II, IIIа, IIIб, IIIв. Очень часто.
37. *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb. Образует маленькие рыхлые дерновинки высотой не более 0.5 см, обычно встречается в стерильном состоянии. IIIб. Редко.
38. *P. drummondii* (C. Muell) Andrews. [*P. commutata* (Schimpr.) Lindb.]*
39. *Bryum tortifolium* Brid. Один из наиболее распрострапленных видов, встречается преимущественно на суглинистых почвах, образует небольшие, диаметром 3—4 см, плотные подушки почти без примеси других мхов. II, IIIа, IIIб, IIIв. Очень часто.

40. *B. nitidulum* Lindb.*
41. *B. rutilans* Brid.*
42. *B. arcticum* (R. Brown) B. S. G.*
43. *B. teres* Lindb.*
44. *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. Один из наиболее распространенных видов, встречается повсеместно, особенно обилеп па суглинистых почвах с повышенным увлажнением, подушек не образует, заполняет трещины между полигонами, входит в состав доминантов растительного покрова. II, IIIa, IIIб, IIIв. Очень часто.
45. *Conostomum tetragonum* (With.) Lindb. Встречается как небольшая примесь вместе с другими мхами. IV. Очень редко.
46. *Bartramia ithyphylla* Brid. Встречается как небольшая примесь вместе с *Oncophorus wahlenbergii*. I, IIIв. Очень редко.
47. *Philonotis tomentella* Mol.*
48. *P. fontana* (Hedw.) Brid. Растет единичными стебельками вместе с другими мхами. IIIв. Очень редко.
49. *Timmia norvegica* Zett. Растет единичными стебельками среди других мхов. I. Очень редко.
50. *T. austriaca* Hedw. Растет единичными стебельками среди других мхов. I, IIIa. Очень редко.
51. *Myurella julacea* (Schwaegr.) B. S. G.*
52. *M. apiculata* (Hüb.) B. S. G. Растет единичными стебельками. I. Очень редко.
53. *Campyllum polygamum* (B. S. G.) Lange et C. Jens. Встречается как незначительная примесь в дерновинках *Ditrichum flexicaule*. IIIa, IIIб. Очень редко.
54. *C. stellatum* (Hedw.) Lange et C. Jens. Иногда образует мелкие чистые дерновинки, чаще встречается как примесь к другим видам. IIIa, IIIв. Редко.
55. *C. zemliae* C. Jens. Образует мелкие чистые дерновинки или встречается вместе с *Aulacomnium turgidum*. IIIa, IIIв. Редко.
56. *Drepanocladus exannulatus* (B. S. G.) Warnst. Встречается как очень незначительная примесь к *D. latifolius*. IIIв. Очень редко.
57. *D. uncinatus* (Hedw.) Warnst. Один из наиболее распространенных видов, встречается повсеместно, иногда образует почти чистые небольшие, рыхлые дерновинки, чаще встречается в смеси с *Rhacomitrium lanuginosum*, *Calliergon sarmentosum*. IIIa, IIIв. Очень часто.
58. *D. revolvens* (Turn.) Warnst. Образует небольшие дерновинки обычно вместе с другими видами, предпочитает влажные местообитания или микротрещины. IIIa, IIIб, IIIв, IV. Нечасто.
59. *D. latifolius* (Lindb. et Arn.) Broth. Образует небольшие плотные дерновинки, но чаще встречается вместе с *D. revolvens*, *Calliergon sarmentosum*, *Orthothecium chryseum* и даже *Schistidium strictum*, предпочитает влажные биотопы. I, IIIб, IIIв, IV. Часто.
60. *D. sendtneri* (Schimp.) Warnst. Встречается как незначительная примесь вместе с другими видами р. *Drepanocladus*. II. Очень редко.
61. *Hygrohypnum polare* (Lindb.) Broth. Встречается единичными стебельками или мелкими чистыми дерновинками вдоль микротрещин. IIIa, IIIб. Редко.
62. *Calliergon sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb. Один из распространенных видов, встречается почти повсеместно в виде небольших дерновинок, чаще всего в смеси с *Orthothecium chryseum*, *Drepanocladus latifolius*, *D. uncinatus*, *Tomenthypnum nitens*, во влажных местообитаниях может доминировать. IIIa, IIIв, IV. Часто.
63. *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske. Обычно встречается в смеси с другими видами, но иногда образует чистые, прижатые к почве дерновинки. I, IIIa, IIIв. Часто.

64. *Brachythecium turgidum* (Hartm.) Kindb. Несколько стебельков встречено в дерновинке *Calliergon sarmentosum*. IV. Очень редко.

65. *B. plumosum* (Hedw.) B. S. G. [*Hypnum plumosum* Hedw.]*

66. *Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jennings. Несколько стебельков встречено в дерновинке *Bryum* sp. IIIa. Очень редко.

67. *Orthothecium strictum* Lor. Встречается как небольшая примесь вместе с *O. chryseum*. I, IIIa, IIIв. Редко.

68. *O. chryseum* (Schwaegr.) B. S. G. Один из самых распространенных видов, встречается повсеместно, образует плотные дерновинки, которые из-за формы роста этого мха не полусферические, а в виде холмика высотой до 5 см в центре; на суглинистых почвах может доминировать, тогда заполняет трещины между полигонами. I, II, IIIa, IIIб, IIIв, IV. Очень часто.

69. *Isoperigium pulchellum* (Hedw.) Jaeg. et Sauerb. [*I. nitidum* (Wg.) Lindb. var. *pulchellum* (Dicks.) Lindb.]*

70. *Hypnum bambergeri* Schimp. Встречается в виде единичных стебельков среди других мхов. I. IIIв. Очень редко.

71. *H. revolutum* (Mitt.) Lindb. (*Stereodon revolutus* Mitt.)*

72. *Hypnum subimponens* Lesq. Обычно встречается в смешанных дерновинках вместе с *Aulacomnium turgidum*, *Calliergon sarmentosum*, *Dicranoweisia crispula*, иногда образует чистые мелкие дерновинки, прижатые к земле. II, IIIa, IIIв. Нечасто.

73. *H. hamulosum* B. S. G. (*Stereodon hamulosus* Lindb.)*

74. *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr. Встречается как незначительная примесь вместе с *Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus uncinatus*, иногда образует почти чистые небольшие рыхлые дерновинки. IIIa, IIIв. Нечасто.

Приведенный список включает 74 вида листостебельных мхов, относящихся к 44 родам и 20 семействам. Вероятно, конкретная бриофлора окрестностей м. Челюскин выявлена достаточно полно. Объем флоры листостебельных мхов здесь того же порядка, что и в полярных пустынях Земли Франца-Иосифа (Савич, 1930). Наиболее богаты семейства *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, *Bryaceae*. Эти семейства преобладают и в подзоне типичных тундр на Таймыре (Благодатских, 1973). По сравнению с тундровой зоной общее обеднение флоры наиболее заметно сказалось в полном отсутствии представителей сфагновых мхов, а также сем. *Mniaceae*.

На м. Челюскин нет участков со сплошным моховым покровом. Мхи образуют сеть, приуроченную к трещинам между полигонами, или встречаются в виде изолированных подушек. Их проективное покрытие меняется от 5 до 60%. Мхи сохраняют ведущее положение в сложении растительного покрова, но состав доминантов, по сравнению с тундровой зоной, меняется. Основные доминанты тундровых сообществ — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Tomenthypnum nitens* — здесь сдают свои позиции и встречаются в виде примеси. Сохраняет активность лишь *Aulacomnium turgidum*. Ведущее положение в сложении растительных группировок на м. Челюскин занимают *Ditrichum flexicaule*, *Racomitrium lanuginosum*, *Bryum tortifolium*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranoweisia crispula*, *Orthothecium chryseum*. Эти виды в тундровой зоне на Таймыре имеют подчиненное значение и обычно встречаются как примеси.

Здесь отсутствуют водные и типичные болотные мхи. Во влажных местообитаниях в угнетенном состоянии растут *Orthothecium chryseum*, *Calliergon sarmentosum*, *Tomenthypnum nitens*.

Интересно отметить, что некоторые виды водных мхов (*Hygrophypnum polare*, *Blindia acuta*) или типичные обитатели переувлажненных местообитаний тундровой зоны (*Calliergon sarmentosum*) хорошо растут на суглинистом грунте водоразделов м. Челюскин.



Рис. 1. Подушка *Ditrichum flexicaule* на выходах алевролитов.

Одна из важнейших особенностей структуры растительного покрова, которая уже отмечалась для м. Челюскин (Матвеева, Чернов, 1976) — образование подушечных форм у большинства видов. Это характерно и для цветковых растений, и для лишайников, и для мхов. Формирование полусферических подушек типично для *Racomitrium lanuginosum*, *Ditrichum flexicaule* (см. рисунок), *Dicranoweisia crispula*, *Bryum tortifolium*. Характерно, что лучшую жизнеспособность и наибольшую встречаемость имеют виды, способные к такой форме роста. При такой форме основная масса растений спрятана внутри подушки и хотя бы частично укрыта от крайне неблагоприятных воздействий внешней среды. Изолированные подушки мхов служат убежищем для цветковых растений, лишайников, почвенных беспозвоночных. Каждая из таких подушек, по существу, — миниатюрный ценоз со специфическими взаимоотношениями компонентов. Поэтому, несмотря на крайнюю разреженность покрова в полярных пустынях, листостебельные мхи являются там не только доминантами, но играют роль эдификаторов, хотя и с ограниченной сферой действия.

Специальных сборов печеночных мхов на м. Челюскин не проводилось. Они были выявлены (А. Л. Жуковой) при просмотре гербария листостебельных мхов (201 образец), а также напочвенных лишайников (605 образцов). Ниже приводится список печеночных мхов, который насчитывает 25 видовых и внутривидовых таксонов, относящихся к 16 родам и 11 семействам. Виды расположены по Мюллеру (Müller, 1954).

Ptilidiaceae: *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe.;

Blepharostomaceae: *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete* Bryhn et Kaal.;

Hygrobiellaceae: *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trev.;

Lophoziaaceae: *Chandonanthus setiformis* (Ehrh.) Lindb., *Lophozia alpestris* (Schleich.) Evans, *Leiocolea badensis* (Gottsche) Jørg., *L. heterocolpa* (Thed) Hove., *L. heterocolpa* var. *harpanthoides* (Bryhn et Kaal.) Schust., *Orthocaulis kunzeanus* (Hübener) Buch, *Sphenolobus minutus* (Crantz) Steph., *S. minutus* var. *grandis* (Lindb.) Lindb. et Arn., *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) Buch.;

Marsupellaceae: *Gymnomitrium concinnatum* Corda, *G. corallioides* Ness;
Jungermanniaceae: *Solenostoma pumilum* ssp. *polaris* (Berggr.) Schust.;
Southbiaceae: *Arnellia fennica* (Gotsche) Lindb.;
Plagiochilaceae: *Plagiochila arctica* Bryhn. et Kaal.;
Scapaniaceae: *Scapania calcicola* (Arn. et Perss.) Ingham., *S. gymnostomophila* Kaal., *S. degenii* Schiffner, *S. lingulata* Buch, *S. paludicola* Loeske et K. Müll., *S. simmonsii* Bryhn et Kaal.;
Cephaloziellaceae: *Cephaloziella arctica* Bryhn et Douin;
Odontoschismaceae: *Odontoschisma denudatum* (Nees) Dum.

Печеночные мхи встречаются, как правило, в незначительном количестве в виде примеси в дерновинках листостебельных мхов. Исключение составляют *Gymnomitrium corallioides* — пионер зарастания голого грунта — и иногда *Cephaloziella arctica*, которая образует заметные скопления. Наиболее часто встречаются *C. arctica*, *Tritomaria quinquedentata*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Sphenolobus minutus*. У ряда видов (*Lophozia alpestris*, *Scapania gymnostomophila*, *S. lingulata*) неоднократно отмечены выводковые почки, у *Cephaloziella arctica* — многократно периангии, у *Anthelia juratzkana* — постоянно зрелые коробочки.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова А. Л., Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. И. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.—Л., 1961. 714 с.
Благодатских Л. С. Листостебельные мхи района Тарейского стационара (Западный Таймыр). — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 107—119.
Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—311.
Савич Л. И. Мхи архипелага Франца-Иосифа, Северной Земли и о. Визе, собранные В. И. Савичем во время полярной экспедиции 1930 г. на ледоколе «Г. Седов». — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1936, сер. II, 3, с. 505—578.
Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. И. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., 1970. 824 с.
Arnell H. W. Die Moose der Vega-Expedition. — Arkiv för Botanik, 1918, 15, 5, S. 1—111.
Müller K. Die Lebermose Europas. — In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz, 6, 1951, S. 195—199.

Т. Х. ПИЙН

НАПОЧВЕННЫЕ ЛИШАЙНИКИ МЫСА ЧЕЛЮСКИН

(Таллинский ботанический сад АН ЭССР)

ВВЕДЕНИЕ

Впервые на м. Челюскин собирал лишайники шведский лихенолог Э. Альмквист во время экспедиции Норденшельда на судне «Вега» в 1878—1879 гг. Среди них до вида было определено и 24 напочвенных лишайника (Almquist, 1883). Этот гербарий находится в Упсала, и, согласно устному сообщению Р. Сантессона, его ревизией никто не занимался. Коллекция Альмквиста несомненно требует пересмотра, поэтому его сведений о лишайниках м. Челюскин мы не включили в статью.

Вторым коллектором лишайников на м. Челюскин был А. А. Бялыницкий-Бируля во время экспедиции Э. В. Толля (1900—1901 гг.). Этот материал был впоследствии обработан А. А. Еленкиным (1906, 1909). На его основе Еленкин в 1906 г. описал новый вид — *Placodium subfruticulosum* Elenk. Всего им приводится для м. Челюскин 13 видов лишайников, из них 10 напочвенных.

Для данной статьи обработан гербарий напочвенных лишайников из 638 экземпляров, собранный членами Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Коллекторы: И. Сафронова (в 1973 г. — 288 гербарных экземпляров), В. Мазинг (в 1974 г. — 250) и Н. Матвеева (в 1974 г. — 100).

Обработка материала проводилась автором настоящей статьи при кафедре систематики растений и геоботаники Тартуского университета, в отделе низших растений ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и в Таллинском ботаническом саду АН Эстонской ССР.

Гербарий хранится в Таллинском ботаническом саду АН ЭССР.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК НАПОЧВЕННЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Под напочвенными лишайниками мы понимаем виды, представители которых обитают на разных субстратах: голом грунте, водорослевой корке, остатках печеночников, мхов, травянистых растений и кустарничков, на живых печеночниках, мхах, лишайниках, а также среди них.

Приводимый ниже систематический список напочвенных лишайников м. Челюскин содержит 125 видов, что составляет 78% от установленной нами флоры исследованного района на основе имеющегося гербария (160 видов). 35 видов не включены в список и требуют дальнейшей обработки. 11 из них вошли на уровне рода в таксономический анализ (*Polyblastia* sp. — 1, *Thelidium* sp. — 2, *Collema* sp. — 1, *Leptogium* sp. — 1, *Bilimbia* sp. — 1, *Lecidea* sp. — 1, *Toninia* sp. — 2, *Pertusaria* sp. — 1, *Lepraria* sp. — 1).

В систематическом списке семейства расположены по системе Пельта (Poelt, 1973).

Для каждого вида указываются:

1) субъективная оценка общей встречаемости (очень редко — 1—2 местообитания, редко — 3—5, иногда — 6—15, часто — 16—30, очень часто — больше 30);

2) принадлежность вида к тому или другому географическому элементу по разным авторам (в сомнительных случаях за названием элемента следует вопросительный знак или замечание о том, что общее распространение вида не выяснено).

Сем. *Verrucariaceae*: 1. *Placidopsis cervinula* (Nyl.) Vain. Редко. Аркто-альпийский вид (Пийн, Мартин, 1978). 2. *Polyblastia gothica* Th. Fr. Очень редко. Распространение не выяснено. 3. *P. nigrata* (Nyl.) Lönnr. Иногда. Распространение не выяснено. 4. *P. terrestris* Th. Fr. Редко. Аркто-альпийский (?) вид.

Сем. *Microglanaceae*: 5. *Microglana reducta* Th. Fr. Редко. Арктический (?) вид. 6. *M. sphinctrinoides* (Nyl.) Lönnr. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940).

Сем. *Sphaerophoraceae*: 7. *Sphaerophorus fragilis* (L.) Pers. Редко. Аркто-альпийский вид. 8. *S. globosus* (Huds.) Vain. Часто. Аркто-альпийский вид.

Сем. *Lichinaceae*: 9. *Pyrenopsis pulvinata* (Schaer.) Th. Fr. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940).

Сем. *Placynthiaceae*: 10. *Psoroma hypnorum* (Vahl.) S. Gray. Часто. Аркто-альпийский вид.

Сем. *Peltigeraceae*: 11. *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. var. *variolosa* (Massal.) Thoms. Редко. Гипоаркто-монтанный вид (Трасс, 1970). 12. *P. canina* (L.) Willd. Редко. Мультирегиональный вид (Трасс, 1970). 13. *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln. em. Dombr. Редко. Распространение не выяснено. 14. *P. polydactyloides* Nyl. Редко. Распространение не выяснено. 15. *P. spuria* (Ach.) DC. var. *leptoderma* (Nyl.) Frey. Иногда. Бореальный вид (Окснер, 1940). 16. *P. venosa* (L.) Baumg. Очень редко. Гипоаркто-монтанный вид (Трасс, 1970). 17. *Solorina bispora* Nyl. Редко. Аркто-альпийский вид (Пийн, Трасс, 1971). 18. *S. crocea* (L.) Ach. Иногда. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 19. *S. octospora* (Arnold) Arnold. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Трасс, 1970).

Сем. *Nephromiaceae*: 20. *Nephroma exallidum* (Nyl.) Nyl. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940).

Сем. *Collemataceae*: 21. *Collema ceranicum* Nyl. Иногда. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974). 22. *C. tenax* (Sw.) Ach. em. Degel. Иногда. Голарктический вид (Трасс, 1970). 23. *Leciophysma finmarkicum* Th. Fr. Очень редко. Арктический вид (Окснер, 1940). 24. *Leptogium sinuatum* (Huds.) Massal. Иногда. Мультирегиональный вид (Трасс, 1970). 25. *L. tenuissimum* (Dicks.) Fr. Редко. Гипоаркто-монтанный вид (Окснер, 1940).

Сем. *Pannariaceae*: 26. *Pannaria pezizoides* (Web.) Trevis. Очень часто. Аркто-альпийский вид (Трасс, 1970). 27. *Parmeliella arctophila* (Th. Fr.) Malme. Иногда. Арктический вид (Окснер, 1940). 28. *P. praetermissa* (Nyl.) James. Редко. Аркто-альпийский вид (Пийн, Трасс, 1971).

Сем. *Arctomiaceae*: 29. *Arctomia delicatula* Th. Fr. var. *delicatula*. Иногда. Арктический вид (Пийн, Трасс, 1971). 30. *A. interfixa* (Nyl.) Vain. Редко. Арктический вид (Окснер, 1940).

Сем. *Lecideaceae*: 31. *Bacidia bagliettoana* (Massal. et DNot) Jatta. Редко. Голарктический вид (Окснер, 1940). 32. *B. illudens* (Nyl.) Oliv. Редко. Аркто-альпийский (?) вид. 33. *Bilimbia sphaeroides* (Dicks.) Koerb. Очень редко. Мультирегиональный вид (Пийн, Трасс, 1971). 34. *B. subfuscata* (Nyl.) Th. Fr. Редко. Арктический вид (Окснер, 1940). 35. *B. tri-septa* Arnold. Очень редко. Бореальный вид (Окснер, 1940). 36. *Lecidea*

ementiens Nyl. Иногда. Арктический (?) вид. 37. *L. epiphaea* Nyl. Редко. Арктический (?) вид. 38. *L. ramulosa* Th. Fr. Часто. Аркто-альпийский (?) вид. 39. *L. sublimosa* Nyl. Иногда. Арктический (?) вид. 40. *Lopadium coralloideum* (Nyl.) Lyng. Редко. Арктический вид (Пийн, Трасс, 1971). 41. *L. pezizoideum* (Ach.) Koerb. var. *pezizoideum*. Редко. Аркто-альпийский вид (Трасс, 1970). 42. *Mycoblastus tornoensis* (Nyl.) R. Anderson. Иногда. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 43. *Psora lurida* (Dillen.) DC. Очень редко. Мультирегиональный (?) вид. 44. *Toninia lobulata* (Sommerf.) Vain. var. *lobulata*. Очень редко. Var. *theobaldii* (Koerb.) Lyng. Иногда. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 45. ?*T. subaromatica* Vain. Редко. Арктический (?) вид.

С е м. *Lecanoraceae*: 46. *Lecanora epibryon* Ach. var. *epibryon*. Иногда. Аркто-альпийский вид (Трасс, 1970).

С е м. *Aspiciliaceae*: 47. *Pachyospora verrucosa* (Ach.) Massal. Редко. Гипоаркто-монтанный вид (Трасс, 1970).

С е м. *Hypogymniaceae*: 48. *Hypogymnia oroarctica* Krog. Очень редко. Арктический вид (Krog, 1974). 49. *H. subobscura* (Vain.) Poelt. Редко. Аркто-альпийский вид (Пийн, Трасс, 1971).

С е м. *Parmeliaceae*: 50. *Cetraria commixta* (Nyl.) Th. Fr. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 51. *C. cucullata* (Bellardi) Ach. Очень часто. Аркто-альпийский вид (Трасс, 1970). 52. *C. delisei* (Bory) Th. Fr. Очень часто. Аркто-альпийский вид (Пийн, Трасс, 1971). 53. *C. elenkinii* Krog. Иногда. Арктический вид (Krog, 1968). 54. *C. hepaticizon* (Ach.) Vain. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Трасс, 1970). 55. *C. islandica* (L.) Ach. var. *polaris* Rassad. Часто. Мультирегиональный вид (Трасс, 1970). 56. *C. laevigata* Rassad. Редко. Бореальный вид (Пийн, Трасс, 1971). 57. *C. nigricans* (Retz.) Nyl. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 58. *C. nivalis* (L.) Ach. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 59. *C. simmonsii* Krog. var. *intermedia* Krog. Иногда. Арктический вид (Krog, 1968). 60. *C. subtubulosa* Fr. Часто. Аркто-альпийский (?) вид. 61. *C. tilesii* Ach. Часто. Аркто-альпийский вид (Пийн, Трасс, 1971). 62. *Dactylina arctica* (Hook.) Nyl. Часто. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 63. *D. madreporiformis* (Ach.) Tuck. Иногда. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974). 64. *D. ramulosa* (Hook.) Tuck. Иногда. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 65. *Parmelia omphalodes* Ach. Часто. Аркто-альпийский вид (Трасс, 1970).

С е м. *Usneaceae*: 66. *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl. Иногда. Аркто-альпийский вид (Пийн, Трасс, 1971). 67. *A. ochroleuca* (Hoffm.) Massal. Иногда. Аркто-альпийский вид (Пийн, Трасс, 1971). 68. *Bryoria nitidula* (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw. Редко. Аркто-альпийский вид (Brodo, Hawksworth, 1977). 69. *Cornicularia divergens* Ach. Редко. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 70. *Pseudophebe pubescens* (L.) Choisy. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Brodo, Hawksworth, 1977).

С е м. *Stereocaulaceae*: 71. *Stereocaulon alpinum* Laur. Редко. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 72. *S. rivulorum* H. Magn. Очень часто. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974). 73. *S. vesuvianum* Pers. var. *vesuvianum*. Очень редко. Var. *depressum* (H. Magn.) M. Lamb. Иногда. Аркто-альпийский вид (Трасс, 1970). 74. *S. botryosum* Ach. em. Frey. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974).

С е м. *Cladoniaceae*: 75. *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb. ssp. *beringiana* (Ahti) Bird. Редко. Голарктический вид (Трасс, 1970). 76. *C. rangiferina* (L.) Nyl. Редко. Мультирегиональный вид (Трасс, 1970). 77. *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer. Редко. Гипоаркто-монтанный вид (Трасс, 1970). 78. *C. chlorophaea* (Flk. ex Sommerf.) Spreng. em. Asah. Очень редко. Мультирегиональный вид (Трасс, 1970). 79. *C. coccifera* (L.) Willd. Иногда. Мультирегиональный вид (Трасс, 1970). 80. *C. gracilis* (L.) Willd. var. *gracilis*. Редко. Var. *nigripes* (Nyl.) Ahti. Редко. Мультирегиональный вид (Трасс, 1970). 81. *C. lepidota* Nyl. Иногда. Аркто-альпий-

ский вид (Трасс, 1970). 82. *C. macroceras* (Flk.) Ahti. Иногда. Аркто-альпийский (?) вид. 83. *C. pocillum* (Ach.) O. Rich. Часто. Мультирегиональный вид (Окснер, 1940). 84. *C. pyxidata* (L.) Fr. Редко. Мультирегиональный вид (Трасс, 1970). 85. *C. symphyocarpa* (Flk.) Arnold. Очень редко. Мультирегиональный (?) вид. 86. *C. uncialis* (L.) Wigg. Редко. Мультирегиональный вид (Трасс, 1970).

Сем. *Vaeomycetaceae*: 87. *Vaeomyces carneus* (Retz.) Flk. Очень редко. Гипоаркто-монтажный вид (Трасс, 1970). 88. *V. placophyllus* Ach. Очень редко. Гипоаркто-монтажный вид (Окснер, 1940). 89. *V. rufus* (Huds.) Rebert var. *rufus*. Редко. Мультирегиональный вид (Трасс, 1970).

Сем. *Siphulaceae*: 90. *Siphula ceratites* (Wahlenb.) Fr. Очень редко. Арктический вид (Окснер, 1948). 91. *Thamnolia subuliformis* (Ehrh.) W. Culb. Очень часто. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974). 92. *T. vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Пийн, Трасс, 1974).

Сем. *Pertusariaceae*: 93. *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge var. *frigida* f. *frigida*. Очень часто. *O. theleporoides* (Th. Fr.) Lynge. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Трасс, 1970). 94. *O. geminipara* (Th. Fr.) Vain. Редко. Аркто-альпийский (?) вид. 95. *O. gonatodes* (Ach.) Räs. Часто. Аркто-альпийский вид. 96. *O. grimmiae* Lynge. Очень редко. Распространение не выяснено. 97. *Pertusaria bryontha* (Ach.) Nyl. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Пийн, Трасс, 1974). 98. *P. bryophaga* Erichs. var. *robustior* Erichs. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Dibben, 1974). 99. *P. dactylina* (Ach.) Nyl. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Пийн, Трасс, 1974). 100. *P. diffusilis* Erichs. Редко. Арктический (?) вид. 101. *P. oculata* (Dicks.) Th. Fr. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 102. *P. subdactylina* Nyl. Очень редко. Арктический вид (Dibben, 1974). 103. *Varicellaria rhodocarpa* (Koerb.) Th. Fr. Редко. Аркто-альпийский (?) вид.

Сем. *Candelariaceae*: 104. *Candelariella terrestris* Räs. Редко. Арктический (?) вид.

Сем. *Teloschistaceae*: 105. *Caloplaca cinnamomea* (Th. Fr.) Oliv. Редко. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974). 106. *C. jungermanniae* (Vahl.) Th. Fr. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974). 107. *C. tetraspora* (Nyl.) Oliv. Редко. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974). 108. *C. tirolensis* Zahlbr. Иногда. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974). 109. *Protoblastenia terricola* (Anzi) Lynge. Редко. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 110. *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr. var. *finmarkica* (Ach.) Hillm. Очень редко. Мультирегиональный вид (Трасс, 1970). 111. *Xanthoria subfruticulosa* (Elenk.) Piin comb. nova. Basionymum — *Placodium subfruticulosum* Elenkin in Ann. Mycol., vol. IV, No. 1, 1906, p. 37 et in Mém. Acad. Sci. Pétersbourg, VIII, sér. Classe phys.-math., vol. XXVII, № 1, 1909, p. 30, tab. I, fig. 7, 7a et tab. II, fig. 1, 2. Очень редко. Арктический вид.

Сем. *Physciaceae*: 112. *Buellia insignis* (Naeg. in Hepp) Th. Fr. Очень редко. Гипоаркто-монтажный вид (Трасс, 1970). 113. *B. papillata* (Sommerf.) Tuck. Очень редко. Аркто-альпийский (?) вид. 114. *B. scabrosa* (Ach.) Koerb. Очень редко. Голарктический вид (Окснер, 1940). 115. *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt. Очень редко. Гипоаркто-монтажный вид (Окснер, 1940). 116. *Rinodina archaeoides* H. Magn. Иногда. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974). 117. *R. cinnamomea* (Th. Fr.) Räs. Очень редко. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974). 118. *R. roscida* (Sommerf.) Arnold var. *roscida*. Редко. Аркто-альпийский вид (Окснер, 1940). 119. *R. turfacea* (Ach.) Koerb. Иногда. Аркто-альпийский вид (Poelt, 1974).

Сем. *Arthroraphidaceae*. 120. *Arthroraphis anziana* (Lynge) Poelt. Редко. Аркто-альпийский (?) вид. 121. *A. citrinella* (Ach.) Poelt var. *citrinella*. Очень редко. Var. *alpina* (Schaer.) Poelt. Очень редко. Аркто-альпийский (?) вид.

Сем. *Trapeliaceae*: 122. *Placopsis gelida* (L.) Linds. var. *gelida* f. *gelida*. Очень редко. Мультирегиональный вид (Окспер, 1940).

Сем. ? : 123. *Dacampia hookerii* (Borr.) Keissl. Редко. Аркто-альпийский вид.

Lichenes imperfecti: 124. *Lepraria arctica* (Lynge) Wetmore. Иногда. Аркто-альпийский (?) вид. 125. *L. neglecta* (Nyl.) Erichs. Очень редко. Голарктический вид (Трасс, 1970).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Для данного анализа мы сравнили папочвенную лишайнофлору полярных пустынь м. Челюскин (28 семейств, 53 рода, 136 видов) с таковой тундровой зоны Таймыра (32 семейства, 70 родов, 226 видов). В последнюю включены следующие локальные флоры равнинных таймырских тундр: Ары-Мас, Кресты Таймырские, Тарей, окрестности бухты Марии Прохвищевой и истока р. Нижняя Таймыра.

Соотношение семейств папочвенной лишайнофлоры тундровой зоны Таймыра и м. Челюскин по числу видов и родов представлено в табл. 1. Условно включены в число семейств и два более крупных таксона — *Lichenes imperfecti* и *Basidiolichenes*.

Т а б л и ц а 1

Соотношение семейств папочвенной лишайнофлоры тундровой зоны Таймыра и м. Челюскин по числу видов и родов

Место во флоре по числу видов		Семейство	Число видов		Число родов	
тундр. зона	м. Челюскин		тундр. зона	м. Челюскин	тундр. зона	м. Челюскин
1	1	<i>Lecideaceae</i>	33	19	9	7
2	3—4	<i>Cladoniaceae</i>	22	12	2	2
3	2	<i>Parmeliaceae</i>	21	16	4	3
4	3—4	<i>Pertusariaceae</i>	20	12	3	3
5	5	<i>Peltigeraceae</i>	16	9	2	2
6	6	<i>Physciaceae</i>	13	8	5	3
7	7—9	<i>Collemaaceae</i>	12	7	3	3
8	7—9	<i>Verrucariaceae</i>	11	7	4	3
9	7—9	<i>Teloschistaceae</i>	10	7	4	3
10	11	<i>Stereocaulaceae</i>	9	4	1	1
11	10	<i>Usneaceae</i>	8	5	5	4
12	12—15	<i>Baeomycetaceae</i>	6	3	2	1
13	16—20	<i>Hypogynniaceae</i>	5	2	1	1
14—16	—	<i>Gyalectaceae</i>	4	—	2	—
14—16	21—28	<i>Lecanoraceae</i>	4	1	1	1
14—16	21—28	<i>Candelariaceae</i>	4	1	2	1
17—18	16—20	<i>Microglanaceae</i>	3	2	2	1
17—18	12—15	<i>Lichenes imperfecti</i>	3	3	1	1
19—26	21—28	<i>Placynthiaceae</i>	2	1	2	1
19—26	21—28	<i>Nephromiaceae</i>	2	1	1	1
19—26	—	<i>Lobariaceae</i>	2	—	2	—
19—26	12—15	<i>Pannariaceae</i>	2	3	2	2
19—26	16—20	<i>Arctomiaceae</i>	2	2	1	1
19—26	12—15	<i>Siphulaceae</i>	2	3	1	2
19—26	—	<i>Acarosporaceae</i>	2	—	1	—
19—26	16—20	<i>Arthroraphidaceae</i>	2	2	1	1
27—32	16—20	<i>Sphaerophoraceae</i>	1	2	1	1
27—32	21—28	<i>Lichinaceae</i>	1	1	1	1
27—32	21—28	<i>Aspiciliaceae</i>	1	1	1	1
27—32	—	<i>Ramalinaceae</i>	1	—	1	—
—	21—28	<i>Trapeliaceae</i>	—	1	—	1
27—32	21—28	Сем. ?	1	1	1	1
27—32	—	<i>Basidiolichenes</i>	1	—	1	—

Примечание. Прочерк означает, что семейство отсутствует.

Напочвенные лишайники м. Челюскин относятся к 28 семействам, тундровой зоны — к 32.

На м. Челюскин отсутствуют представители сем. *Gyalectaceae* (роды *Dimerella* и *Gyalecta*), *Lobariaceae* (*Sticta*, *Lobaria*), *Ramalinaceae* (*Ramalina*), *Acarosporaceae* (*Biatorella*) и *Basidiolichenes* (*Omphalina*). Уменьшается роль сем. *Cladoniaceae*, *Hypogymniaceae*, *Lecanoraceae*, *Candelariaceae*, возрастает относительное (по занимаемому месту во флоре) значение сем. *Parmeliaceae*, *Usneaceae*, *Pannariaceae* и *Siphulaceae*. Общее обеднение видового состава наблюдается почти во всех семействах. Число родов в разных семействах по сравнению с тундровой зоной уменьшается или остается таким же, за исключением сем. *Siphulaceae*.

В тундровой зоне Таймыра насчитывается 70 родов напочвенных лишайников, а на м. Челюскин — 53. Кроме вышеназванных, здесь также отсутствуют роды *Endopyrenium* (сем. *Verrucariaceae*), *Thrombium* (*Microglanaceae*), *Polychidium* (*Placynthiaceae*), *Catillaria* и *Lecidella* (*Lecideaceae*), *Asahinea* (*Parmeliaceae*), *Evernia* (*Usneaceae*), *Icmadophila* (*Baeomycetaceae*), *Candelaria* (*Candelariaceae*), *Fulgensia* (*Teloschistaceae*), *Physcia* и *Phaeophyscia* (*Physciaceae*).

На м. Челюскин видовое обеднение наблюдается во всех родах, за исключением *Cetraria* и *Toninia*, которые являются многовидовыми в равнинных тундрах Таймыра (табл. 2). При этом больше всего уменьшается видовое богатство родов *Cladonia*, *Lecidea*, *Pertusaria*, *Leptogium*, *Peltigera*, *Stereocaulon*, *Parmelia*.

Т а б л и ц а 2

Соотношение многовидовых родов напочвенной лихенофлоры тундровой зоны Таймыра и м. Челюскин по числу видов

Место во флоре по числу видов		Род	Число видов	
тундр. зона	м. Челюскин		тундр. зона	м. Челюскин
1	2	<i>Cladonia</i>	19	10
2—3	5	<i>Lecidea</i>	13	5
2—3	3	<i>Pertusaria</i>	13	7
4—5	4	<i>Peltigera</i>	11	6
4—5	1	<i>Cetraria</i>	11	12
6—7	13—19	<i>Leptogium</i>	9	3
6—7	6—12	<i>Stereocaulon</i>	9	4
8	6—12	<i>Caloplaca</i>	7	4
9—11	33—53	<i>Parmelia</i>	6	1
9—11	6—12	<i>Ochrolechia</i>	6	4
9—11	6—12	<i>Rinodina</i>	6	4
12—16	6—12	<i>Polyblastia</i>	5	4
12—16	13—19	<i>Solorina</i>	5	3
12—16	33—53	<i>Psora</i>	5	1
12—16	20—32	<i>Hypogymnia</i>	5	2
12—16	13—19	<i>Baeomyces</i>	5	3
17—20	—	<i>Endopyrenium</i>	4	—
17—20	6—12	<i>Toninia</i>	4	5
17—20	33—53	<i>Lecanora</i>	4	1
17—20	13—19	<i>Buellia</i>	4	3

Примечание. Прочерк означает, что род отсутствует.

Процентное соотношение многовидовых родов (по 4 вида и больше) в сравниваемых флорах примерно одного порядка; участие маловидовых родов (2—3 вида) увеличивается на м. Челюскин примерно в три раза, а одновидовых — уменьшается приблизительно на одну треть. При сравнении соотношения многовидовых, маловидовых и одновидовых родов во флоре напочвенных лишайников и высших растений м. Челюскин вы-

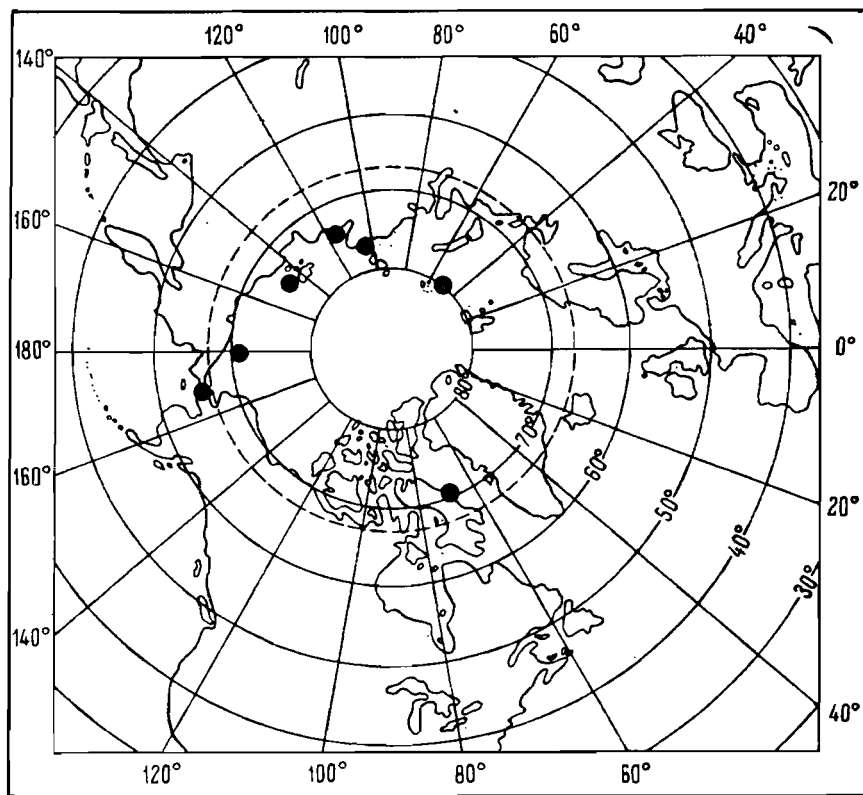


Рис. 1. Карта распространения *Cetraria elenkinii* Krog. (Круг, 1968, с дополнением).

ясняется, что у лишайников многовидовых родов в два раза больше и одно-видовых родов почти в четыре раза меньше, чем у высших растений. Эти различия могут быть объяснены некоторыми преимуществами лишайников перед цветковыми растениями в экстремальных условиях, хотя вероятность различных лишайников также неодинакова.

Общими для равнинных тундр Таймыра (226 видов) и м. Челюскин (136 видов) оказались 122 вида папочвенных лишайников.

Остальные 14 видов образуют неоднородную группу.

Арктическим видом, максимум распространения которого связан именно с полярными пустынями, является *Cetraria elenkinii*, по данным Х. Круг, встречается на островах Северного Ледовитого океана (рис. 1). Круг считает, что *C. elenkinii* представляет собой реликтовый лишайник с дизъюнктивным ареалом, связанный с территорией, которая не была покрыта льдом в период максимального оледенения. Геологические данные свидетельствуют о том, что оледенение на м. Челюскин имело место. Очевидно, что *C. elenkinii* здесь появился после ледникового периода. Поскольку отличие *C. elenkinii* от *C. nigricascens* Elenk., встречающегося и в тундровой зоне, является спорным, считать его полирпоустынным элементом преждевременно.

В эту группу входят также малозаметные пакишпые виды *Bilimbia subfuscata*, *B. trisepta* и *Psora lurida*, распространение которых на Таймыре является предметом дальнейшего изучения. Возможно, они встречаются и в тундровой зоне Таймыра.

Очень влаголюбивый арктический океанический вид *Siphula ceratites* до сих пор не был обнаружен в локальных флорах тундровой зоны Таймыра, с которыми мы сравниваем папочвенную лишайнофлору м. Че-

люскин. На м. Челюскин он был найден на очень влажном склоне (на доломитах).

Два вида — *Sphaerophorus fragilis* и *Xanthoria subfruticulosa* — не растут в равнинных тундрах Таймыра, но обильно представлены на горном плато Тулай-Кирыка и в горах Быррага. На м. Челюскин эти виды приурочены к каменистым выходам алевролитов.

Из 7 видов, которые встречаются в тундровой зоне только на каменистом субстрате, на м. Челюскин, кроме своих обычных биотопов, были отмечены на мхах и остатках мхов *Hypogymnia oroarctica*, *Cetraria commixta*, *C. hepatizon*, *Pseudephebe pubescens*, на щебнистом грунте — *Placopsis gelida*, *Stereocaulon botryosum* и *S. vesuvianum*.

Определенный интерес представляет отсутствие в сборах целого ряда видов, широко распространенных в равнинных тундрах Таймыра: *Peltigera rufescens* (Weiss) Humb., *Solorina saccata* (L.) Ach., *Leptogium arcticum* P. M. Jörg., *Lecidea berengeriana* (Massal.) Th. Fr., *L. cuprea* Sommerf., *Cornicularia aculeata* (Schreb.) Ach., *Cladonia pleurota* (Flk.) Schaer., *Baeomyces roseus* Pers., *Ochrolechia upsaliensis* (L.) Massal., *Pertusaria octomela* (Norm.) Erichs., *P. panyrga* (Ach.) Massal., *Caloplaca stillicidiorum* (Vahl.) Lyng., *Rinodina mniaraea* (Ach.) Koerb. и др.

Далеко не все виды из преобладающих 10 семейств в лишайфлоре м. Челюскин чувствуют себя здесь удовлетворительно. При сравнении жизнеспособности и встречаемости видов различных семейств оказывается, что единственное «процветающее» семейство — *Parmeliaceae*. В остальных семействах нормальная жизнеспособность и высокая встречаемость наблюдаются только у некоторых таксонов, например в сем. *Lecideaceae* — у *Lecidea ementiens*, *L. ramulosa*, *Toninia* spp.; в сем. *Cladoniaceae* — у *Cladonia macroceras* и *C. pocillum*; в сем. *Pertusariaceae* — у *Ochrolechia* spp. и *Pertusaria diffusilis*; в сем. *Peltigeraceae* — у *Peltigera spuria* var. *leptoderma*, *P. canina* и *Solorina crocea*; в сем. *Physciaceae* — у *Rinodina archaеoides* и *R. roscida*; в сем. *Collembataceae* — у *Collembata ceranicum*; в сем. *Verrucariaceae* — у *Polyblastia nigrata*; в сем. *Teloschistaceae* — у *Xanthoria subfruticulosa*; в сем. *Usneaceae* — у *Thamnolia subuliformis*.

Характерной особенностью флоры и фауны зоны полярных пустынь является обеднение их видового состава (Матвеева, Черпов, 1976). Таксономический анализ начальных лишайников м. Челюскин показывает, что здесь наблюдается некоторое обеднение начальной лишайниковой флоры по сравнению с равнинными тундрами Таймыра. Отмечается выпадение ряда семейств, родов и видов лишайников, а также уменьшение числа видов в большинстве родов и семейств. При этом у многих видов наблюдаются пониженная жизнеспособность и низкая встречаемость.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

В географический анализ начальных лишайников включено 125 видов, приведенных в систематическом списке.

По географическим элементам эти виды распределяются следующим образом:

Географический элемент	Число видов	
	абс.	%
арктический	20	16
аркто-альпийский	67	53.6
гипоаркто-моптаный	9	7.2
бореальный	3	2.4
голарктический	5	4
мультирегиональный	16	12.8
распространение не выяснено	5	4

Основная часть начальных лишайников относится к аркто-альпийскому и арктическому элементам. Представители арктического эле-

мента встречаются очень редко, редко или иногда. Почти все виды аркто-альпийского элемента — очень часто или часто.

Единственными видами мультирегионального элемента, которые найдены часто, являются *Cladonia pocillum* и *Cetraria islandica*. Среди гипоаркто-молтапного, бореального и голарктического элементов отсутствуют виды, которые отмечались бы здесь часто или очень часто.

АКТИВНЫЕ ВИДЫ НАПОЧВЕННОЙ ЛИХЕНОФЛОРЫ

Одним из критериев, по которому м. Челюскин может быть отнесен к полярным пустыням, наряду с сильной разреженностью растительного покрова, резким обеднением флоры и фауны и др., является смена доминантов. По сравнению с тундровой зоной основную роль в растительном покрове здесь играют лишайники и мхи; роль цветковых растений минимальна (Короткевич, 1972; Матвеева, Чернов, 1976; Алексадрова, 1977).

Доминантами растительных группировок на м. Челюскин могут быть 9 видов лишайников. Объединяя их с наиболее часто и обильно встречающимися видами напочвенной лихенофлоры, мы выделяем группу, которую в дальнейшем будем именовать активными видами (по терминологии Б. А. Юрцева, 1968). В нее вошли *Psoroma hypnorum*, *Pannaria pezizoides*, *Cetraria cucullata*, *C. delisei*, *C. islandica*, *Dactylina arctica*, *Parmelia omphalodes*, *Thamnotia subuliformis*, *Stereocaulon rivulorum*, *Cladonia pocillum*, *Ochrolechia frigida* и *Lepraria arctica* (приведены в систематическом порядке).

Активные виды напочвенных лишайников м. Челюскин являются в основном представителями многовидовых семейств, за исключением *Psoroma hypnorum* (одновидовое семейство), *Pannaria pezizoides* и *Lepraria arctica* (маловидовые семейства). Половина видов этой группы относится к многовидовым родам (6), другая половина — к маловидовым (3) и одновидовым (3). Большая часть активных видов входит в сем. *Parmeliaceae*, которое по числу видов на м. Челюскин находится на втором месте, и род *Cetraria*, находящийся на первом месте.

Почти все активные виды относятся к аркто-альпийскому элементу, представители которого преадаптированы к экстремным условиям Арктики. Исключением являются мультирегиональные виды *Cetraria islandica* и *Cladonia pocillum*.

По основным группам жизненных форм активные виды распределяются следующим образом: кустистых — 7, листоватых — 1, накипных — 4. Если во всей лихенофлоре м. Челюскин кустистые и листоватые лишайники составляют 45%, то среди активных видов их доля заметно возрастает (66%).

Все виды этой группы полиморфны и имеют, очевидно, близкие физиологические характеристики.

ПРИУРОЧЕННОСТЬ НАПОЧВЕННЫХ ЛИШАЙНИКОВ К РАЗЛИЧНЫМ МЕСТООБИТАНИЯМ

Подробные исследования проводились в зональных растительных группировках, которые представляют собой экологический ряд от участков с крайней разреженной растительностью до группировок с куртинным и полигонально-сетчатым распределением дернины (табл. 3). Эти группировки приурочены к морским четвертичным отложениям (суглинки) с различной степенью щебнистости (алевролиты) и кислотности грунта. Кроме того, были детально изучены петрофильные камнеломково-лишайниково-моховая группировка на выходах доломитов (табл. 3) и лишайниковая на крупнокаменистых выходах алевролитов.

Распространение напочвенных лишайников в типичных растительных группировках

Характеристика растительной группировки	Число видов	Распределение лишайников	Преобладающие виды
1. Лишайниково-моховая полигональная с повышенной щелочностью, общее покрытие 5%, кислотность грунта 7.17	56	Вдоль трещин с моховой дерниной, а также на поверхности полигонов	<i>Stereocaulon rivulorum</i> , <i>Thamnolia subuliformis</i>
2. Мохово-лишайниковая куртинная с умеренной щелочностью, общее покрытие 20%, кислотность 7.00	39	На поверхности полигонов, независимо от трещин	<i>Stereocaulon rivulorum</i> , <i>Thamnolia subuliformis</i> , <i>Toninia lobulata</i> , <i>Cladonia pocillum</i>
3. Лишайниково-моховая полигональная слабощелочная, общее покрытие 30%, кислотность 5.8	24	Вдоль трещин с моховой дерниной, а также на поверхности полигонов	<i>Psoroma hypnorum</i> , <i>Pan-naria pezizoides</i> , <i>Thamnolia subuliformis</i>
4. Камнеломково-лишайниково-моховая полигонально-пятнистая щелочная на выходах доломитов, общее покрытие до 60%, кислотность 7.8	45	Связаны с моховой дерниной, а также встречаются на пятнах голого грунта	<i>Stereocaulon rivulorum</i> , <i>Thamnolia subuliformis</i> , <i>Cetraria</i> spp., <i>Parmelia omphalodes</i> , <i>Dactylina ramulosa</i> , <i>D. madreporiformis</i>

Наибольшее число видов лишайников (56) зарегистрировано в лишайниково-моховой группировке при крайне разреженной растительности в сочетании со слабощелочной реакцией грунта. Самый бедный состав лишайников (24 вида) оказался в лишайниково-моховой (*Aulacomnium turgidum*) группировке с полигонально-сетчатым распределением дернины на слабо щелочном грунте с повышенной влажностью и кислой реакцией. Сочетание двух последних факторов, по-видимому, лимитирует развитие многих видов напочвенных лишайников в экстремных условиях полирных пустынь, здесь они чувствуют себя лучше на нейтральных и особенно щелочных субстратах:

№ группировки	рН на глубине 0—2 см		Число видов	
	водный	солевой	общее	кальцефильных
1	7.17	6.15	56	11
2	7.00	6.25	39	7
3	5.80	4.80	24	0
4	7.83	7.13	45	15

Самой богатой из петрофильных вариантов оказалась камнеломково-лишайниково-моховая группировка (45 видов). Здесь и в других изученных зональных группировках обнаружено 15 видов лишайников, которые по литературным данным для Европы (Poelt, 1974) являются кальцефильными: *Polyblastia nigrata*, *Collema ceranicum*, *C. tenax*, *Toninia lobulata*, *Psora lurida*, *Lecanora epibryon*, *Cetraria tilesii*, *Dactylina madreporiformis*, *Cladonia pocillum*, *Caloplaca cinnamomea*, *C. tirolensis*, *Protoblastenia terricola*, *Buellia insignis*, *Rinodina roscida* и *Dacampia hookerii*.

Многие редкие таксоны на м. Челюскин были собраны именно на выходах доломитов (рис. 2), например *Placidopsis cervinula*, *Lectophysma finmarkicum*, *Bilimbia sphaeroides*, *B. trisepta*, *Thamnolia vermicularis*, *Pertusaria oculata*, *P. subdactylina*, *Caloplaca jungermanniae* и др.

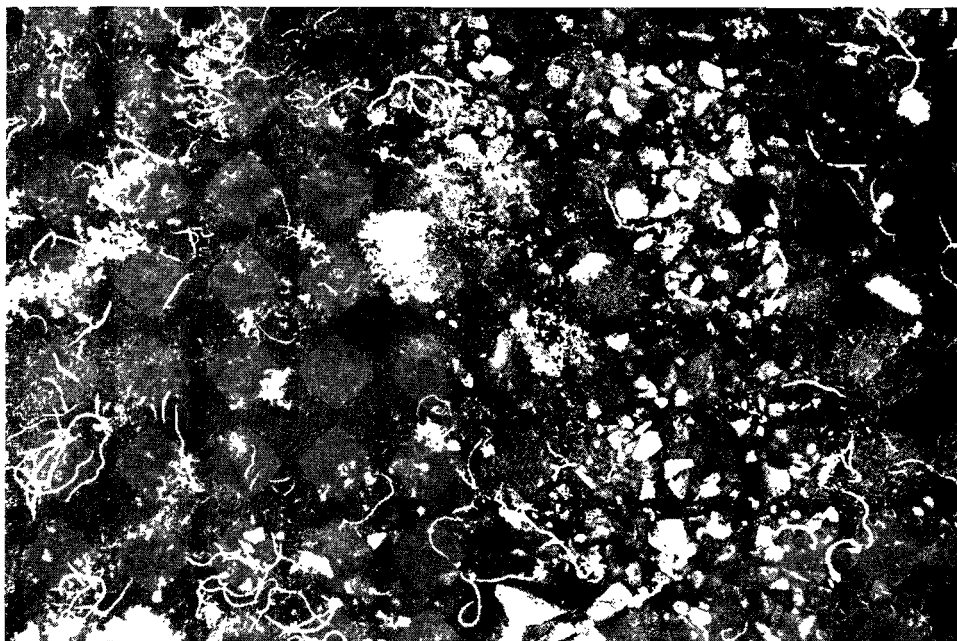


Рис. 2. Богатые лишайниками местообитания на доломитах (*вверху*) и алевролитах (*внизу*).

Фото В. В. Мазинга.

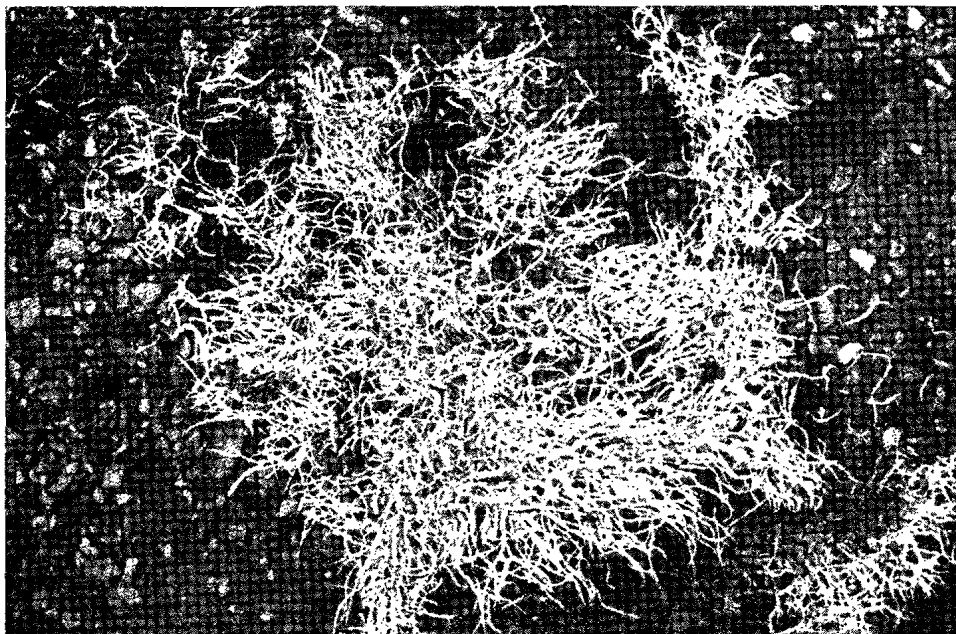


Рис. 3. *Thamnolia subuliformis* (Ehrh.) W. Culb. — один из доминантов зональных группировок.

Фото В. В. Мазинга.

Состав лишайников на крупнокаменистых выходах алевролитов (рис. 2) менее богат, по в то же время здесь был найден целый ряд видов, которые не встречались в других местах (*Cladina arbuscula* ssp. *beringiana*, *Pertusaria bryophaga* var. *robustior*, *P. dactylina*, *Polyblastia gothica*, *Cetraria nigricans*, *Xanthoria candelaria*, *Lepraria neglecta* и др.). Около крупных обломков задерживается снег и создаются благоприятные условия для произрастания мхов, которые и служат субстратом для указанных видов лишайников, а также для некоторых других (например, *Cladina rangiferina*), которые наиболее обильно представлены именно здесь.

Анализ распределения почвенных лишайников по типам местообитания позволяет считать, что различия во флористическом составе группировок на м. Челюскин обуславливаются изменениями кислотности, влажности и щебнистости грунта, а также уровнем сомкнутости мохового покрова на общем фоне суровых климатических условий исследуемого региона.

Общими и при этом обильно встречающимися видами для зональных группировок оказались следующие (в систематическом порядке): *Pannaria pezizoides*, *Cetraria cucullata*, *C. delisei*, *Dactylina arctica*, *Parmelia omphalodes*, *Stereocaulon rivulorum*, *Cladonia pocillum*, *Thamnolia subuliformis* (рис. 3), *Ochrolechia frigida* и *Lepraria arctica*.

Из этой группы *Cetraria cucullata*, *Dactylina arctica*, *Cladonia pocillum* и *Ochrolechia frigida* встречаются очень часто и в разных зональных и интразональных сообществах тундровой зоны Таймыра (Пийн, Мартын, 1978). Напротив, *Cetraria delisei*, *Parmelia omphalodes*, *Stereocaulon rivulorum*, *Thamnolia subuliformis* и *Lepraria arctica* в тундровой зоне Таймыра наиболее характерны для интразональных местообитаний, которые в некотором отношении (влажность, разреженность покрова, укороченный вегетационный период и т. д.) являются аналогичными плакорам м. Челюскин.

Можно предполагать, что экологическая амплитуда у последней группы уже, чем у первой, в отношении таких факторов среды, как влажность и кислотность грунта: это влаголюбивые виды, предпочитающие нейтральную среду. Они лучше растут на голом или щебнистом грунте, чем на участках с развитым моховым покровом (Пийп, 1978).

Лишайники как своеобразная группа организмов имеют преимущества перед мхами и высшими растениями в виде эколого-физиологических адаптаций к экстремным условиям. Поэтому на м. Челюскин, а также в других районах полярных пустыль ряд папочвенных лишайников начинает доминировать в зональных группировках паравне со мхами.

К настоящему времени еще мало известно о зональной приуроченности и особенностях папочвенной лишайнофлоры разных подзон тундры и полярных пустыль. Нам кажется целесообразным изучение папочвенной лишайнофлоры отдельно от лишайников других субстратов (камней, кустарников) по той причине, что в таком случае данные о роли высших растений, мхов и лишайников в растительных сообществах более сравнимы на основе сходства местообитаний.

Анализ лишайнофлоры только папочвенных видов в зональном отношении оправдывает себя в том случае, если рассматривается весь видовой состав с учетом экологии видов и применением статистической обработки материалов, что необходимо для выяснения не только качественных, но и количественных различий в распределении видов в разных регионах.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977, с. 1—188. (Комаровские чтения, ХХІХ).
- Елеккин А. А. Лишайники полярного побережья Сибири. — Зап. Акад. наук, сер. VIII, физ.-мат. отделение, 1909, 27, 1, с. 1—53.
- (Елеккин А. А.) E l e k k i n A. A. Species novae lichenum in Sibiria arctica a cl. A. A. Birula-Bialynizki collectae (expeditio baronis Tol). — Ann. Mycol., 1906, 4, 1, S. 36—38.
- Короткевич Е. С. Полярные пустыни. Л., 1972. 420 с.
- Матвеева Н. В., Черпов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—312.
- Окснер А. Н. Анализ и история происхождения лишайнофлоры Советской Арктики. 1940—1942. Рукопись. Ин-т ботаники АН УССР, Киев.
- Окснер А. М. Арктический элемент в лишайнофлоре раданьского сектора Полярной области. — Бот. журн. АН УССР, 1948, 1, с. 65—82.
- Пийп Т. Папочвенные лишайники как индикаторы микроусловий произрастания в тундрах и полярных пустынях. — В кн.: Лишайники-индикаторы состояния окружающей среды. Матер. Всесоюз. конф., 3—5 октября 1978 г. Таллин, 1978, с. 102—106.
- Пийп Т. Х., Мартин Ю. Л. Флора папочвенных лишайников. — В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978, с. 101—123.
- Пийп Т. Х., Трасс Х. Х. Папочвенные лишайники окрестностей Тарей (Западный Таймыр). — В кн.: Биогенезы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 151—159.
- Трасс Х. Х. Элементы и развитие лишайнофлоры Эстонии. — Уч. зап. ТГУ, 268. Тр. по бот., 9, 1970, с. 5—234.
- Юрцов В. А. Флора Суитар-Хаята. Л., 1968. 234 с.
- Almqvist E. Lichenologische Beobachtungen an der Nordküste Sibiriens. — In: Die wissenschaftlichen Ergebnisse der Vega-Expedition. 1. Leipzig, 1883, S. 50—74.
- Brodo I. M., Hawksworth D. L. *Alectoria* and allied genera in North America. — Opera Botanica, 1977, 42, p. 1—164.
- Dibben M. J. Key to *Pertusaria* in North America. — In: Dissertation presented to Duke University: The chemosystematics of the lichen genus *Pertusaria* in North America north of Mexico. 1974, p. 118—127, 299—309.
- Krog H. The macrolichens of Alaska. — Norsk Polarinst. Skr., 1968, 144, p. 1—180.
- Krog H. Taxonomic studies in the *Hypogymnia intestiniiformis* complex. — Lichenologist, 1974, 6, 2, p. 135—140.
- Poelt J. Classification. — In: The lichens. New York—London, 1973, p. 599—632.
- Poelt J. Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. 2. Aufl. Vaduz, 1974, 579 S.

М. В. ЧУГУНОВА

НЕКОТОРЫЕ ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ МЫСА ЧЕЛЮСКИН

(Центральный музей почвоведения им. В. В. Докучаева, Ленинград)

Исследования арктических почв СССР долгое время носили характер случайных наблюдений. Отдельные работы (Ратманов, 1930; Иванов, 1931; Ливеровский, 1937) давали лишь отрывочные сведения о свойствах этих почв. Первым, кто начал систематическое их изучение, был Б. И. Городков (1939). Большинство исследователей проводили свои наблюдения на островах Северного Ледовитого океана, почвы же полярных пустынь полуострова Таймыр не изучались.

Представленная статья написана на основе комплексных исследований, проведенных нами в составе Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР в июле—августе 1974 г. в районе м. Челюскин.

Почвообразующие породы в районе исследований — четвертичные морские отложения, представленные средними, реже тяжелыми суглинками. Почвенный профиль укорочен (не более 40 см) и слабо дифференцирован на горизонты по морфологическим признакам. В очень редких

Химическая характеристика аркти

Место взятия образца	Глубина образца, см	рН		Углерод, %	Гумус, %
		водный	солевой		
Лишайниково-моховая полигональная группировка на суглинке: голый грунт с поверхности	0—2	5.8	4.8	1.17	1.98
	2—15	6.0	5.5	1.89	3.26
	15—40	6.1	5.1	1.20	2.06
Кампеломково-лишайниково-моховая полигональная группировка на выходах доломитов: голый грунт	1—3	7.8	7.1	3.48	5.92
	10—30	7.6	7.1	38.97 *	
	Лишайниково-моховая пещинистая полигональная пустыня: голый грунт	1—3	7.1	6.1	
	15—20	6.9	6.4	0.78	1.35
Мохово-лишайниковая куртинно-подушечная группировка: голый грунт	1—2	7.0	6.2	1.27	2.16
	2—20	7.8	6.7	1.14	1.97
	30—40	7.8	6.8	1.13	1.96

* Потеря при прокаливании.

случаях заметны следы оглеения. Процесс торфообразования проявляется крайне слабо. Слабо разложившийся торф иногда накапливается в трещинах под моховой дерниной на участках, где имеется полигонально-сетчатый растительный покров. Под изолированными подушками мхов торф отсутствует (Матвеева, Чернов, 1976). Влажность верхних почвенных горизонтов в вегетационный период колеблется в пределах 16—26%. Растительный покров района сильно изрежен: мхи и лишайники с отдельными экземплярами цветковых растений располагаются по морозобойным трещинам, оконтуривающим полигоны, а также в виде изолированных куртин.

Образцы почв для анализов были взяты из разрезов на стационарных участках [см. статью Н. В. Матвеевой «Структура растительного покрова полярных пустынь п-ова Таймыр мыс (Челюскин)» в наст. сборнике]. Химические анализы воздушно-сухих образцов проведены в двухкратной повторности методами, рекомендованными для подзолистых и торфянистых почв (Аринушкина, 1970). Общим для всех изученных почв является слабая дифференциация профиля на горизонты по химическому составу (см. таблицу).

Реакция среды верхних почвенных горизонтов изменяется от слабокислой (рН_{водный} 5.8) до слабощелочной (7.8). Во всех почвах значение рН с глубиной профиля увеличивается.

Почвы района м. Челюскин характеризуются сравнительно высоким содержанием гумуса. Например, в верхнем горизонте почвы камнеломково-лишайниково-моховой группировки на выходах доломитов накопления гумуса составляют 5.92%. С глубиной профиля исследованных почв содержание углерода и общего азота изменяется незначительно. На высокое содержание органического вещества в арктических почвах и равномерное его распределение по профилю указывали ранее Б. Н. Городков (1956) и И. С. Михайлов (1970).

Чрезвычайно малое количество растительного опада, поступающего в почвы, и высокое по отношению к опаду содержание почвенной микрофлоры (водоросли и микроорганизмы), участвующей в формировании гумусовых веществ, определяют узость отношения С : N. Особенно невелико

числовых почв района м. Челюскин

Азот общий, %	С : N	Обменные основания			Гидролитическая кислотность	Степень насыщенности основаниями, %	Подвижные формы, мг на 100 г почвы	
		Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	сумма			P ₂ O ₅	K ₂ O
мг/экв. на 100 г почвы								
0.11	10.6	6.12	10.00	20.44	3.04	87.0	Следы	12.8
0.08	23.6	8.00	5.50	Не	определяли		10.0	11.0
0.08	15.0	7.10	4.80	»	»		15.0	10.0
0.22	15.8	16.68	10.30	51.29	0.36	99.0	5.2	6.4
Не определяли		65.00	11.00	Не	определяли		75.0	17.0
0.08	10.5	3.43	4.04	15.50	0.90	96.5	1.3	7.8
0.12	6.5	5.70	5.05	Не	определяли		25.0	7.5
0.11	11.5	5.29	2.88	13.74	1.74	91.5	2.5	17.7
0.18	6.3	8.20	6.00	Не	определяли		2.5	17.5
0.16	7.1	8.60	5.50	»	»		12.5	11.0

это отношение в нижних горизонтах ($C : N = 6.3$ в слое почвы на глубине 2—20 см), где оно соизмеримо с отношением $C : N$ в микробных клетках (Самегон, 1974).

Вечная мерзлота препятствует стоку почвенного раствора и поступающие в него из материнской породы (доломитов) катионы кальция и магния остаются в почве и почти полностью насыщают собой поглощающий комплекс (например, степень насыщенности почвы с поверхности полигона камнеломково-лишайниково-моховой группировки основаниями равна 99%).

Несмотря на скудность растительного покрова, последний играет большую роль в процессах почвообразования в подзоне полярных пустынь. Б. Н. Городков (1939, 1949, 1956, 1958) неоднократно указывал на тесную связь почв и растительного покрова.

Наиболее благоприятными свойствами отличается почва с поверхности полигона и оторфованная почва затека трещины камнеломково-лишайниково-моховой группировки. Реакция среды этих почв слабощелочная, содержание гумуса и общего азота в почве с поверхности полигона достигает максимальной величины по сравнению с почвами всех других участков. В этих почвах наибольшее содержание подвижных форм фосфора и обменных оснований. На химические свойства почв этого участка оказывает заметное влияние растительность, покрытие которой достигает 60%.

Иные свойства у почвы лишайниково-моховой полигональной пустыни на суглинках с повышенным содержанием щебня, где покрытие растительности всего лишь 5—7%. Из-за пичтожного растительного опада почва этого участка наиболее бедна углеродом, общим азотом, подвижными формами фосфора. Минимальное поступление растительных остатков в почву и удаленность участка от выхода карбонатных пород обуславливают низкое содержание обменных катионов.

Также бедна питательными элементами почва мохово-лишайниковой группировки с куртинно-подушечным распределением растительности. Некоторое повышение в содержании гумуса и азота по сравнению с почвой предыдущего участка вызвано как лучшими физическими свойствами почвы (мелкозем), так и характером растительного покрова, в котором доминируют лишайники. Как известно, водорослевый компонент лишайников способствует накоплению в почве органического вещества.

Отличительной чертой почвы лишайниково-моховой полигональной группировки на суглинке является слабокислая реакция среды по всему профилю. Эта группировка расположена на плоской части водораздела, где застаивается вода. В почвенном профиле на глубине 2—15 см видны четкие следы оглеения. Кислая реакция, видимо, вызвана образованием в условиях устойчивого переувлажнения при оглеении почвы активных органических веществ с кислыми свойствами. Под моховой дерпшой на глубине 2—15 см содержание гумуса повышается до 3.28% по сравнению с 1.98% в верхнем горизонте почвы с поверхности полигона. Это вызвано тем, что часть почвенного горизонта, лежащего на глубине 2—15 см, располагается под куртинами мха, лишайников и цветковых растений, которые кольцом окружают полигоны участков и обогащают органическим веществом оглеенный слой почвы.

1. Арктические почвы района м. Челюскин, развивающиеся на четвертичных морских отложениях, характеризуются тяжелым механическим составом, слабой дифференциацией профиля по морфологическим признакам и химическому составу, реакцией среды, близкой к нейтральной, сравнительно высоким содержанием гумуса, узким отношением $C : N$, высокой степенью насыщенности основаниями, малым содержанием пи-

тательных элементов (N, P, K). 2. На формирование химических свойств исследованных почв заметное влияние оказывает характер растительного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

- А р и н у ш к и н а Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М., 1970. 487 с.
- Г о р о д к о в Б. Н. Об особенностях почвенного покрова в Арктике. — Изв. ГГО, 1939, 71, 10, с. 1516—1532.
- Г о р о д к о в Б. Н. О почвенно-растительных комплексах тундровых и полярно-пустынных ландшафтов. — В кн.: Тр. Второго Всесоюз. географ. съезда. Т. 3. М., 1949, 130—131.
- Г о р о д к о в Б. Н. Растительность и почвы о-ва Котельного (Новосибирский архипелаг). — В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 2. М.—Л., 1956, с. 7—132.
- Г о р о д к о в Б. Н. Почвенно-растительный покров острова Врангеля. — Там же. Вып. 3. М.—Л., 1958, с. 5—58.
- И в а п о в И. М. О почвенном образовании в Арктике. — В кн.: Тр. Ин-та по изучению Севера. М., 1931, 49, с. 140—155.
- Л и в е р о в с к и й Ю. А. Почвы Крайнего Севера СССР и некоторые вопросы их химизма. — Журн. «Химизация социалистического земледелия», 1937, 3, с. 61—68.
- М а т в е е в а Н. В., Ч е р н о в Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—311.
- М и х а й л о в И. С. Почвы — В кн.: Советская Арктика (Моря и острова Северного Ледовитого океана). М., 1970, с. 236—249.
- Р а т м а н о в Г. А. Почвы Новой Земли. — Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева АН СССР, 1930, 3—4, с. 145—148.
- С а м е г о н Roy E. Antarctic soil microbial and ecological investigations. — In: Research in the Antarctic. Washington, 1971, p. 137—189.
-

Н. В. МАТВЕЕВА

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОКРЕСТНОСТЕЙ БУХТЫ МАРИИ ПРОПЧИЩЕВОЙ (СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ ТАЙМЫР)

(Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград)

ВВЕДЕНИЕ

Летом 1972—1973 гг. экспедицией лаборатории Крайнего Севера БИН АН СССР были проведены комплексные, в том числе флористические и геоботанические, исследования на северо-восточном Таймыре в окрестностях бухты Марии Пропчищевой (75°30' с. ш.). Ботанические исследования в данном районе ранее не проводились. За два полевых сезона удалось собрать гербарий, насчитывающий около 600 листов и включающий 96 видов цветковых растений, и сделать общее описание растительности. Комплексные биогеоценологические исследования проводились в течение полевого сезона 1973 г. на постоянных участках. Два из них представляют собой варианты водораздельных полигонально-пятнистых тундр, два других — луговая группировка на южном склоне и лишайниково-дриадовое сообщество на выходах коренных пород со скелетной почвой, бесснежных в зимнее время, наиболее подверженных действию ветров. На этих участках проведены разнообразные наблюдения с целью получить количественные характеристики компонентов биогеоценозов: микроклиматические, почвенные, криологические, микробиологические, геоэкологические и геоботанические. Результаты этих исследований изложены в соответствующих статьях настоящего сборника. Детальная характеристика растительности участков приведена при общем описании растительности района. Некоторые общие особенности состава и структуры растительного покрова и животного населения были опубликованы ранее (Матвеева, Чернов, 1977, 1978).

Район бухты Марии Пропчищевой большинством авторов относится к подзоне арктических тундр (Городков, 1935; Самбук, 1937; Сочава, Городков, 1956; Таймыро-Североземельская область, 1970; Александрова, 1971, 1977). По геоботаническому районированию 1947 г. он отнесен к зоне полярных пустынь. Наши данные о структуре и составе растительного покрова соответствуют тем диагностическим признакам растительности подзоны арктических тундр, которые приводит В. Д. Александрова (1957, 1962, 1971, 1977). По растительности район бухты Марии Пропчищевой наиболее сходен с Новосибирскими островами (Городков, 1956; Александрова, 1960; Сумина, 1975).

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

К л и м а т. В годовом цикле температур преобладают отрицательные; среднегодовая температура -14° . Вегетационный период длится 2.5 мес. Только июль и август имеют положительные среднемесячные тем-

пературы (4.0 и 3.4°), но и в эти месяцы температура нередко падает ниже нуля, особенно во второй половине августа.

Хотя температурный режим в почве на различных элементах мезо-, микро- и нанорельефа сходен, суточный ход выражен весьма отчетливо: разница между днем и ночью составляет 5° в пасмурные и 10° в солнечные дни. В течение вегетационного периода жизнедеятельность организмов, сосредоточенных в основном в верхних 10—15 см почвы, происходит в основном при 5—7° днем и 1—4° ночью; лишь в редкие солнечные дни почва может прогреваться до 16° (Матвеева, Чернов, 1977).

Сумма осадков за год в среднем около 207 мм. Относительная влажность воздуха довольно постоянная в течение года — 80—90%. Среднемесячная скорость ветра 2—5 м/с. Глубина снежного покрова на открытых плоских поверхностях не превышает 30 см. Снежный покров устанавливается в начале сентября и сходит в конце июня. Снежки под крутыми склонами и высокими обрывами не успевают растаять и, по-видимому, могут существовать годами. В течение лета нередко выпадает снег. Бухта и море большую часть года находятся подо льдом. В бухте лед вскрывается в середине или конце июля, по льдины постоянно дрейфуют в результате приливо-отливной деятельности моря в течение всего августа. Ледостав устанавливается в середине или конце сентября. Море даже в самые теплые годы редко бывает совершенно свободным ото льда.

Район находится в зоне распространения вечной мерзлоты, глубина сезонного оттаивания не более 60 см, включая и южные склоны. Оттаивание грунта начинается в конце июня и уже к началу августа достигает максимальной глубины.

Р е л ь е ф. Исследования проводились на плоской равнине с отметками высот 30—40 м над ур. м. Ее поверхность сложена морскими четвертичными отложениями, представленными средними суглинками. Встречаются выходы коренных пород (глинистые алевролиты) в виде мелкообломочного щебня. Поверхность плоских участков водоразделов разбита трещинами на полигоны с поперечником 0.5—0.8 м. Углы полигонов сглажены, так как трещины заполнены растительной дерниной, которая частично покрывает и края полигонов. В центральной части полигонов сплошной покров отсутствует и поверхность пятен голого грунта разбита трещинами усыхания на мелкие медальоны. В результате термокарста на плоских участках водоразделов образуются мочажинки диаметром 3—5 м различной степени обводненности.

Равнина прорезана многочисленными и разветвленными ручьями, образующими густую депрессионную сеть. Врез долины ручьев незначителен, берега их пологие, в течение всего лета переувлажненные. К середине августа они обычно пересыхают, так как питаются талыми водами. Большинство ручьев имеет узкое каменистое русло. В верховьях ложе ручьев обычно мелкоземное, вязкое, переувлажненное, с гигрофильной растительностью. Иногда в средней части долины образуются расширения до 100—150 м с плоским дном без выраженного русла, где формируются болотные группировки.

Одна из характерных особенностей рельефа — наличие массивов байджарахов, что указывает на распространение ископаемых полигональных жидких льдов. Массивы байджарахов (бугров с разделяющими их ложбинами) развиты в верхних частях склонов долины ручьев, в их верховьях, по берегам бухты и моря. Диаметр основания бугров 3—10 м, высота их в различных местах колеблется от 0.5 до 2—3 м. Форма меняется от плоско-выпуклой до конусовидной. Поверхность бугров в свою очередь разбита трещинами на полигоны с поперечником 0.5—0.8 м (как и поверхность водоразделов); в результате эрозии полигоны могут сползать по склону, тогда поверхность бугров становится мелкобугорковой. Ложбины, разделяющие бугры, от 2—3 до 6—10 м. По сравнению с буг-

Сообщество	Элементы нагорельфа и почвенные горизонты, см	Механический состав	рН		Сумма обменных оснований	Гумус	Подвижные формы		К	N
			H ₂ O	KCl			K ₂ O	P ₂ O ₅		
Ивово-моховая полигонально-пятнистая тундра (участок № 1)	Пятно: 0—2 2—10 10—26 26—41 Трещина: 10—18	Средн. суглинок » Тяжел. суглинок Средн. суглинок »	6.55	5.65	14.24	2.66	14.46	6.25	12.00	0.12
			6.60	5.60	14.44	2.53	15.85	5.00	13.15	0.11
			6.85	5.70	14.84	2.42	20.79	8.75	17.25	0.10
			7.10	6.05	14.68	2.37	22.17	6.25	18.40	0.10
			7.10	5.70	15.20	5.40	16.87	1.25	14.00	0.17
Лишайниково-ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра (участок № 2)	Пятно: 0—2 2—10 10—27 27—43 Край пятна: 0—2 Трещина: 5—15	» » » » Легк. суглинок Органич. масса	6.70	5.80	14.52	2.57	14.10	15.00	11.70	0.14
			7.15	5.70	14.64	2.82	12.05	7.50	10.00	0.13
			6.75	5.75	15.00	2.94	13.13	8.75	10.90	0.13
			7.05	6.15	14.52	2.80	13.56	10.00	11.25	0.12
			5.80	5.15	14.68	6.33	21.69	14.00	18.00	0.24
Лишайниково-древяная куртинная тундра на щебнистой почве (участок № 3)	Куртина <i>Dryas rivulata</i> : 0—2 2—10 Голый грунт: 0—2 Корка лишайников Куртина <i>Novosibirskia glacialis</i> 0—10 10—30 30—50 52—57	» » » Средн. суглинок Органич. масса Средн. суглинок » » Близке к гякел. Средн. суглинок »	5.70	5.05	17.07	—	22.59	15.00	18.75	—
			5.85	5.15	16.76	—	12.05	12.50	10.00	—
			6.30	5.30	13.56	2.13	8.44	2.50	7.00	0.11
			5.60	5.00	14.28	—	14.46	12.50	12.00	—
			6.60	6.50	17.04	—	22.59	9.38	18.75	—
Разнотравно-злаковый луг на лодном сиклоне (участок № 4)	0—10 10—30	» »	5.95	4.90	13.84	3.84	10.72	10.00	8.90	0.19
			6.80	6.10	14.92	3.31	15.85	12.50	13.15	0.18
	30—50 52—57	Средн. суглинок »	7.20	6.50	15.68	4.60	12.65	15.00	10.50	0.20
			7.35	6.40	15.60	4.05	12.35	15.00	10.25	0.17

рами в ложбинах почвы более тяжелого механического состава, с повышенной влажностью, здесь дольше лежит снег.

Нарушения почвенно-растительного покрова вызывают таяние ископаемых жильных льдов, что приводит к образованию оползней. Размеры оползневой территории составляют тысячи квадратных метров. Процесс образования оползня претерпевает несколько этапов от бурного развития к постепенному затуханию. В районе есть один действующий и несколько стабилизовавшихся оползней.

Берега моря и бухты покрыты галькой, ширина галечников 10—15 м, имеются галечниковые косы. В устьях ручьев и по берегам морских лагун встречаются илистые отмели.

П о ч в ы. Глубина почвенного профиля не превышает 50—60 см. Трепциноватость грунта обуславливает комплексность почвенного покрова. Почвенные горизонты отчетливо прослеживаются лишь в верхней части профиля полигонов: выделяются аккумулятивно-гумусовый и глеевый. В трещинах между полигонами скапливается слабо разложившийся торф. Торфянистые горизонты в виде «карманов» образуются также под крупными и плотными куртинами растений. Для почвенного профиля характерно повышенное содержание обломочного материала. По механическому составу почвы — средние суглинки. Результаты химических анализов почв¹ говорят об очень слабой дифференцированности всех показателей по профилю (табл. 1). Реакция среды — слабо кислая в верхних горизонтах и близкая к нейтральной в нижних. Характерно пониженное содержание гумуса; самые обогащенные гумусом почвы — на южных склонах с разнотравно-злаковой растительностью.

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Ниже приводится список видов цветковых растений (табл. 2), собранных в течение двух полевых сезонов на площади, приблизительно равной оптимальным размерам коккретной флоры, рекомендуемой для арктических районов (Толмачев, 1931, 1970; Юрцев, 1975). Детальное флористическое обследование проведено в пределах площади 5×10 км (территория имеет вытянутую форму из-за конфигурации полуострова), отдельные маршруты совершались на удалении 15 и 35 км. Семейства и роды располагаются по системе Энглера, порядок расположения видов и видовые названия даются в первой половине списка по «Арктической флоре СССР» (сем. *Gramineae*—*Cruciferae*), далее по «Флоре СССР» (сем. *Saxifragaceae*—*Compositae*).

Приведенный список² включает 96 видов, принадлежащих к 17 семействам, 47 родам. Пять ведущих семейств: *Cruciferae* (16), *Gramineae* (15), *Saxifragaceae* (14), *Caryophyllaceae* (11), *Ranunculaceae* (7) включают 66% флоры. Наиболее многовидовые роды — *Saxifraga* (13), *Draba* (11), *Ranunculus* (6), *Stellaria* (4). По сравнению с подзоной типичных тундр Таймыра флористический состав почти вдвое беднее (в Тарее на такой же территории отмечен 221 вид; Полозова, Тихомиров, 1971). Обеднение происходит, с одной стороны, за счет выпадения целого ряда семейств, южнее представленных единичными видами, с другой — за счет уменьшения числа видов в многовидовых семействах — *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cruciferae*, *Rosaceae*, *Leguminosae*, *Scrophulariaceae*, *Compositae* (Матвеева, Чернов, 1977). Совсем исчезают представители нескольких семейств, которые южнее играют более или менее заметную роль

¹ Все анализы сделаны в почвенно-экологической лаборатории БИН АН СССР специалистами В. Д. Дружиной и Е. Д. Мирошниченко, которым автор приносит свою глубокую благодарность.

² Автор выражает глубокую признательность В. В. Петровскому и Б. А. Юрцеву за помощь в определении гербария.

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Вид растения	Водораздельные увалы	Массивы байджарахов		Долины ручьев		Термокарстовые мочажины на водоразделах	Выходы коренных пород (алевролитов)	Эродированные участки (оползни, обрывы)	Галечные отмели каменистые русла ручьев, берега лагун
		бугры	ложбины	склоны	заболоченные днища				
Сем. <i>Juncaceae</i>									
21. <i>Juncus biglumis</i> L.	++	++	++	++	—	+	+	—	—
22. <i>Luzula confusa</i> Lindb.	++	++	++	++	—	—	++	++	—
23. <i>L. nivalis</i> Laest.	++	++	++	++	—	—	++	++	—
Сем. <i>Liliaceae</i>									
24. <i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichenb.	—	++	++	++	—	—	++	++	—
Сем. <i>Salicaceae</i>									
25. <i>Salix polaris</i> Wahlb.	++	++	++	++	++	—	++	++	—
26. <i>S. arctica</i> Pall.	++	++	++	++	—	—	++	++	—
27. <i>Salix reptans</i> Rupr.	++	++	++	++	—	—	++	++	—
Сем. <i>Polygonaceae</i>									
28. <i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill	++	++	++	++	—	—	—	++	—
29. <i>Polygonum viviparum</i> L.	—	++	++	++	—	—	—	++	—
Сем. <i>Caryophyllaceae</i>									
30. <i>Stellaria ciliatosepala</i> Trautv.	++	++	++	++	—	—	++	++	++
31. <i>S. edwardsii</i> R. Br.	—	++	++	++	—	—	++	++	++
32. <i>S. crassipes</i> Hult.	—	—	++	++	—	—	++	++	++
33. <i>S. humifusa</i> Roth.	—	—	++	++	—	—	++	++	++
34. <i>Cerastium regelii</i> Ostenf.	—	++	++	++	—	—	++	++	++
35. <i>C. bialynickii</i> Tolm.	++	++	++	++	—	—	++	++	++
36. <i>Sagina intermedia</i> Fenzl.	++	++	++	++	—	—	++	++	++
37. <i>Minuartia rubella</i> (Wahlenb.) Hiern.	++	++	++	++	—	—	++	++	++
38. <i>M. macrocarpa</i> (Pursh.) Ostenf.	++	++	++	++	—	—	++	++	++
39. <i>Gastrolychnis affinis</i> (Vahl.) Tolm. et Kozh.	++	++	++	++	—	—	++	++	++
40. <i>G. apetala</i> (L.) Tolm. et Kozh.	++	++	++	++	—	—	++	++	++

Таблица 2 (продолжение)

Вид растения	Волопасельные увалы	Массивы байджарахов		Долины ручьев		Термокарстовые мочажинки на водоразделах	Выходы коренных пород (алевролитов)	Эрозионные участки (оползни, обрывы)	Галечные отмели, каменистые русла ручьев, берега лагун
		бугры	ложбины	склоны	заболоченные днища				
Сем. Primulaceae									
86. <i>Androsace triflora</i> Adams. . .	++	++	+	+	—	—	++	—	+
Сем. Boraginaceae									
87. <i>Myosotis asiatica</i> Schischk. et Steg.	+	++	++	+	—	—	++	+	—
88. <i>Eritrichum villosum</i> (Ledeb.) Bunge	++	++	++	++	—	—	++	++	—
Сем. Scrophulariaceae									
89. <i>Lagotis minor</i> (Willd.) Standl.	—	—	+	+	—	—	—	—	—
90. <i>Pedicularis sudetica</i> Willd. ssp. <i>novatae-zemlatae</i> Hult.	++	++	++	++	—	—	++	++	—
91. <i>Pedicularis hirsuta</i> L.	++	++	++	++	—	—	++	++	—
92. <i>P. oederi</i> Vahl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Compositae									
93. <i>Nardosmia frigida</i> (L.) Hook.	—	—	+	+	—	—	+	+	—
94. <i>Saussurea tilesii</i> Ledeb.	+	++	—	—	—	—	++	—	—
95. <i>Parazacum arcticum</i> (Trautv.) Dahlst.	—	++	+	+	—	—	—	—	—
96. <i>T. hyperbolicum</i> Dahlst.	—	+	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. «++++» — вид встречается очень часто, доминирует в зональных сообществах; «+++» — часто, довольно обилен, иногда выступает в роли доминанта; «++» — часто, но в небольших количествах; «+» — часто, в локальных биотопах на небольшой площади может быть обилен; «—» — нечасто, в небольшом обилии; «—» — очень редко, единично.

в сложении растительного покрова (*Equisetaceae*, *Betulaceae*, *Ericaceae*, *Vacciniaceae*).

Сравнение с флорами районов, расположенных примерно на тех же широтах, показывает, что флористическое богатство данного района того же порядка: устье р. Нижняя Таймыра — 102 (Тихомиров, 1948); о-в Котельный — 89 (Городков, 1956; Сумила, 1975).

Естественнее всего сравнить флору окрестностей бухты Марии Прончищевой с флорой в устье р. Нижняя Таймыра. Б. А. Тихомиров (1948) приводит для этого района 102 вида цветковых растений. Из них во флоре окрестностей бухты Марии Прончищевой отсутствуют *Calamagrostis neglecta*, *Puccinellia taimyrensis*, *Eriophorum brachyantherum*, *Minuartia arctica*, *Ranunculus affinis*, *Draba glacialis*, *Rhodiola borealis*, *Polemonium boreale*, *Senecio congestus*, *S. resedifolius*. В то же время во флоре устья р. Нижняя Таймыра отсутствуют такие виды, как *Stellaria ciliatosepala*, *S. crassipes*, *Ranunculus gmelinii*, *Draba cinerea*, *Astragalus umbellatus*, *Oxytropis nigrescens*, *Nardosmia frigida*, *Taraxacum arcticum*, довольно характерные для бухты Марии Прончищевой. Общие для этих районов — 87 видов. Уместно отметить, что 5 ведущих семейств во флоре бухты Марии Прончищевой те же самые, что выделены Б. А. Тихомировым (1948) для всего северо-западного побережья Таймыра.

Характернейшая черта флоры исследованного района — высокий удельный вес собственно арктического элемента (видов, имеющих строго полярное, часто циркумполярное распространение), а также аркто-альпийского. Вместе они составляют 95% местной флоры.

Основу флоры составляют виды, не только распространенные в пределах вообще тундровой зоны, но в высокой степени характерные именно для данной подзоны (это относится как к составу в целом, так и к набору доминантов). Иными словами, состав флоры чрезвычайно специфичен, что особенно бросается в глаза при сравнении с более южными подзонами, где отчетливо выражено значительное участие (по числу видов) нехарактерных для тундровой зоны форм, проникающих в нее с юга. Эта особенность арктических флор отмечалась А. И. Толмачевым (1932, 1935). Здесь почти отсутствуют гипоарктические виды, в том числе столь распространенные южнее *Betula nana*, *Salix pulchra*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Pyrola grandiflora*, *Rubus chamaemorus*; они представлены всего двумя видами — *Ranunculus gmelinii* и *Nardosmia frigida*, причем последний найден однажды. Столь же редки и три представителя бореальной флоры — *Chrysosplenium alternifolium*, *Draba cinerea*, *Cardamine pratensis* (аркто-бореальный вид).

Как и во всех арктических флорах, во флоре бухты Марии Прончищевой широко представлена группа циркумполярных видов (63.5%). Значительную долю составляют виды с сибирским или сибирско-американским ареалом (25%), и лишь 11.5% видов имеют евразийское распространение. Таким образом, с полным основанием флору окрестностей бухты Марии Прончищевой можно охарактеризовать как арктическую флору сибирского типа.

Чтобы получить представление об участии видов в сложении растительного покрова, мы использовали понятие активности вида, предложенное Б. А. Юрцевым (1968), которое включает характер распределения вида по различным типам местообитания. К особо активным видам мы отнесли *Alopecurus alpinus*. Этот вид в заметном обилии встречается во всех экотопах от обдуваемых бесснежных зимой выходов коренных пород до обводненных термокарстовых мочаиш, часто доминирует или выступает в качестве содоминанта в зональных сообществах. Особенно активен он на нарушенных местообитаниях (оползнях). В группу высокоактивных видов включены *Luzula nivalis*, *L. confusa*, *Poa alpigena*, *Salix polaris*, *Minuartia macrocarpa*, *Ranunculus sulphureus*, *Papaver lapponicum* ssp. *orientale*, *P. pulvinatum* ssp. *pulvinatum*, *P. polare*, *Novosieversia glacialis*,

которые встречаются на большинстве экотопов в заметном обилии. В этой группе следует особо выделить *Salix polaris* и *Luzula confusa* как наиболее массовые виды на водоразделах. По активности они близки к *Alopecurus alpinus*, но в отличие от него избегают переувлажненных местообитаний.

К группе среднеактивных видов мы отнесли *Arctagrostis latifolia*, *Phippsia algida*, *Festuca brachyphylla*, *Eriophorum angustifolium* ? *triste*, *E. scheuchzeri*, *Juncus biglumis*, *Oxyria digyna*, *Stellaria ciliatosepala*, *Cerastium bialynickii*, *Minuartia rubella*, *Ranunculus pygmaeus*, *R. nivalis*, *R. sabinii*, *Draba subcapitata*, *Cochlearia arctica*, *Saxifraga hirculus*, *S. platysepala*, *S. cernua*, *S. caespitosa*, *S. serpyllifolia*, *Potentilla emarginata*, *Dryas punctata*, *Myosotis asiatica*, *Eritrichium villosum*, *Pedicularis sudetica*, *P. hirsuta*, *P. oederi*. Эти виды встречаются на ограниченном числе экотопов, но довольно постоянно и в заметном обилии. Три группы наиболее активных видов (38) составляют 39.5% флоры, остальные 60.5% видов малоактивны или неактивны, сюда входят и представители гишоарктического и бореального элементов.

Как уже отмечалось, в зональных сообществах на водоразделах доминируют или содоминируют *Salix polaris*, *Luzula confusa*, *Alopecurus alpinus*. Иногда встречаются небольшие по площади сообщества с доминированием *Poa alpigena* и *Minuartia macrocarpa*. В интразональных биотопах на ограниченных площадях могут доминировать *Arctagrostis latifolia*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga hirculus*, *S. caespitosa*, *Novosieversia glacialis*, *Dryas punctata*, *Pedicularis sudetica*, а также представители группы малоактивных видов *Dupontia fisheri*, *Arctophila fulva*, *Eriophorum medium* в заболоченных местообитаниях и *Oxytropis nigrescens* на выходах коренных пород.

На основе проведенного анализа можно сделать заключение, что ведущие семейства в сложении растительного покрова (по доминированию, встречаемости, обилию видов) — *Salicaceae*, *Gramineae*, *Juncaceae*, *Saxifragaceae*, *Caryophyllaceae*. Сем. *Cruciferae*, входящее в состав ведущих по числу видов, существенной роли в сложении покрова не играет. Напротив, такие семейства, как *Salicaceae* и *Juncaceae*, представленные всего 3 видами каждое, определяют характер растительности зональных сообществ. Как мы уже отмечали ранее (Матвеева, Чернов, 1977), это явление, а именно единичное представительство некоторых групп, играющих в то же время существенную ценогическую роль, — характерная особенность местных сообществ.

Паряду с общим обеднением флоры и выпадением целого ряда таксонов отмечено исчезновение или резкое снижение роли и числа представителей некоторых жизненных форм, что отражается в структуре растительного покрова. Важнейшим является отсутствие кустарников, что приводит к изменению вертикальной структуры растительных сообществ: выпадает верхний ярус. Единственный представитель кустарничков — *Salix reptans* — был обнаружен лишь во время определения гербария (1 экземпляр!), причем и этот экземпляр имел форму аэроксильного кустарничка (!), а не кустарника. Кустарнички представлены всего тремя видами — *Salix polaris*, *S. arctica*, *Dryas punctata*. *Salix polaris*, как уже отмечалось, входит в группу высокоактивных видов, доминирует в подавляющем числе сообществ на водоразделах; два последних вида малоактивны, встречаются редко. Все три — представители спалерных стелющихся форм.

На водоразделах в зональных сообществах преобладают травянистые растения, но если для подзон южных и типичных тундр на Таймыре характерно господство осок и пушиц, здесь на первое место выходят оживки (*Luzula confusa*, *L. nivalis*), злаки (*Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, *Arctagrostis latifolia*) и разнотравье (*Stellaria ciliatosepala*, *Minuartia macrocarpa*, *Ranunculus sulphureus*, *Papaver polare*, *Saxifraga platysepala*,

S. nivalis, *S. cernua*, *S. caespitosa*, *Potentilla emarginata*, *Eritrichium villosum*).

Остановимся на некоторых особенностях в распределении видов. Одна из наиболее заметных тенденций — увеличение числа эвритошных и гемизвритошных видов, которые составляют около половины флоры. Вероятность встречи любого вида хотя бы в небольшом обилии почти во всех местообитаниях, за исключением крайне специфических (отмели, галечники, заболоченные долины), очень велика. Состав видов на таких различных биотопах, как водораздельные плоские суглинистые участки, выходы щебня, южные склоны, очень сходен. В массиве байджарахов площадь в несколько тысяч квадратных метров все виды цветковых растений, встречающиеся в этом массиве, включая и бугры, и ложбины, могут быть представлены на одном бугре.

Напротив, число стенобиотных видов ограничено, к ним можно отнести из видов с заметным обилием *Arctophila fulva*, *Eriophorum scheuchzeri*, *E. medium*, *Dupontia fisheri*, *Dryas punctata*, *Puccinellia phryganodes*, *Stellaria humifusa*, *Oxytropis nigrescens*. Состав сообществ на специфических экотопах всегда обеднен: не более 8—10 видов цветковых растений.

Однако эвритошность многих видов относительна, широкое распределение их по различным элементам ландшафтного профиля обусловлена не столько их приспособленностью к различным факторам среды, сколько сглаженностью экологических условий на этих элементах. Так, в зональных и интразональных биотопах температурный режим в почве, так же как и глубина сезонного протаивания мерзлоты, сходны (Матвеева, Чернов, 1977). Повсеместной встречаемости таких видов, как *Saxifraga platysepala*, *S. hirculus*, *Eritrichium villosum*, *Stellaria ciliatosepala*, *Papaver* spp. и др., способствует, на наш взгляд, широкое распространение голых грунтов, к которым эти виды непосредственно приурочены. В целом в исследуемом районе стираются биотопические привязанности видов и одни и те же виды заселяют все больший спектр биотопов и микробиотопов.

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Главная черта растительного покрова арктических тундр — его сомкнутость, обусловленная суровостью климата, в частности низкими зимними температурами в сочетании с малоснежностью и сильными ветрами, а также коротким вегетационным периодом и низкими летними температурами, угнетающими растения. Средообразующая деятельность организмов здесь недостаточна для преодоления губительного действия неблагоприятных физических факторов и формирования сомкнутого растительного покрова (Матвеева, Чернов, 1978).

На водоразделах поверхность разбита трещинами на полигоны; в центральной части полигонов связный покров отсутствует, там поселяются единичные экземпляры цветковых растений, в небольшом обилии накипные лишайники и мхи. Очертания пятен голого грунта неправильные, их диаметр варьирует (40—50 см), на 100 м² приходится 100—150 пятен (в подзоне типичных тундр на той же площади обычно около 30 пятен). Трещины и окраины полигонов заняты каймой из мхов с примесью ивы полярной и небольшим количеством разнообразья. Ширина полос растительности 10—20 см. В пятикстных тундрах подзоны типичных тундр грунт занимает значительно меньшую площадь, чем растительный покров (около 20% от всей площади), и ширина полос моховой дернины значительно превышает диаметр пятен (Матвеева и др., 1973). В данном районе голый грунт и участки, покрытые растительностью, занимают примерно равные площади. В арктических тундрах уменьшаются размеры элементов полигонально-пятнистых зональных сообществ и увеличивается их количество на единицу площади. Доминирующий тип распределения растительности в исследуемом районе полигонально-сетчатый. Рисунок покрова опре-

деляется характером трещиноватости, которая крайне многообразна по форме, размерам полигонов, ширине трещин и т. д. Вместе с тем, несмотря на варьирование элементов полигональной системы, сохраняется определенная стабильность общей структуры этих сообществ.

Сплошной растительный покров формируется в ложбинах стока на склонах, прирусловых участках долины ручьев и расширенных днищах водотоков большей частью за счет развития сплошной моховой дернины. Относительно высокая сомкнутость растительности на южных склонах в разнотравно-злаковых группировках. Куртишно-подушечный тип растительности характерен только для щебнистых выходов коренных пород. На них разрастаются большие куртины *Dryas punctata*, *Novosieversia glacialis*, *Oxytropis nigrescens*.

При общем обеднении флоры видовая насыщенность конкретных сообществ довольно велика. В зональных сообществах насчитывается около 80—90 видов, включая цветковые, мхи и лишайники. По числу видов преобладают лишайники (35—40) и цветковые (около 30), мхов — около 20 видов. Однако по обилию и проективному покрытию преобладают мхи: они заполняют трещины, создавая в них сплошной покров и являясь своеобразным субстратом для существования других групп растений. Лишайники имеют небольшое покрытие, рассеяны по всему сообществу. Кустистые и листоватые формы приурочены к моховой дернине в трещинах, а накипные — к голому грунту или отмершим растительным остаткам на пятнах. Покрытие цветковых растений не более 15—20% в трещинах и менее 10—15% на пятнах. На южных склонах в луговых группировках общее видовое разнообразие несколько беднее — около 50 видов — за счет уменьшения числа видов мхов и лишайников; число видов цветковых того же порядка, что и в тундрах на водоразделах (30—35). В подзоне типичных тундр на южных склонах флористический состав цветковых растений вдвое богаче, чем в зональных сообществах. Это — подтверждение положения о том, что в подзоне арктических тундр эффекта интразональности уже недостаточно для того, чтобы создавались сообщества, сильно контрастирующие с собственно зональными (Матвеева, Чернов, 1978).

Наиболее обеднена флора заболоченных местообитаний, где полностью исчезают лишайники, число видов цветковых растений сокращается до 8—10, а моховой покров становится почти монодоминантным.

Характерной чертой вертикальной структуры является редукция ярусности. Максимальной высоты (20 см) в плакорных сообществах достигают отдельные генеративные побеги злаков. В среднем же высота даже генеративных побегов большинства видов — 10—15 см, при этом они создают крайне разреженный полог. Основная масса вегетативных побегов не превышает 3—5 см. У многих видов вегетативные побеги погружены в моховую дернину или чуть приподнимаются над ней, составляя единый по высоте ярус с мхами, что особенно характерно для доминирующего на водоразделах кустарничка *Salix polaris*. Лишайники также погружены в моховую дернину, либо образуют корочки на пятнах голого грунта. Толщина моховой дернины в центре трещины достигает 10 см, ближе к краю обычно 4—5 см, по периферии полигонов 1—2 см. Подземный профиль в плакорных сообществах составляет 25—30 см, единичные корни проникают до 40 см. Основная масса корней в горизонтах до глубины 15—20 см. В моховой дернине находятся стебли, корневища и отчасти корни цветковых растений.

В зональных сообществах на водоразделах можно выделить кустарничково-лишайниково-моховой (4—8 см) и травяной ярусы (разреженный полог генеративных побегов 10—15 см, вегетативных — 3—5 см). Высота вертикального профиля лишь незначительно увеличивается на южных склонах в разнотравно-злаковых группировках. Эти группировки одно-

ярусны, с двумя пологими, образовавшимися генеративными (15—20 см) и вегетативными (3—5 см) побегами.

Основная единица, которой мы оперировали при описании растительности, — растительное сообщество. Подавляющему большинству сообществ в данном районе свойственна контурная мозаичность, обусловленная криогенными процессами. Однородное сложение покрова характерно для сообществ заболоченных биотопов и луговых группировок.

На плоских участках водоразделов большие пространства занимают ивково-моховые полигонально-пятнистые тундры. Это зональный тип сообществ, состав и структура которых определяет характер растительного покрова данного района и в целом подзоны арктических тундр на северо-востоке Таймыра. Для тундр этого типа характерен полигонально-сетчатый тип распределения растительности: с сетью растительности по трещинам и голым грунтом в центральной части полигонов; с доминированием мхов (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomentothyrium nitens*, *Aulacomnium turgidum*), кустарничков (*Salix polaris*), ожик (*Luzula confusa*, *L. nivalis*), со значительным участием разнотравья (*Saxifraga platysepala*, *S. caespitosa*, *S. nivalis*, *S. hirculus*, *Papaver* spp., *Minuartia macrocarpa*, *Eritrichium villosum* и др.). Обилие видов разнотравья может меняться, по общий флористический состав и доминанты остаются постоянными, несмотря на то что подобные сообщества встречаются в различных по увлажнению, заснеженности, механическому составу и щелочности грунта экотопах. При этом отчасти меняются размеры и очертания полигонов, по проективное покрытие растений колеблется очень незначительно. Единый тип структуры и сходство состава приводят к тому, что выделять конкретные сообщества на водоразделах затруднительно, поскольку большинство их относится к группе ивково-моховых ассоциаций с незначительным варьированием горизонтальной структуры и распределения растений.

Два таких сообщества были выбраны в качестве стационарных участков. Оба расположены на одной водораздельной гряде в разных по увлажнению и щелочности грунта условиях.

Участок 1. Ивково-моховая (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Salix polaris*) полигонально-пятнистая тундра. Участок расположен на пологой (уклон 2—3°) части невысокого водораздела, юго-западной экспозиции. Имеются незначительные повышения и понижения в рельефе размером в несколько десятков квадратных метров. Пробная площадка заложена на слегка выпуклом участке. Почва разбита глубокими и узкими трещинами на полгоны, по, поскольку трещины заполнены моховой дерниной, нанорельеф почти не выражен. Диаметр полигонов 0.5—0.6 м, ширина трещин 0.2 м, расстояние между центрами пятен 0.6 м. Пятна голого грунта занимают 55% площади; их количество на 100 м² равно 144 (рис. 1). На полигонах поверхность грунта слегка выпуклая, разбита небольшими трещинками (до 2 см глубиной) на мелкие медальоны. Глубина протаивания мерзлоты в начале августа была 49 см под пятнами и 45 см в трещинах, уровень мерзлоты ровный, без ледяных клише. Почва среднесуглинистая, влажная, горизонты выражены слабо, на глубине 25 см довольно хорошо заметно оглеение. В трещинах образуется торфянистый горизонт, который в виде затеков заходит под пятно. Основная масса корней сосредоточена в верхних 15—25 см, небольшая часть доходит до 30 см, а глубже проникают лишь единичные. Микроклиматические наблюдения показали, что в яркую солнечную погоду различия в температуре в верхних горизонтах почвы на пятнах и в трещинах составляет 1—2° (пятна прогреваются немного сильнее), в пасмурные дни сглаживаются и эти различия. Ночью различия в температурном режиме пятен и трещин нет, исчезает и дифференциация температуры по горизонтам. Летом в пасмурные дни в пятнах голого грунта и трещинах с моховой дерниной температуры очень сходны.

Общий флористический состав данного сообщества — 86 видов, из них 29 — цветковых, 18 — мхов и 39 — лишайников (табл. 3). Растительность трещин и полигонов резко различается по структуре: в трещинах развивается устойчивая ивково-моховая группировка, в которой доминируют мхи. Их проективное покрытие 100%. Наиболее обильны и часты *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomentothyrium nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*, *Drepanocladus uncinatus*. Толщина моховой

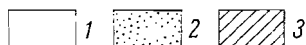
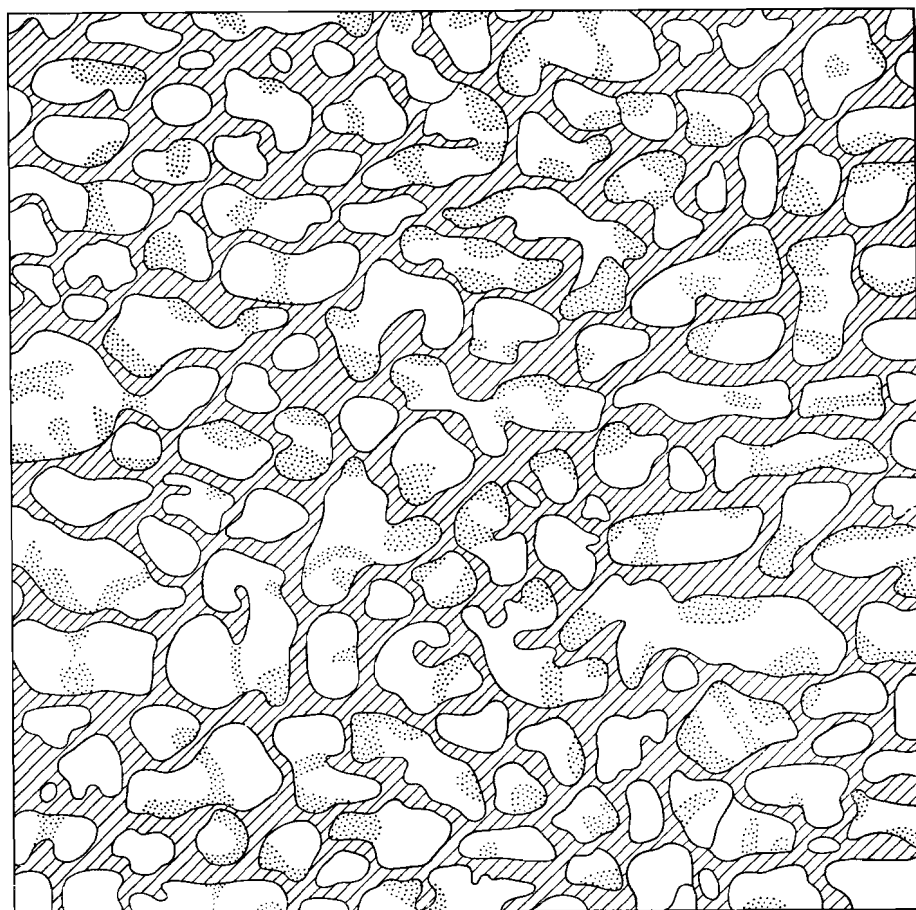


Рис. 1. Горизонтальная структура растительности ивково-моховой полигонально-пятнистой тундры (участок 1). Размер площадки 10×10 м.

1 — голый грунт; 2 — накипные лишайники и единичные цветковые растения; 3 — ивково-моховая микрогруппировка в трещинах.

дернины от 4 до 10 см. Из цветковых в трещинах доминирует *Salix polaris*; корни и стебли этого кустарничка пропизывают моховую дернину, а листья лежат на ее поверхности. Остальные цветковые растения единично растут по краю дернины, из 29 видов к трещинам приурочены только 12. Общее проективное покрытие лишайников в трещинах 5—7%, преобладают листоватые формы (*Peltigera rufescens*, *P. aphthosa*) и кустистые (*Cetraria islandica* s. l., *Stereocaulon alpinum*).

Для полигонов характерна крайне разреженная циоперная растительность. Общее покрытие редко достигает 20%, причем растения поселяются в основном по краям полигонов, непосредственно на границе с моховой дерниной. Общй состав сообщества значительно обогащается именно за счет видов, растущих на пятнах (*Saxifraga platysepala*, *S. caespitosa*, *Juncus biglumis*, *Cerastium bialynickii*, *Papaver* spp., *Eritrichium villosum*, *Potentilla emarginata*). Все эти виды хотя и не обильны, но встречаются часто, скопленй не образуют, а растут единичными особями.

Еще специфичнее и богаче состав лишайников: из 39 видов, отмеченных в данном сообществе, 34 приурочены к пятнам (табл. 3). Накипные лишайники образуют по сплошную корочку, столь характерную для пятен в подзоне типичных тундр, а мелкие (1—2 см в поперечнике) тонкие корочки, под которыми со временем скапливается мелкозем; часто их слоевица скрепляют отдельные стебельки мхов (обычно *Ditrichum flexicaule*) и таким образом формируются смешанные микроскопления.

На пятнах можно выделить две зоны: центральную, почти лишленную растений, и периферическую, в которой заметно возрастают общее разнообразие и проективное покрытие видов. Пятна в целом находятся на самых ранних стадиях зарастания.

Таблица 3

Видовой состав растительных группировок стационарных участков

Вид растения	Ивково-моховая полигонально- пятнистая тундра		Лишайниково- ивково-моховая полигонально- пятнистая тундра		Лишай- никово- дриадовая куртинная тундра	Разно- травно- элаковая луговина
	пятна голого грунта	мохо- вые тре- щины	пятна голого грунта	мохо- вые тре- щины		
Цветковые						
<i>Alopecurus alpinus</i>	0,5	1	+	+	—	1
<i>Arctagrostis latifolia</i>	—	—	+	—	+	+
<i>Poa arctica</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Poa alpigena</i> var. <i>colpodea</i>	+	+	+	—	1	13
<i>Festuca brachyphylla</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Juncus biglumis</i>	+	—	+	—	—	+
<i>Luzula confusa</i>	+	—	+	—	+	+
<i>L. nivalis</i>	+	+	2	+	+	1
<i>Lloydia serotina</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Salix polaris</i>	5	15	5	12	1	—
<i>Oxyria digyna</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Polygonum viviparum</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	1	+	+	—	+	1
<i>Cerastium bialynickii</i>	+	—	+	—	+	+
<i>Sagina intermedia</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Minuartia rubella</i>	+	—	—	—	+	+
<i>M. macrocarpa</i>	+	—	1	—	+	+
<i>Gastrolychnis affinis</i>	—	—	—	—	+	+
<i>G. apetala</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Ranunculus pygmaeus</i>	+	—	—	—	—	—
<i>R. sulphureus</i>	+	+	+	—	+	+
<i>R. sabinii</i>	+	+	—	—	—	—
<i>Papaver polare</i>	+	—	—	—	+	—
<i>P. pulvinatum</i>	+	—	—	—	+	+
<i>P. lapponicum</i> ssp. <i>orientale</i>	—	—	—	—	+	+
<i>Cardamine bellidifolia</i>	—	—	—	+	+	+
<i>Draba pilosa</i>	+	—	—	—	—	—
<i>D. barbata</i>	—	—	—	—	—	+
<i>D. subcapitata</i>	—	—	—	—	—	1
<i>D. oblongata</i>	—	—	—	—	—	+
<i>D. micropetala</i>	—	—	+	+	+	—
<i>D. pseudopilosa</i>	—	—	—	—	+	—
<i>D. lactea</i>	—	+	—	—	+	+
<i>D. cinerea</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Cochlearia arctica</i>	—	—	+	—	—	+
<i>Saxifraga nivalis</i>	+	+	+	—	+	+
<i>S. hieracifolia</i>	—	—	—	—	—	2
<i>S. hirculus</i>	—	—	—	—	—	1
<i>S. platysepala</i>	1	—	0,5	—	+	+
<i>S. cernua</i>	+	+	+	—	+	+
<i>S. caespitosa</i>	+	—	+	—	+	2
<i>S. serpyllifolia</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Potentilla emarginata</i>	+	—	+	—	+	—
<i>Novosieversia glacialis</i>	—	—	—	+	2	—
<i>Dryas punctata</i>	—	—	—	—	25	—
<i>Androsace triflora</i>	+	—	—	—	—	+
<i>Myosotis asiatica</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Eritrichium villosum</i>	2	—	—	—	—	+
<i>Pedicularis sudetica</i>	—	—	—	+	+	1
<i>P. hirsuta</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Saussurea tilesii</i>	—	—	—	—	+	—
Листостебельные мхи						
<i>Polytrichum alpinum</i>	—	—	3	2	2	—
<i>P. juniperinum</i>	+	+	—	—	+	—
<i>P. alpestre</i>	—	—	—	—	+	—

Таблица 3 (продолжение)

Вид растения	Ивково-моховая полигонально- пятнистая тундра		Лишайниково- ивково-моховая полигонально- пятнистая тундра		Лишай- никово- дриадовая куртинная тундра	Разно- травно- злаковая луговина
	пятна голоого грунта	мохо- вые тре- щины	пятна голоого грунта	мохо- вые тре- щины		
<i>Polytrichum piliferum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Ditrichum flexicaule</i>	3	+	+	+	+	1
<i>Ceratodon purpureus</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Distichium capillaceum</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	+	—	—	+	—	+
<i>Dicranum elongatum</i>	—	—	—	+	+	—
<i>D. spadicum</i>	+	—	1	2	+	+
<i>Trichostomum cuspidatissimum</i>	3	—	—	—	—	—
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostre</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Schistidium strictum</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Rhacomitrium canescens</i>	—	—	+	+	—	—
<i>R. lanuginosum</i>	2	—	1	7	+	—
<i>Pohlia nutans</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Bryum</i> sp.	+	—	—	—	—	+
<i>Aulacomnium turgidum</i>	3	9	3	20	—	+
<i>Conostomum tetragonum</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Bartramia ityphylla</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Timmia austriaca</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Campyllum stellatum</i>	1	—	—	—	—	1
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	+	1	0.5	+	—	3
<i>Tomenthypnum nitens</i>	+	10	+	5	—	—
<i>Brachythecium turgidum</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Cirriphyllum cirrosomum</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i>	3	57	+	45	—	—
Печеночные мхи						
<i>Ptilidium ciliare</i>	+	5	—	3	+	—
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> var. <i>brevirete</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Barbilophozia barbata</i>	+	—	—	+	—	—
<i>Lophozia alpestris</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Orthocaulis kunzeanus</i>	—	—	—	+	—	+
<i>O. kunzeanus</i> var. <i>plicata</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Sphenolobus minutus</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	—	—	+	+	—	+
<i>Plagiochila arctica</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Scapania tundrae</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Cephaloziella arctica</i>	+	—	—	+	—	+
<i>Gymnomitrium coralloides</i>	—	—	—	+	30	—
Лишайники						
<i>Polyblastia</i> sp.	+	—	—	—	—	—
<i>Sphaerophorus globosus</i>	—	—	—	—	1	—
<i>Gyalecta geocia</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Psoroma hypnorum</i>	1	1	+	+	+	+
<i>Peltigera aphthosa</i>	1	2	+	8	+	+
<i>P. polydactyloides</i>	+	—	—	—	+	—
<i>P. rufescens</i>	+	7	+	1	—	—
<i>P. spuria</i> var. <i>leptoderma</i>	+	—	—	—	—	+
<i>Solorina crocea</i>	+	—	—	—	+	+
<i>S. saccata</i>	—	—	—	+	+	+
<i>Nephroma expallidum</i>	—	—	+	—	+	+
<i>Sticta arctica</i>	—	—	+	—	+	—
<i>Collema ceraniscum</i>	+	—	+	—	—	—
<i>C. tenax</i>	+	—	—	—	—	—
<i>C. sp.</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Lectophysma finmarkicum</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Pannaria pezizoides</i>	+	—	+	—	+	—

Таблица 3 (продолжение)

Вид растений	Ивково-моховая люлигонально- пятнистая тундра		Лишайниково- ивково-моховая полюгонально- пятнистая тундра		Лишай- никово- дриздовая куртинная тундра	Равно- травно- элаковая луговая
	пятна голого грунта	мохо- вые тре- щины	пятна голого грунта	мохо- вые тре- щины		
<i>Arctomia interfixa</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Bacidia bagliettoana</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Lecidea assimilata</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Lopadium pezizoideum</i>	+	—	+	—	+	—
<i>Toninia lobulata</i>	—	—	+	—	+	—
<i>T. sp.</i>	—	—	+	—	+	—
<i>Lecanora epibryon</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Pachyospora verrucosa</i>	4	—	+	—	+	—
<i>Hypogymnia subobscura</i>	—	—	+	—	+	—
<i>H. sp.</i>	—	—	+	—	+	—
<i>Cetraria cucullata</i>	—	—	+	—	+	+
<i>C. islandica</i>	0.5	1	—	2	+	—
<i>C. nivalis</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Dactylina arctica</i>	—	—	+	—	+	—
<i>D. ramulosa</i>	—	—	+	—	+	—
<i>Parmelia omphalodes</i>	+	—	+	—	5	—
<i>Alectoria nigricans</i>	—	—	+	—	+	—
<i>A. ochroleuca</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Bryoria nitidula</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Cornicularia aculeata</i>	—	—	—	—	+	—
<i>C. divergens</i>	—	—	—	—	1	—
<i>Ramalina almqvistii</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Stereocaulon alpinum</i>	+	—	—	—	—	—
<i>S. rivulorum</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Cladonia arbuscula</i> ssp. <i>beringiana</i>	—	—	—	—	—	+
<i>C. amaurocraea</i>	—	—	—	2	—	—
<i>C. lepidota</i>	—	—	—	—	+	—
<i>C. macroceras</i>	+	—	—	—	—	+
<i>C. pleurota</i>	—	—	—	—	—	—
<i>C. pyxidata</i>	+	—	—	—	+	+
<i>C. symphycarpia</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Basomyces placophyllus</i>	+	—	—	—	—	—
<i>B. rufus</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Thamnolia vermicularis</i> s. l.	1	1	—	1	+	+
<i>Ochrolechia frigida</i>	+	—	—	—	15	—
<i>O. gonatodes</i>	—	—	—	—	+	—
<i>O. gyalectina</i>	17	—	—	—	+	—
<i>O. sp.</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Pertusaria bryontha</i>	0.5	—	—	—	+	—
<i>P. bryophaga</i> var. <i>bryophaga</i>	+	—	—	—	—	—
<i>P. dactylina</i>	—	—	—	—	+	—
<i>P. glomerata</i>	+	—	—	—	—	—
<i>P. oculata</i>	—	—	—	—	+	—
<i>P. panyrga</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Caloplaca cinnamomea</i>	+	—	—	—	—	—
<i>C. jungermanniae</i>	+	—	—	—	—	—
<i>C. stillicidiorum</i>	+	—	—	—	—	—
<i>C. tetraspora</i>	+	—	—	—	—	—
<i>C. tirolensis</i>	+	—	—	—	+	—
<i>C. sp. 1</i>	+	—	—	—	—	—
<i>C. sp. 2</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Buellia insignis</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Physcia constipata</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Rinodina mniaraeiza</i>	+	—	—	—	—	—
<i>R. turfacea</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Arthrgraphis anziana</i>	+	—	+	—	—	—

Примечание. Цифры — покрытие вида, знак «+» — покрытие меньше 1%.

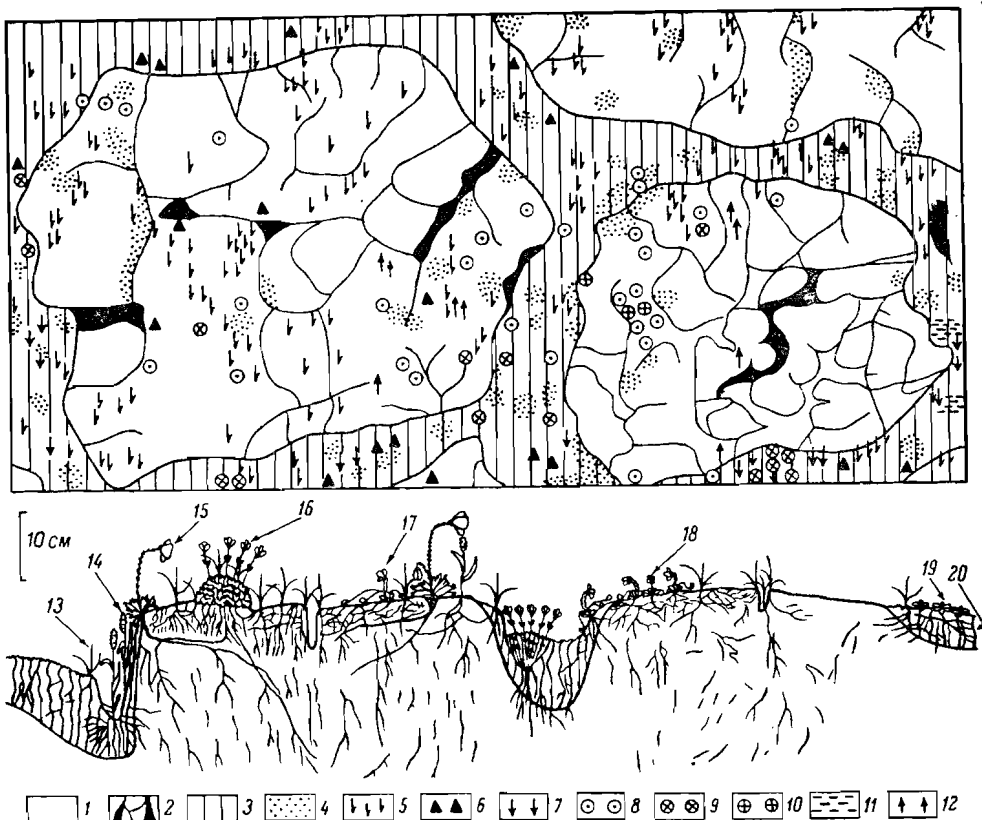


Рис. 2. Горизонтальная и вертикальная структура ивково-моховой полигонально-пятнистой тундры (участок 1). Размер площадки 1×2 м.

1 — голый грунт; 2 — трещины усыхания; 3 — моховая дернина из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomentothyrium nitens*; 4 — лишайники; 5 — *Poa alpigena*; 6 — *Papaver* sp.; 7 — *Luzula nivalis*; 8 — *Saxifraga platysepala*; 9 — *S. caespitosa*; 10 — *S. nivalis*; 11 — *Salix polaris*; 12 — *Alopecurus alpinus*.

Вертикальный профиль растительности очень прост. Вегетативные органы цветковых растений составляют единый по высоте ярус с мхами и лишайниками, так как они или погружены в моховую дернину, или покоятся на ее поверхности (в трещинах), или не превышают поверхности дернины (на пятнах). Толщина этого яруса 6—8 см в трещинах и 3—4 см на полигонах. Генеративные органы цветковых образуют крайне разреженный верхний полог высотой 5—8 см (рис. 2).

Ежегодный прирост надземной части цветковых растений составляет в трещинах 34.2 г/м² (в основном за счет листьев *Salix polaris*), на полигонах — 20.2 г/м² (в основном за счет разотравья). В пересчете на общую площадь продукция зеленой массы цветковых растений равна 27.5 г/м².

Участок 2. Лишайниково-ивково-моховая (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*+*Salix polaris*+*Parmelia omphalodes*—*Cetraria islandica* s. l.) полигонально-пятнистая тундра. Участок расположен на водораздельной гряде в ее наиболее плоской и высокой части. Поверхность выровненная, но заметны незначительные повышения, более сухие и щебнистые, и понижения, чуть более влажные. Повышенные участки имеют форму плоских округлых бугров диаметром 10—12 м, но их прерывнее пад более низкими участками составляет не более 15—20 см. Такая форма микрорельефа — первый этап процесса дифференциации, который в дальнейшем, при усилении термокаста, приводит к образованию массивов байджарахов. Здесь же дифференциация еще настолько мала, что не оказывает заметного влияния на состав и структуру растительного покрова в разных элементах микрорельефа. Пробная площадка заложена на повышенном участке. Почва разбита узкими, глубокими трещинами на полигоны в поперечнике 0.5—0.9 м, ширина трещин 0.2 м, в стыках до 0.4 м, расстояние между центрами плит 0.7 м. Пятна голого грунта занимают 50% площади, их количество на 100 м² равно 113 (рис. 3). Поверхность пятен разбита многочисленными трещинами усыхания. Почва среднесуглинистая, сухая, горизонты почти не выражены. Почвенный профиль с боль-

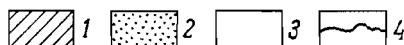
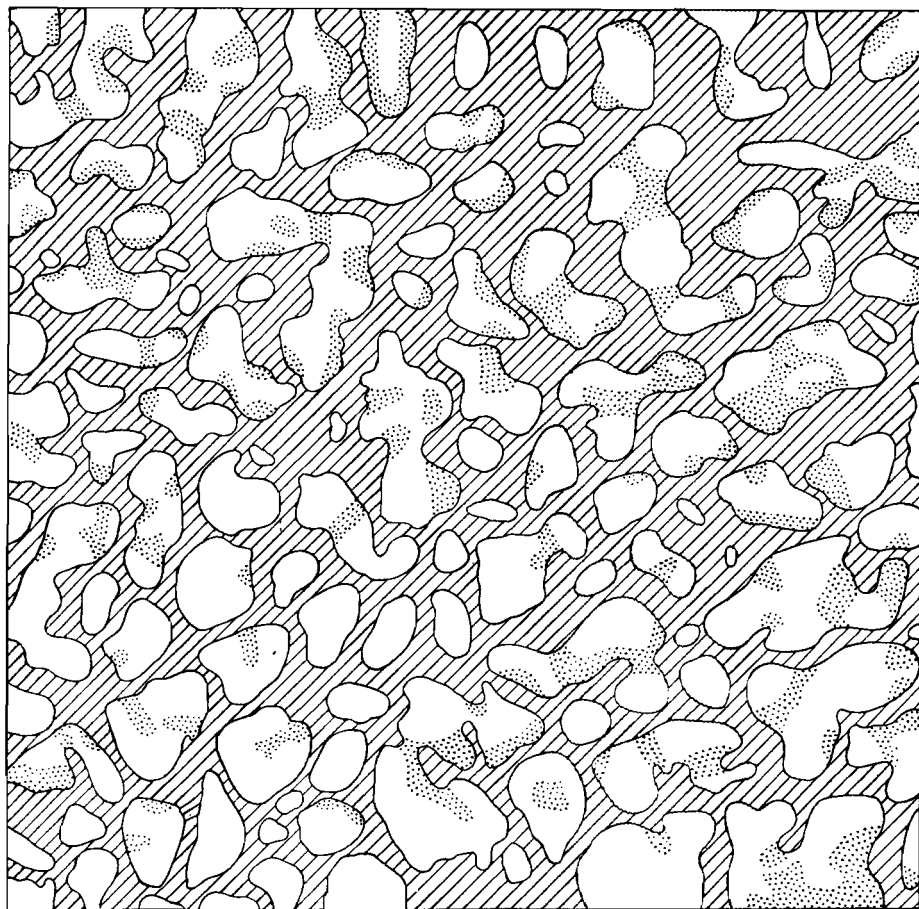


Рис. 3. Горизонтальная структура растительности лишайниково-ивково-моховой полигонально-пятнистой тундры (участок 2). Размер 10×10 м.

1 — лишайниково-ивково-моховая микрогруппировка в трещинах; 2 — участки тундра, зарастающие мхами, валяными лишайниками и единичными цветковыми растениями; 3 — голый грунт; 4 — профиль нанорельефа.

шим содержанием щебня до уровня вечной мерзлоты, который находился ко времени описания разреза (17 VII) на глубине 65 см. Поверхность пятен также усыпана щебнем. В трещинах под моховой дерниной образуется торфянистый горизонт, который в виде «кармана» уходит в глубину на 25 см, а иногда в виде узких потоков еще глубже; иногда два таких потока могут смыкаться под пятном. Основная масса корней сосредоточена в верхних 25 см, единичные корни проникают до 40 см. Как и на участке 1, контрастность микробиотопов не очень сильно влияет на температурный режим почвы в разных элементах.

Общий флористический состав данного сообщества — 109 видов, из них 34 — цветковых, 31 — мхов (листочестебельных и печеночных), 44 — лишайников (табл. 3). Растительность трещин и полигонов резко различается по структуре (рис. 4). В трещинах развивается устойчивая ивково-моховая группировка, в которой доминируют мхи. Их проективное покрытие 100%, мощность дернины 4—6 см. Наиболее обильны *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*. Из цветковых доминирует *Salix polaris* (12%), из остальных 9 видов, отмеченных для трещин, довольно часто встречаются *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, *Luzula nivalis*, *Stellaria ciliatosepala*. Общее покрытие лишайников в трещинах 15—20%, преобладают листоватые (*Peltigera aphthosa*, *P. rufescens*) и кустистые формы (*Cladonia amaurocraea*, *C. gracilis* var. *elongata*, *Cetraria islandica* s. l.), а также *Thamnochloa vermicularis*.

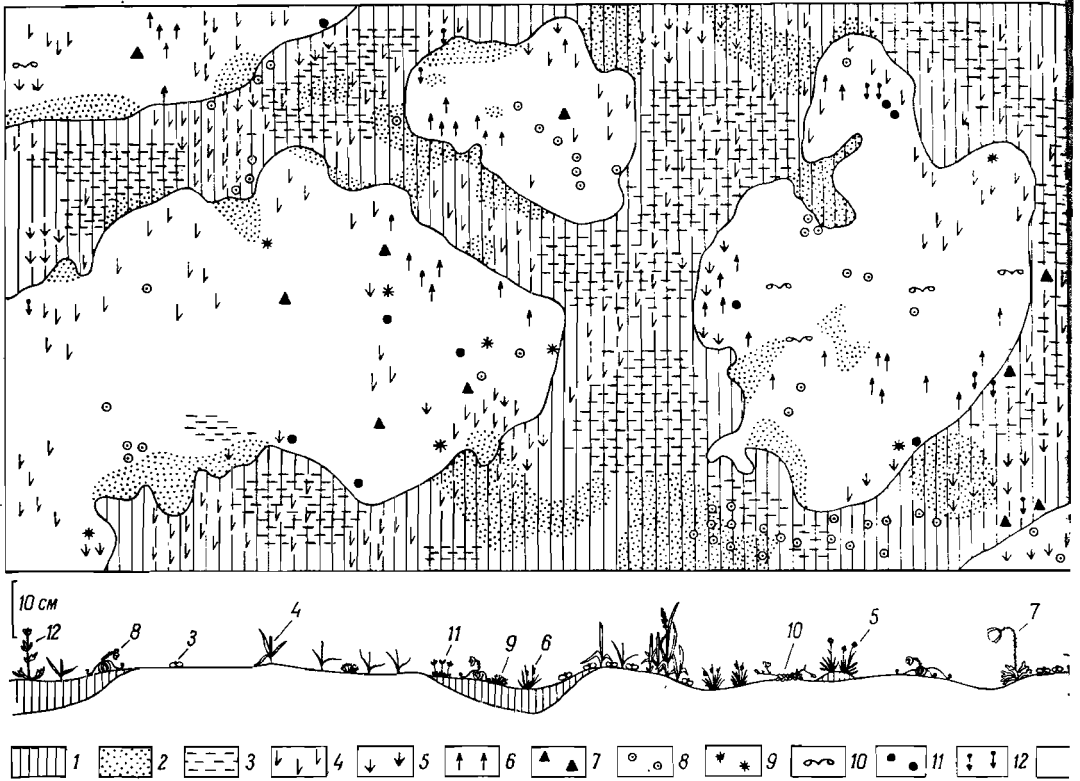


Рис. 4. Горизонтальная и вертикальная структура лишайниково-пшкво-моховой полигонально-пятнистой тундры (участок 2). Размер площадки 1.5×2.5 м.

1 — моховая дернина из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*; 2 — лишайники (на пятнах — накипные, в трещинах — кустистые и листоватые); 3 — *Salix polaris*; 4 — *Poa alpigena*, *Alopecurus alpinus*; 5 — *Luzula confusa*, *L. nivalis*; 6 — *Juncus biglumis*; 7 — *Papaver* sp.; 8 — камнеломки (на ятках — *Saxifraga nivalis*, *S. platysepala*, *S. serpyllifolia*, в трещинах — *S. caespitosa*); 9 — *Minuartia rubella*; 10 — *Cerastium bialynickii*; 11 — *Draba* sp.; 12 — *Ranunculus sulphureus*; 13 — голый грунт.

Для полигонов характерна разреженная группировка пионерного типа. Общее покрытие растительности не более 15—20%. Преобладают лишайники, поселяющиеся по периферическим частям полигонов, а также вдоль мелких трещин, в основном *Parmelia omphalodes* и накипные формы. Чаще всего накипные лишайники поселяются не на почве, а на отмерших или крайне угнетенных мхах (*Ditrichum flexicaule*), реже на цветковых растениях (*Minuartia macrocarpa*, *Cerastium bialynickii*). Из 44 видов лишайников, отмеченных для всего сообщества, 33 встречены только на пятнах. Покрытие цветковых растений 6%, они также растут в основном по периферии полигонов. Наиболее обильны и часты *Salix polaris*, *Luzula nivalis*, *Minuartia macrocarpa*, *Saxifraga platysepala*, остальные виды единичны.

Вертикальный профиль растительности сходен с тем, что мы описывали на участке 1, только полог генеративных побегов цветковых растений еще более разрежен.

Ежегодный прирост надземной части цветковых растений составляет в трещинах 32.9 г/м², на полигонах — 21.0 г/м², в пересчете на общую площадь — 27.0 г/м².

Хотя эти два сообщества встречаются в несколько различных условиях, их состав и структура похожи. Несколько меняются конфигурация полигонов, их размеры и число на единицу площади (сравни рис. 1 и 3). Состав доминантов и их размещение по площади группировок остаются почти без изменений (табл. 3). Состав участка 2 несколько богаче, по за счет единично встреченных видов цветковых (*Arctagrostis latifolia*, *Draba micropetala*, *Cochlearia arctica*, *Saxifraga hirculus*, *Novosieversia glacialis*), а также лишайников (*Nephroma exallidum*, *Sticta arctica*, *Toninia lobulata*, *Cetraria cucullata*, *Dactylina arctica*, *D. ramulosa*, *Alectoria nigricans*, *Cornicularia divergens*, *Cladonia pleurota* и др.).

Именно таков характер различий сообществ группы ивково-моховых ассоциаций. Содоминантами в разных сообществах могут быть *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Alopecurus alpinus*, *Festuca brachyphylla*, *Poa alpigena*, *Saxifraga caespitosa*, что позволило выделить следующие ассоциации этой группы: ивково-моховая, ожиково-ивково-моховая, лисохвостово-ивково-моховая, разнотравно-ивково-моховая, лишайниково-ивково-моховая.

На вершинах водоразделов встречаются похожие по структуре, но отличающиеся по составу от вышеописанных сообщества разнотравно-ожиково-моховой ассоциации, в которых доминируют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum* и *Luzula confusa*, обильны *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, *Papaver pulvinatum*, *P. polare*, *Saxifraga caespitosa*, *S. platysepala*. Общее покрытие растительности 50%. Пятна занимают до 70% площади, их диаметр 0.3—0.4 м, на 1 м² уменьшается 4 пятна, ширина трещин 0.1—0.2 м. Трещины заполнены мхами, толщина дернины 5 см. Доминирующие виды цветковых растений приурочены к трещинам. На пятнах общее покрытие около 20%; в небольшом обилии, но часто встречаются виды разнотравья (*Saxifraga nivalis*, *S. platysepala*, *S. cernua*, *Minuartia rubella*, *Cerastium bialynickii*, *Eritrichium villosum*, *Androsace triflora*; вдоль трещин усыхания поселяются мхи, в основном *Ditrichum flexicaule*, и лишайники (*Ochrolechia frigida*, *O. gyalectina*, *Ste-reocaulon alpinum*).

Изредка на плоских участках водоразделов встречаются ожиково-моховые полигонально-пятнистые тундры с содомипированием в травяном микрорясе *Minuartia macrocarpa*. По составу они не отличаются от описанных выше разнотравно-ожиковых: в моховом покрове преобладают те же виды мхов, несколько обильнее *Rhacomitrium lanuginosum*, *Polytrichum alpinum*; доминанты цветковых — *Luzula confusa*, *L. nivalis*. Покрытие *Minuartia macrocarpa* 20%. Покров более сомкнут, пятна грунта мельче, неправильной формы, занимают всего 20% площади.

В более влажных местах на водоразделах можно встретить злаково-моховые сообщества с доминированием в моховом покрове *Tomenthypnum nitens*, с примесью *Oncophorus wahlenbergii*, *Orthothecium chryseum*. Из цветковых наиболее обильны *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, *Juncus biglumis*, остальные виды единичны (*Stellaria ciliatosepala*, *Cerastium bialynickii*, *Pedicularis sudetica*, *Saxifraga caespitosa*, *S. nivalis*, *S. platysepala*, *S. oppositifolia*). Обильны только 2 вида лишайников: *Thamnia vermicularis*, *Cetraria islandica* s. l. Из-за того, что пятна сырые, на них отсутствует весь комплекс пахиспоровых лишайников, столь характерный для ивково-моховых тундр, а лишь изредка встречаются *Solorina saccata*, *Peltigera venosa*, обильны синезеленые водоросли. В целом этот тип тундр обеднен флористически.

Обычно во всех сообществах на водоразделах заметна дифференциация в микрорельефе, которую мы отмечали при описании стационарных участков, т. е. выделяются повышения и понижения диаметром 10—12 м с разницей в уровнях поверхностей 15—20 см. Различия в растительности таких участков при обычных геоботанических описаниях не улавливаются, визуальное понижение участки немного влажнее, на них меньше лишайников, разреженнее покров цветковых растений, несколько мощнее моховая дернина. При усилении термокарста в таких местах может начаться образование массивов байджарахов.

На очень пологих длинных склонах встречаются сообщества с доминированием разнотравья. Главное отличие их от плакорных — отсутствие моховой дернины в трещинах, от луговин — разреженный покров цветковых растений (всего 25—35%). Доминирует разнотравье, в основном *Saxifraga hirculus*, *S. oppositifolia*, *S. platysepala*, *Papaver pulvinatum*, *P. polare*. Из-за особенностей формы роста этих видов (все образуют плотные многоствельные особи) и их разреженного размещения для таких сообществ характерен не полигонально-сетчатый, а куртинно-подушеч-

ный тип распределения растительной дернины. Хотя поверхность почвы здесь также разбита трещинами на полигоны, рисунок растительности не повторяет рисунка трещиноватости грунта. Общий состав цветковых около 30 видов, в целом он сходен с составом ивково-моховых полигонально-пятнистых тундр плакоров. Состав же мхов крайне обеднен, их покрытие не более 10%. Они поселяются в основном вдоль трещин, но не заполняют их (*Ditrichum flexicaule*, *Polytrichum alpinum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Trichostomum cuspidatissimum*). Среди лишайников довольно обильны *Stereocaulon alpinum*, *Thamnolia vermicularis*, *Ochrolechia frigida*, *Parmelia omphalodes*, остальные единичны (*Peltigera aphthosa*, *Nephroma expallidum*, *Dactylina arctica*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans*, *Cornicularia divergens*, *Cladonia pyxidata*, *Pachyospora verrucosa*, *Psoroma hypnorum*, *Lecanora epibryon*, *Cetraria islandica* s. l.).

Пологие берега многочисленных ручьев покрыты разнотравно-ивково-моховыми сообществами, для которых характерно мощное развитие мохового покрова, иногда сплошного, чаще несомкнутого из-за небольших неправильной формы солифлюкционных потоков грунта. Доминирует *Tomenthypnum nitens*, обильны также влаголюбивые виды родов *Drepanocladus*, *Calliergon*, *Bryum*. Доминирующие цветковые растения — *Salix polaris*, *Alopecurus alpinus*. Довольно обильны редкие в других местообитаниях *Oxyria digyna*, *Ranunculus nivalis*, характерны некоторые нивальные виды (*Saxifraga tenuis*, *S. rivularis*, *Phippsia algida*, *Stellaria edwardsii*, *Saxifraga foliolosa*, *Cardamine bellidifolia*, *Ranunculus pygmaeus*). Обилие мхов и цветковых неодинаково в зависимости от положения на склоне. Формируемые ими группировки образуют экологические ряды, но при этом различия в составе не выходят за рамки одной группы ассоциаций. Лишайников около 30 видов, наиболее обильны *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria islandica* s. l., *C. cucullata*, *Psoroma hypnorum*. На пятнах грунта образуются корочки слоевищ накипных лишайников, по-видимому, родов *Ochrolechia*, *Pertusaria*.

Совершенно иной характер растительного покрова на крутых и дренированных склонах южной экспозиции. Такие склоны встречаются по берегам бухты, в массивах байджарахов с высокими конусовидными буграми. На них развиваются разнотравно-злаковые группировки лугового типа с преобладанием цветковых растений и отсутствием мохового покрова, столь характерного для плакорных тундр. Южные склоны — наиболее благоприятные в термическом отношении биотопы в данном районе, хотя различия в температурном режиме между этими склонами и плоскими участками водоразделов не так резки, как в подзоне типичных тундр. Одно из таких сообществ было выбрано в качестве стационарного участка, на котором проводились биогеодемологические исследования.

Участок 4. Разнотравно-злаковое (*Poa alpigena* + *Alopecurus alpinus* — *mixherbae*) сообщество на южном склоне. Сообщество, выбранное как пример группировки, развивающейся в интразональных условиях, близких к оптимальным для данного района, расположено на склоне южной экспозиции (крутизна 40°). Поверхность почвы разбита трещинами на полигоны, которые сползают вниз по склону, в результате чего формируется мелкобугорковый панорельеф, диаметр бугорков 0.2—0.3 м, высота 0.1—0.2 м. Трещины углубляются многочисленными ходами леммингов. Голый грунт обнажается в основном по трещинам, но имеются редкие пятна голого грунта и на плоской поверхности бугорков; в целом обнаженный субстрат занимает не более 10%. Глубина сезонного протаивания 60 см. По механическому составу почва — средний суглинок. Почвенные горизонты выражены хорошо. Химический анализ (табл. 1) показал, что по сравнению с плакорными тундрами здесь выше содержание гумуса и азота, а реакция среды в верхних горизонтах несколько более кислая. Корни проникают до уровня вечной мерзлоты, их основная масса сосредоточена в верхних 30 см. В почвенном профиле отсутствуют галька и щебень, что характерно для почв плакорных сообществ.

Общий флористический состав 58 видов, в том числе 35 — цветковых, 12 — мхов, 11 — лишайников (табл. 3). Доминируют *Poa alpigena*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Saxifraga caespitosa*, *S. hieracifolia*, *S. hirculus*, *Cerastium bialynickii*, *Stellaria ciliatosepala*, *Pedicularis sudetica*. Общее покрытие 90%: злаки и оживки — 70%

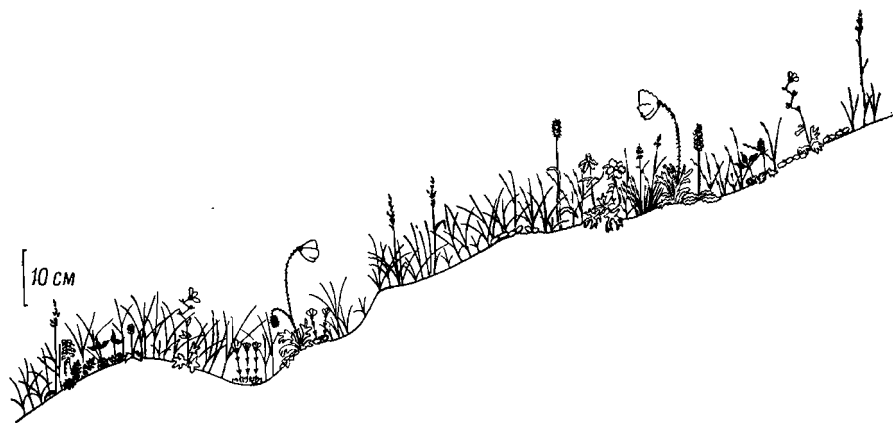


Рис. 5. Вертикальный профиль растительности (надземная часть) разнотравно-злакового сообщества на южном склоне (участок 4). Длина трансекта 2 м.

(причем около 50% приходится па ветопшь), разнотравье — 20%, мхи и лишайники единичны. Сложение покрова равномерное, горизонтальная расчлененность на микрогруппировки отсутствует. Высота вертикального профиля 15—18 см. Хорошо выражены два полога: нижний, более густой, сложенный вегетативными органами, имеет высоту 3—5 см; верхний, разреженный, сложенный генеративными побегами тех же видов, имеет высоту 15—18 см (рис. 5). Южные склоны — биотоп, в котором в условиях тундровой зоны формируются луговинные группировки. В более южных подзонах такие сообщества гораздо богаче по составу и продуктивности цветковых растений по сравнению с зональными. В данном районе и состав, и число видов такие же, как в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах (табл. 3). Не отметили мы также различий в жизнеспособности и фенологическом развитии растений. Прирост надземной массы цветковых растений равен 72 г/м^2 , что лишь в 2.5 раза выше, чем в зональных сообществах.

Подобные сообщества встречаются нечасто, обычно небольшими фрагментами в несколько квадратных метров. Состав их может несколько меняться за счет единичных видов, но доминируют одни и те же (*Poa alpigena*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula confusa*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. hirculus*, *S. caespitosa*, *Pedicularis sudetica*), их обилие немного варьирует в разных сообществах.

Значительные пространства в районе заняты массивами байджарахов. Байджарахи — якутское название бугров-останцов, образующихся при термокарсте (вытаивании) ископаемых почвенных полигонально-жилых льдов. Массивы байджарахов (бугры и окружающие их ложбины) приурочены к склонам долин ручьев и берегам бухты и моря. Площадь массивов 12—30 тыс. м². Размеры и форма бугров варьируют как в пределах одного массива, так и в разных массивах. Поверхность бугров разбита трещинами на полигоны, а на высоких конусовидных буграх в результате эрозии формируется бугорковый напорельеф. Совершенно естественно, что развитый микро- и напорельеф создает большую пестроту экологических условий, а это приводит к формированию крайне неоднородного растительного покрова. Поэтому классификация и типология растительности массивов байджарахов представляет значительную трудность. До недавнего времени не было единой системы для описания байджарахов и исследователи обычно ограничивались описанием отдельных бугров, реже ложбин. В последние годы О. И. Суминой (1975, 1976, 1977) была проделана специальная работа по классификации и типологии растительности байджарахов на примере о-ва Котельного. Поскольку этот остров — район классического развития байджарахов, система, разработанная О. И. Суминой, может с успехом быть применена к массивам байджарахов из других районов, а тем более к бухте Марии Провчищевой, растительность которой вообще имеет много общего с растительностью о-ва Котель-

ного. Частично байджарахи бухты Марии Прончищевой описаны О. И. Суминой ранее (1976), более подробно это сделано в соответствующей статье в настоящем сборнике.

Одна из характерных черт растительного покрова исследуемого района — отсутствие полигональных болот. Заболоченные грушировки приурочены здесь только к расширенным участкам долин ручьев, которые образуются в средней части долины. Обычно хорошо заметны вход и выход ручья, но русло его в таких расширениях не прослеживается. Таким образом, это местообитания довольно переувлажненные, но увлажнение в них проточное. Сообщества, формирующиеся в таких биотопах, очень обеднены по составу и чрезвычайно однородны по сложению. В них доминируют *Dupontia fisheri*, *Eriophorum angustifolium* β *triste*, *Bryum* sp., *Calliergon richardsonii*, остальные виды единичны (*Eriophorum medium*, *Saxifraga cernua*, *Pedicularis sudetica*, *Cardamine pratensis*). Поверхность почвы ровная, без признаков растрескивания.

Другой тип переувлажненных местообитаний — термокарстовые мочажинки диаметром от 2—3 до 5—10 м, которые часто встречаются на плоских участках водоразделов. Обычно это небольшие водоемы с глубиной воды 20—25 см. Растительность их крайне бедна, не более 3—5 видов цветковых растений в каждой мочажине. Наиболее обильны *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Ranunculus sulphureus*, единично растут *Juncus biglumis*, *Eriophorum angustifolium* β *triste*, *Phippsia algida*. Дно часто покрыто дерниной из водных мхов родов *Calliergon*, *Drepanocladus*. Иногда в таких мочажинах растет *Pleuropogon sabinii*.

Заливаемые во время приливов низкие илистые берега морских лагун сплошь зарастают ковром из *Puccinellia phryganodes*, изредка встречаются куртинки *Cerastium edwardsii*, *Stellaria humifusa*, *Ranunculus pygmaeus*.

Берега моря и бухты, покрытые галькой, а также галечниковые косы почти лишены растительности; очень редко разбросаны единичные экземпляры *Cerastium regelii*, *Stellaria edwardsii*, *Papaver* spp.

На выходах коренных пород встречаются сообщества, для которых характерен куртинно-подушечный тип распределения растительной дернины. Одно из них было выбрано в качестве стационарного участка как пример растительной группировки, развивающейся в условиях, близких к экстремным в данном районе.

Участок 3. Лишайниково-дриадовая (*Dryas punctata* — *Ochrolechia* spp. + *Parmelia omphalodes*) куртинная тундра. Сообщество занимает выступающую часть водораздельного увала, в зимнее время бесснежную, в месте выходов коренных пород (алевролитов). Грунт представляет собой щебень с небольшой примесью мелкозема, почва как таковая отсутствует. Поверхность усыпана мелкими обломками, ровная, разбита многочисленными трещинами, но правильных полигонов нет, так как трещины не смыкаются. Глубина сезонного протаивания около 40 см. Несмотря на суровость почвенно-микrokлиматических условий, видовой состав сообщества довольно богат. Он насчитывает 24 вида цветковых растений, 8 — мхов и 40 — лишайников (без эпилитных), всего 82 вида. Таким образом, по видовому составу он не уступает зональным сообществам. Однако качественные различия существенны: сокращается число видов мхов и возрастает — лишайников, особенно накипных форм. Общее покрытие высокое (80%), опять-таки из-за обилия накипных лишайников (50%); покрытие цветковых 30%, мхи встречаются единично, за исключением песчаного мха *Gymnomitrium corallioides*, который вместе с лишайниками родов *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Pyrogymnia*, *Parmelia*, *Pannaria* образует толстую, но довольно плотную корочку. Наиболее обильны лишайники *Ochrolechia frigida*, *O. androgyna*, *Parmelia omphalodes*, *Pyrogymnia subobscura*, *Solorina crocea*, *Sphaerophorus globosus*. Щебень покрыт эпилитными лишайниками. Из цветковых доминирует *Dryas punctata*. Дриада образует плотные шпалеры, приуроченные к трещинам. Толщина шпалеры 2—3 см, конфигурация в какой-то степени зависит от формы трещин, последние иногда сливаются в извилистую полосу, реже замыкаются (рис. 6); ширина таких полос 0.1—0.5 м. В пределах куртин дриады поселяются единичные цветковые (*Salix polaris*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, *Novosieversia glacialis*, *Saussurea tilesii*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*), мхи (в основном *Dicranum elongatum*, *Polytrichum alpestre*) и лишайники (*Thamnotia vermicularis*, *Nephroma exallidum*, *Cetraria islandica* s. l., *Alectoria nigricans*, *Parmelia omphalodes*, *Cornicularia divergens*), т. е. формируется микрогруппировка с определенным составом. Под такими шпалерами образуется

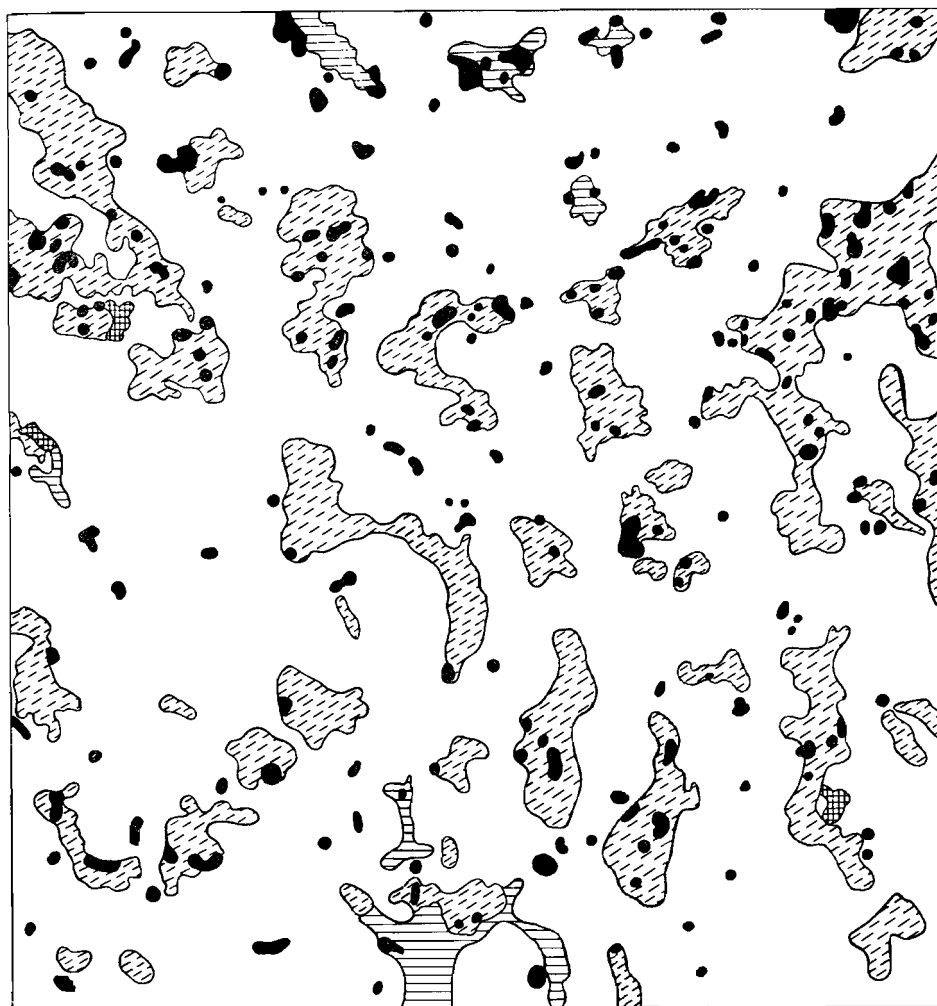


Рис. 6. Горизонтальная структура растительности лишайниково-дриадового куртинного сообщества (участок 3) на выходах коренных пород. Размер площадки 10×10 м.

1 — *Dryas punctata*; 2 — *Salix polaris*; 3 — *Novosieviersia glacialis*; 4 — моховая дернина из *Dicranum elongatum*, *Polytrichum alpestre*; 5 — щебнистый грунт с накопными лишайниками и печеночным мхом *Gymnomitrium corallioides*.

мощный торфянистый горизонт, уходящий в глубину до 10, иногда 15 см. На фоне почти безжизненного щебня с небольшой примесью мелкозема такие торфянистые карманы — настоящий оазис для почвенных беспозвоночных и микроорганизмов, количество которых здесь резко возрастает. Такие же торфянистые карманы образуются и под кочками *Novosieviersia glacialis*, которая рассеяна по площади сообщества. Интересно, что если *N. glacialis* поселяется среди шпалеры *Dryas punctata*, она имеет форму розетки с единичным генеративным побегом; если же она растет на голом грунте, у нее формируется выпуклая подушка с большим количеством генеративных побегов. Вдоль мелких трещин бывает обильной *Salix polaris*, образуя скопления в виде узких полосок, чаще других встречаются *Luzula confusa*, *Poa alpigena*, *Saussurea tilesii*, *Lloydia serotina*, *Saxifraga serpyllifolia*.

Таким образом, в данном сообществе можно выделить две отчетливые микрогруппировки: лишайниковую (фоновую) с единичными цветковыми растениями и дриадовую. Эти две микрогруппировки представляют определенную стадию сукцессионной серии. Первая — начальный этап формирования растительного покрова с относительно слабым воздействием на среду. По-видимому, пионером заселения голого грунта является печеночный мох *Gymnomitrium corallioides*. На нем поселяются накопные лишайники из родов *Ochrolechia*, *Pertusaria*: они скрепляют своими слоевищами стебельки

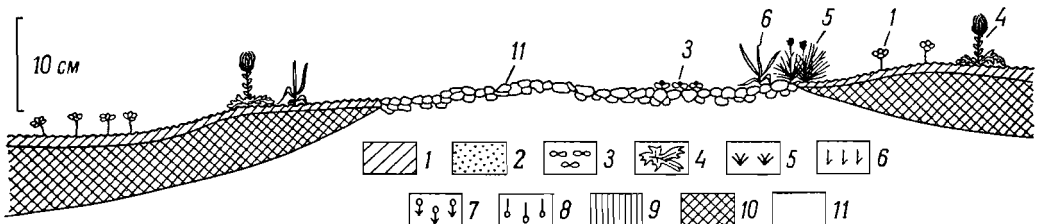
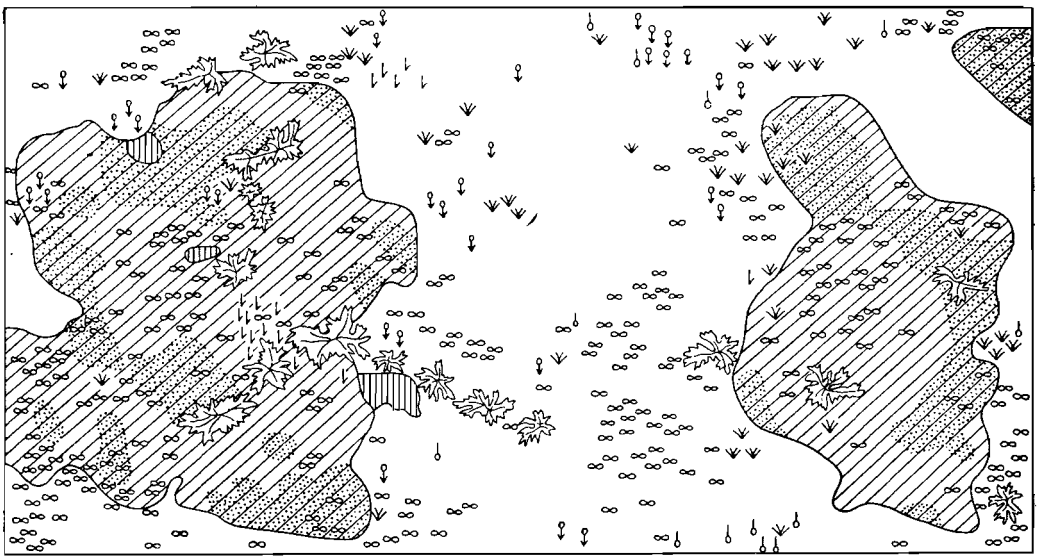


Рис. 7. Горизонтальная и вертикальная структура растительности куртинной дриадовой тундры (участок 3). Размер площадки 1×2 м.

1 — *Dryas punctata*; 2 — накипные лишайники в дернине дриады; 3 — *Salix polaris*; 4 — *Novosieversia glacialis*; 5 — *Luzula nivalis*; 6 — *Poa arctica*; 7 — *Pedicularis hirsuta*; 8 — *Lloydia serotina*; 9 — моховая дернина; 10 — торфянистая масса; 11 — щебнистый грунт с эпилитными лишайниками на камнях и эпигейными — на мелкоземе.

мха и образуют корочку, которая неплотно прилегает к поверхности грунта. Под такими корочками постепенно накапливаются мелкозём и органические вещества (табл. 1). Так подготавливается субстрат для поселения цветковых растений. Вторая микрогруппировка — один из конечных этапов сукцессии, когда растительность реально и значительно изменяет среду. Эдифицирующее воздействие на среду здесь относительно локально и направлено в основном по вертикали, ограниченно размерами куртин, которые между собой не соприкасаются, но корни *Dryas punctata* распространяются довольно широко, так что вся территория находится под воздействием этого растения. Какова скорость сукцессии и придет ли она в конечном итоге к формированию сомкнутого покрова, сказать трудно. Определенная равномерность в распределении куртин *D. punctata* и *Novosieversia glacialis* косвенно указывает на поддержание некоторой постоянной изреженности покрова, которая в данных климатических условиях, по-видимому, может существовать неопределенно долго.

Вертикальная дифференциация покрова почти отсутствует. Растения прижаты к поверхности грунта, толщина растительного слоя обычно 3—5 см, лишь генеративные органы *N. glacialis* достигают высоты 10 см (рис. 7).

На щебнистых выходах, кроме лишайниково-дриадовых, встречаются разнотравно-ивково-лишайниковые сообщества. Поверхность субстрата в них также ровная, разбита узкими неглубокими трещинами, усыпана мелким щебнем. Общее покрытие 65—70%. Лишайники образуют тонкие корочки на поверхности мелкозема, покрывают щебень. Доминируют накипные формы — *Ochrolechia frigida*, *O. gyalectina*, *Pachyospora verrucosa*, *Psoroma hypnorum*, но довольно обильны также *Parmelia omphalodes*, *Hypogymnia subobscura*, *Sphaerophorus globosus*, *Alectoria ochroleuca*, *Cornicularia divergens*. Покрытие лишайников около 30%. Цветковых растений

около 35 видов, наиболее обильны *Salix polaris* (15%), *Oxytropis nigrescens* (10%), *Myosotis asiatica* (5%), *Potentilla emarginata* (2%), все они образуют плотные куртины; часто встречаются *Luzula confusa*, *Lloydia serotina*, *Androsace triflora*, *Papaver* spp., *Saussurea tilesii*, *Saxifraga serpyllifolia*; остальные виды единичны (*Eritrichium villosum*, *Gastrolychnis affinis*, *G. apetala*, *Saxifraga caespitosa*, *S. platysepala*, *S. nivalis*, *S. oppositifolia*, *S. cernua*, *Novosieversia glacialis* и др.). Именно в таких группировках найдены редкие в исследованном районе *Salix arctica*, *Nardosmia frigida*, *Pedicularis oederi*. Общее покрытие цветковых около 35%. Мхи, в основном *Polytrichum alpinum*, кутятся вдоль трещин, покрытие не более 5%.

Описанные выше растительные сообщества довольно устойчивы по составу и структуре и могут рассматриваться как относительно зрелые. Особую группу составляют растительные группировки, развивающиеся на нестабильных группах — обрывах, осыпях, оползнях. Для них характерны крайне неустойчивый состав и разреженность покрова.

Береговые морские обрывы, сложенные средними суглинками с большой примесью гальки, имеют крутизну склонов около 60°. Под действием эрозии грунт постоянно сползает вниз, подвижность субстрата противодействует формированию растительной дернины; цветковые растения единично разбросаны по оползню, по составу такие пионерные группировки мало отличаются от сообществ водоразделов, это все те же *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Juncus biglumis*, *Poa alpigena*, *Alopecurus alpinus*, *Festuca brachyphylla*, *Minuartia rubella*, *Saxifraga caespitosa*, *S. cernua*, *S. nivalis*, *S. platysepala*, *Potentilla emarginata*, *Pedicularis sudetica*, *Papaver* spp., *Eritrichium villosum*. Относительно специфичными для таких биотопов можно считать *Cochlearia arctica*, *Cerastium regelii*, *Oxyria digyna*, *Stellaria edwardsii*. В нижней части склонов, где образуются кошусы выпаса мелкозема, подвижность грунта меньше и общее покрытие растительности возрастает иногда до 30%, но куртинное распределение растений сохраняется. Состав видов не меняется, но количество особей всех видов становится больше, особенно разрастаются маки, увеличивается обилие и разнообразие крупок (*Draba oblongata*, *D. subcapitata*, *D. macrocarpa*, *D. pseudopilosa*).

Под крутыми склонами иногда имеются многолетние снежники. Так, в начале августа 1972 г. мы обнаружили снежник длиной около 70 м и толщиной 3—5 м. У края снежника в зоне таяния обильно росла *Phippsia algida*, единично встречались ювенильные экземпляры *Papaver* sp., *Draba* sp., *Saxifraga cernua*, *S. nivalis*, *S. caespitosa*, *Cochlearia arctica*, *Stellaria edwardsii*.

Как указывалось выше, одно из своеобразнейших явлений в данном районе, отражающее крайнюю суровость арктических условий и связанное с наличием ископаемых жильных льдов, — развитие оползней. Оползнь — это участки с нарушенным растительным покровом, на которых можно проследить стадии его естественного восстановления и которые являются хорошей моделью для прогнозирования искусственного восстановления растительности на территориях, подвергшихся антропогенному воздействию, так как характер повреждений в обоих случаях сходен: обнажается голый грунт, начинается термокарст. Процесс образования оползней переживает несколько этапов от бурного развития к постепенному затуханию, что можно проследить как в пределах одного оползня, так и в разных.

Описание действующего оползня. На территории оползня можно выделить несколько зон. Край оползня обрывистый, в виде дуги, тянется на 100—200 м, высота обрыва 1.5—2.0 м в центре дуги и постепенно уменьшается к ее краям. На обрыве хорошо видно, что мощность почвенно-растительной дернины не превышает 60 см, ниже идет лед. Непосредственно у обрыва грунт мокрый, вязкий,

нередко текущий, всегда имеются куски дернины, обвалившиеся сверху. Поскольку разрушающаяся поверхность плато разбита трещинами на отдельные полигоны, край обрыва неровный, обваливание идет по трещинам. Каждый год в результате вытаивания льда обваливаются все новые и новые глыбы и площадь оползневой территории растет за счет процесса пятищейся эрозии. Эта активно действующая часть оползня полностью лишена растительности. В 20—30 м от края процессы протаивания и разрушения стабилизируются, грунт становится сухим, твердым с поверхности, появляются единичные растения. Пионеры заселения голого грунта — *Alopecurus alpinus*, *Phippsia algida*, а также мхи *Pottia heimii* var. *obtusifolia*, *Funaria hygrometrica*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, образующие местами сплошную, но очень маломощную (не более 0.5—1 см) дернину. Чем дальше от края оползня, тем сильнее идет зарастание. Общее проективное покрытие увеличивается до 20—30%. Ярво выражена мозаичность, обусловленная разрастанием тех или иных видов. Пятна мозаики повторяются нерегулярно и в общем плане такие участки напоминают серийную растительность, описанную в Казахском мелкосопочнике З. В. Карамышевой (1961), хотя полной аналогии проводить нельзя, поскольку причины формирования такого покрова разные. В зарастании нарушенных участков активное участие принимают те же самые виды, что и в зональных сообществах на водоразделах (*Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Salix polaris*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, *Festuca brachyphylla*, *Saxifraga hirculus*, *S. caespitosa*, *S. cernua*, *Papaver lapponicum*, *P. polare*, *P. pulvinatum* и др.). Заметно участие *Stellaria edwardsii*, *Cerastium regelii*, *Oxyria digyna*, характерных для влажных микробиотопов. В большом обилии встречаются здесь *Pedicularis sudetica*, *Gastrolychnis affinis*, *Cochlearia arctica*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. nivalis*, *S. oppositifolia*, *Draba subcapitata*, *D. macrocarpa*, *D. pseudopilosa*, *D. oblongata*. Общий состав таких группировок — 30—35 видов. По мере формирования более густого покрова начинают доминировать злаки (*Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*), но примесь таких видов, как *Salix polaris*, *Cerastium regelii*, *Cochlearia arctica*, *Saxifraga caespitosa*, *S. cernua*, *S. hirculus*, *Pedicularis sudetica* остается значительной.

На территории оползневой котловины единично встречаются остаточные бугры, так как оползень в своем развитии захватывает и прилежащие массивы байджарахов. По-видимому, и начало образования оползневой территории происходит именно в массивах байджарахов. По составу растительности бугры сходны с буграми, расположенными по краям оползня, в дальнейшем они окончательно разрушаются.

Поверхность территории в заросшей части оползня неровная, разбита трещинами усыхания, ложбинками, много бугорков. Многочисленные временные ручейки стекают в один ручей, который течет в центре котловины. У центрального ручья довольно хорошо выработано русло и берега покрыты разнотравно-моховыми группировками. Нам представляется, что это — начало образования одного из распадоков, столь характерных для ландшафта данного района. Своим формированием они обязаны процессу пятищейся эрозии (отчасти этот процесс напоминает образование оврагов в стеной зоне).

Описание стабилизовавшегося оползня. Если действующий оползень можно в какой-то степени сравнить с оврагом, то стабилизовавшиеся оползны напоминают стешные балки. Поверхность их ровная из-за многочисленных бугорков, трещин, мелких ручейков, что вызывает неравномерность распределения растений. Голый грунт занимает около 20%. Плоские горизонтальные поверхности затянуты тонкой дерниной мхов *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Psilopylum cavifolium*, бугорки и валики покрыты только цветковыми растениями. Доминирует *Alopecurus alpinus*, его проективное покрытие 50%; заросли густые, равномерные, напоминают посевы, высота образуемого полога 15—20 см. Заметную примесь в травостое дают *Poa alpigena*, *Arctagrostis latifolia*, *Phippsia concinna*, *Deschampsia borealis*; характерным видом для таких группировок является *Puccinellia angustata*; остальные виды (всего около 35) встречаются в небольшом обилии и образуют крайне разреженный нижний полог 3—5 см высотой (*Salix polaris*, *Phippsia algida*, *Cochlearia arctica*, *Draba pseudopilosa*, *D. micropetala*, *D. subcapitata*, *D. oblongata*, *D. barbata*, *Pedicularis sudetica*, *Papaver* spp., *Saxifraga hirculus*, *S. cernua* и др.).

Таким образом, в результате процессов восстановления растительности на естественно нарушенных местообитаниях формируются разнотравно-злаковые группировки. Восстановление происходит за счет ресурсов местной флоры. Общий состав цветковых растений в таких группировках близок к составу зональных сообществ. Структура покрова резко отличается из-за отсутствия мохового покрова и доминирования злаков. Ближе всего такие вторичные группировки к разнотравно-злаковым луговинам южных склонов.

Описанные выше растительные сообщества и их сочетания являются основными, наиболее часто встречающимися и занимающими наибольшие площади в районе бухты Марии Прончищевой. Их состав и структура

дают представление о характере растительного покрова в подзоне арктических тундр на северо-востоке Таймыра.

Ниже приводится классификационная схема растительных сообществ данного района. Принципы, положенные в основу построения этой схемы, были заимствованы нами у В. Ф. Самбука (1937) и более подробно разработаны для растительности окрестностей пос. Тарей (Матвеева, 1978). Для бухты Марии Прончищевой классификация растительных сообществ является менее полной из-за меньшего объема данных.

СХЕМА ТИПОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

- I. Тип растительности кустарничковых сообществ:
 - A. Формация дриадовых сообществ (*Dryas punctata*).
 1. Группа лишайниково-дриадовых асс. (*D. punctata* — *Ochrolechia* spp. + *Parmelia omphalodes*).
- II. Тип растительности травяных сообществ:
 - A. Формация дюпонциевых сообществ (*Dupontia fisheri*).
 - а. мохово-дюпонциевая асс. (*D. fisheri* — *Calliergon richardsonii*).
 - B. Формация арктофиловых сообществ (*Arctophila fulva*).
 - а. арктофиловая асс. (*A. fulva*).
 - B. Формация лисохвостовых сообществ (*Alopecurus alpinus*).
 - а. разнотравно-злаково-лисохвостовая асс. (*A. alpinus* + *Poa alpigena* + *mixherbae*);
 - б. разнотравно-ивково-лисохвостовая асс. (*A. alpinus* — *Salix polaris* + *mixherbae*).
 - Г. Формация мятликовых сообществ (*Poa alpigena*).
 - а. разнотравно-мятликовая асс. (*P. alpigena* + *mixherbae*).
 - Д. Формация бескильничевых сообществ (*Puccinellia phryganodes*).
 - а. мелкоразнотравно-бескильничевая асс. (*P. phryganodes* + *Stellaria humifusa*).
 - Е. Формация смешанноразнотравных сообществ.
 - а. лишайниково-разнотравная асс. (*Saxifraga* spp. + *Papaver* spp. — *Stereocaulon alpinum* + *Ochrolechia* spp. + *Parmelia omphalodes*);
 - б. разнотравные пионерные группировки (*Saxifraga* spp. + *Papaver* spp. + *Draba* spp.; *Novosieversia glacialis* — *Saxifraga* spp.).
- III. Тип растительности моховых сообществ:
 - A. Формация гилокомиевых сообществ (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*).
 1. Группа травяно-кустарничково-моховых асс.
 - а. ивково-моховая асс. (*H. splendens* var. *alaskanum* — *Salix polaris*);
 - б. ожиково-ивково-моховая асс. (*H. splendens* var. *alaskanum* — *Salix polaris* + *Luzula confusa*);
 - в. лисохвостово-ивково-моховая асс. (*H. splendens* var. *alaskanum* — *Salix polaris* + *Alopecurus alpinus*);
 - г. разнотравно-ивково-моховая асс. (*H. splendens* var. *alaskanum* — *Salix polaris* + *mixherbae*).
 2. Группа травяно-моховых асс.
 - а. минуарциево-ожиково-моховая асс. (*H. splendens* var. *alaskanum* — *Luzula confusa* + *Minuartia macrocarpa*);
 - б. разнотравно-ожиково-моховая асс. (*H. splendens* var. *alaskanum* — *Luzula confusa* + *mixherbae*).
 3. Группа лишайниково-кустарничково-моховых асс.

- а. лишайниково-ивково-моховая асс. (*H. splendens* var. *alaskanum* — *Salix polaris* — *Parmelia omphalodes* + *Cetraria islandica* s. l.).
- Б. Формация томентгишновых сообществ (*Tomenthypnum nitens*).
1. Группа травяно-моховых асс.
 - а. злаково-моховая асс. (*T. nitens* — *Alopecurus alpinus* + *Poa alpigena*);
 - б. осоково-моховая асс. (*T. nitens* — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*);
 2. Группа травяно-кустарничково-моховых асс.
 - а. разнотравно-ивково-моховая асс. (*T. nitens* — *Salix polaris* — *Ranunculus nivalis* + *Oxyria digyna*);
 - б. мелкоразнотравно-моховая асс. (*T. nitens* — *Ranunculus nivalis* + *R. pygmaeus* + *Oxyria digyna* + *Saxifraga tenuis* + *S. rivularis*).
- В. Формация дрепанокладусовых сообществ (*Drepanocladus revolvens*).
- а. мелкоразнотравно-моховая асс. (*D. revolvens* — *Ranunculus nivalis* + *R. pygmaeus* + *Oxyria digyna*);
 - б. моховая асс. (*D. revolvens* + *Bryum* sp.);
 - в. дюпонциево-моховая асс. (*D. revolvens* — *Dupontia fisheri*).
- IV. Тип растительности лишайниковых сообществ:
- а. разнотравно-ивково-лишайниковая асс. (*Ochrolechia* spp. + *Pachyospora verrucosa* + *Parmelia omphalodes* — *Salix polaris* — *Oxytropis nigrescens* + *Myosotis asiatica*);
 - б. разнотравно-лишайниковая асс. (*Stereocaulon alpinum* + *Ochrolechia frigida* — *Saxifraga* spp. + *Papaver* spp. + *Draba* spp.).

Общее обеднение флоры ведет к уменьшению разнообразия единиц растительного покрова. Так, по сравнению с подзоной типичных тундр исчезает кустарниковый тип растительности. Наблюдается обеднение и в пределах четырех оставшихся типов, в основном за счет уменьшения числа доминантов. В кустарничковом типе растительности только *Dryas punctata* формирует сообщества, в то время как в Тарее мы выделяли еще формацию *Cassiope tetragona*. В типе растительности травяных сообществ также отмечено обеднение в ряду гигрофильных сообществ за счет выпадения из числа доминантов осок, в частности *Carex stans*. Наиболее разнообразен в исследованном районе, так же как и в подзоне типичных тундр (Тарее), тип растительности моховых сообществ. Но и он также заметно обеднен, как за счет уменьшения доминантов мхов, так и содоминирующих видов. Песок несколько богаче представлен тип растительности лишайниковых сообществ, не столько даже по разнообразию, сколько по участию в растительном покрове.

Зональный тип растительности в районе бухты Марии Прончищевой — моховой, представленный группой травяно-кустарничково-моховых ассоциаций с доминированием в моховом покрове *H. splendens* var. *alaskanum* и *T. nitens*, в травяно-кустарничковом — *Salix polaris*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Alopecurus alpinus*. В районе Тарее (подзона типичных тундр) на плакорах также господствует моховой тип растительности, но представленный группой кустарничково-травяно-моховых и кустарничково-травяно-моховых ассоциаций. В моховом покрове там доминируют те же *H. splendens* var. *alaskanum*, *T. nitens*, но со значительной примесью *Aulacomnium turgidum* и *Ptilidium ciliare*, а в верхних ярусах — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Salix reptans*.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Вопросы разграничения арктических пустынь и тундр как типов растительности. — В кн.: Делегатский съезд ВБО. (9—15 мая 1957 г.). Тез. докл. IV. Секция флоры и растительности, 2, Л., 1957, с. 3—8.

- Александрова В. Д. Флора сосудистых растений острова Большого Ляховского (Новосибирские острова). — Бот. журн., 1960, 45, 11, с. 1687—1693.
- Александрова В. Д. О подземной структуре некоторых растительных сообществ арктической тундры на о. Б. Ляховском. — В кн.: Проблемы ботаники. М.—Л., 1962, 6, с. 148—160.
- Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики. — Бот. журн., 1971, 56, 1, с. 3—21.
- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с. (Комаровские чтения. XXIX).
- Геоботаническое районирование СССР. М.—Л., 1947. 152 с.
- Городков Б. П. Растительность тундровой зоны СССР. М.—Л., 1935. 142 с.
- Городков Б. П. Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). — В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. 2. М.—Л., 1956, с. 7—132.
- Карамышева З. В. О петро-литогенной комплексности растительного покрова каменистых степей Центрально-Казахского мелкосопочника. — Бот. журн., 1961, 46, 8, с. 1183—1186.
- Матвеева Н. В. Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л., 1978, с. 72—113.
- Матвеева Н. В., Черпов Ю. И. Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. I, II. — Бот. журн., 1977, 62, 7, с. 938—953; 1978, 63, 1, с. 3—15.
- Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А. Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устьев Тарей, Западный Таймыр). — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 161—184.
- Самбук Ф. В. О классификации растительности тундровой зоны. — Сов. ботаника, 1937, 2, с. 34—51.
- Сочава В. Б., Городков Б. Н. Арктические пустыни и тундры. — В кн.: Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М. 1 : 4 000 000. М.—Л., 1956, с. 61—138.
- Сумина О. И. Растительность байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). — Бот. журн., 1975, 60, 9, с. 1311—1319.
- Сумина О. И. Особенности растительности бугров-байджарахов в связи с их географическим распространением. — Бот. журн., 1976, 61, 5, с. 682—690.
- Сумина О. И. Растительность массивов байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). Автореф. канд. дис. Л., 1977. 21 с.
- Таймыро-Североземельская область. Под ред. Р. К. Сиско Л., 1970. 373 с.
- Тихомиров Б. А. К характеристике флоры западного побережья Таймыра. Петрозаводск, 1948. 84 с. (Тр. Карело-Финского ун-та, 2).
- Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. — Журн. Рус. бот. о-ва, 1931, 16, 1, с. 111—122.
- Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. 1—3. — Тр. Полярной комиссии АН СССР, Л., 1932, 8, с. 5—126; 13, с. 5—75; 1935, 25, с. 5—80.
- Толмачев А. И. Богатство флор как объект сравнительного изучения. — Вестн. ЛГУ, 9, Биология, 1970, 2, с. 71—83.
- Юрцев Б. А. Флора Сунгар-Хаята. Л., 1968. 236 с.
- Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. — Бот. журн., 1975, 60, 1, с. 69—83.

О. М. П А Р И Н К И Н А

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ МИКРОФЛОРЫ ПОЧВ АРКТИЧЕСКИХ ТУНДР СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТАЙМЫРА

(Центральный музей почвоведения им. В. В. Докучаева, Ленинград)

В изучении микрофлоры почв большой интерес представляют исследования, проведенные в экстремных условиях существования. Жизнь высоких широт весьма специфична и представлена небольшим количеством видов растений и животных. Характер изменения микробоценоза в условиях Арктики, его структуры и насыщенности позволяет определить степень влияния географического фактора на наиболее просто организованную часть живой природы этого района земного шара.

В последние годы появилось значительное количество исследований советских и зарубежных ученых по изучению микрофлоры почв Арктики. Однако сравнительно-географических наблюдений в этом плане опубликовано немного. В пределах же только тундровой зоны подобного рода наблюдений практически не существует.

Т а б л и ц а 1

Сравнительные результаты количественного учета бактерий
в различных подзонах таймырской тундры

Место наблюдений	Количество бактерий, млн/г почвы		Бактериальная продукция за месяц летнего периода, % от веса почвы
	метод посева (среда Эшби)	прямой счет	
Т и п и ч н ы е т у н д р ы			
Тарся. Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра:			
голый грунт пятна, корка, 0—3 см	22.0	4000	2.7
там же, 0—3 см	18.0	3600	1.4
Агапа. Пятнистая тундра:			
голый грунт пятна, корка, 0—3 см	24.0	2800	—
там же, 0—5 см	11.2	2200	—
Тарся. Разнотравно-дриадовая луговина. Гор. А ₁ , 2—12 см	1.3	3100	1.8
А р к т и ч е с к и е т у н д р ы			
Ивково-моховая полигональная пятнистая тундра, голый грунт пятна, 0—2 см	2.3	1300	0.15
Липайниково-ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра, голый грунт пятна, 0—2 см	5.5	1800	0.23
Разнотравно-злаковая луговина южного склона, 1—10 см	0.57	1280	0.11

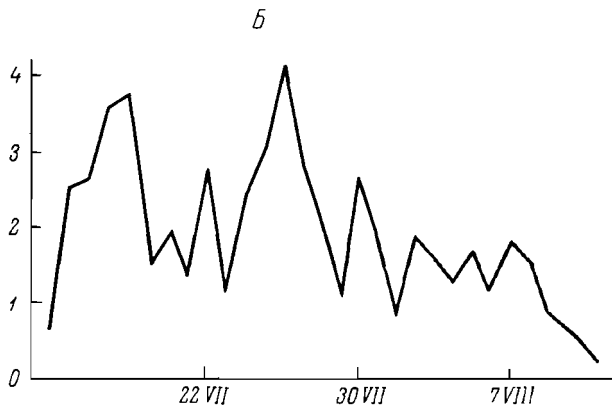
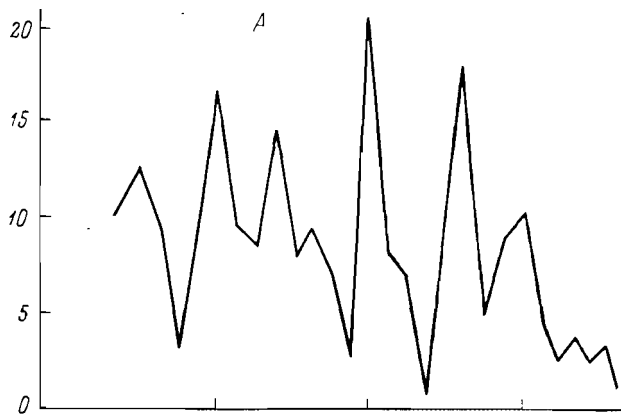


Рис. 1. Динамика численности бактерий в почве корки пятна типичной моховой (А) и арктической (Б) тундр.

По оси абсцисс — дни проведения наблюдений; по оси ординат — количество бактерий в млрд. на 1 г почвы.

Всестороннее комплексное стационарное изучение биоценозов тундровой зоны, осуществляемое в течение ряда лет группой авторов настоящего сборника в различных подзонах тундры Таймыра, включает и разнообразные наблюдения над микрофлорой почв (Паринкина, 1971, 1972, 1973, 1974, статьи настоящего сборника). Предлагаемая работа является продолжением серии микробиологических исследований почв таймырской тундры и представляет материалы наблюдений, проведенных летом 1973 г. в северо-восточной части п-ова Таймыр в районе бухты Марии Прочищевой ($75^{\circ}30'$ с. ш.).

Изучение микроорганизмов почв проводилось на четырех участках арктических тундр, представляющих собой типичные плакорные ландшафты с характерными компонентами растительного покрова и включающих разнообразные экологические варианты среды района исследований.

Наблюдения над микрофлорой включали в себя количественный учет (метод прямого счёта и метод посева) основных систематических групп почвенной микрофлоры и основных физиологических групп микроорганизмов, определение размера продукции бактериальной массы, скорости разложения целлюлозы и изучение характера микробного пейзажа.

По сравнению с более южной подзоной типичных тундр число микроорганизмов в почвах арктических тундр значительно сокращается (табл. 1). Резко падает и размер продукции бактериальной массы, рассчитанной нами на основании данных ежедневного количественного учета бактерий (Паринкина, 1973).

Почвенно-микробиологическая характеристика арк

Место наблюдения	рН		Гумус по Тю- рину, %	Общий азот, %	С : N	Плесневые грибы	Актино- мицеты
	H ₂ O	KCl					
в тысячах							
Участок № 1							
Ивково-моховая полигонально- пятнистая тундра:							
голый грунт щипа, 0—2 см	6.55	5.65	2.66	0.12	12.8	1.6±0.3	—
2—12 см	6.60	5.60	2.53	0.11	13.3	0.23±0.09	—
12—36 см	6.85	5.70	2.42	0.10	14.0	0.5±0.08	—
36—41 см	7.10	6.05	2.37	0.10	13.7	0.1±0.05	—
Участок № 2							
Лишайниково-ивково-моховая по- лигонально-пятнистая тундра:							
голый грунт пятна, 0—2 см	6.70	5.80	2.57	0.14	10.5	2.3±0.4	33±7
2—10 см	7.15	5.70	2.82	0.13	12.5	0.01±0.001	—
10—27 см	6.75	5.75	2.94	0.13	13.0	—	—
27—43 см	7.05	6.15	2.80	0.12	13.5	—	—
Участок № 3							
Дриадовая куртинная тундра на щелбе:							
голый грунт, 0—2 см	6.30	5.30	2.13	0.11	11.1	1.4±0.14	11±3
почва под куртиной <i>Dryas punctata</i> , 1—3 см	5.70	5.05	—	—	—	6.4±1.6	8.7±0.2
почва под куртиной <i>Novo- sieversia glacialis</i> , 1—6 см	6.60	6.50	—	—	—	42.0±7.0	86.0±20
почва под коркой лишайников, 1—3 см	5.60	5.00	—	—	—	1.8±0.78	—
Разнотравно-злаковая луговина на южном склоне:							
0—10 см	5.95	4.90	3.84	0.19	11.6	8.3±1.0	16.3±2
10—30 см	6.80	6.10	3.31	0.18	10.6	2.6±1.1	—
30—50 см	7.20	6.50	4.60	0.20	13.8	—	—
52—57 см	7.35	6.40	4.05	0.17	13.7	—	—

П р и м е ч а н и я. «—» — микроорганизмы не обнаружены. Данные химического анализа почв по

Несмотря на значительное падение численности бактерий в почвах арктических тундр, характер развития популяции этой группы микроорганизмов остается близким тому, что мы неоднократно наблюдали в типичных тундрах. Наиболее интенсивное развитие этих организмов отмечается во второй половине июля и на рубеже июля—августа (рис. 1). По мере снижения температуры воздуха и завершения вегетации растений интенсивность развития микрофлоры постепенно затухает. Отмеченные в арктических тундрах пики численности бактерий нами наблюдались неоднократно и в подзоле типичных тундр. Поэтому они могут рассматриваться как характерная особенность развития микрофлоры тундровых почв Таймыра, имеющей максимальные значения численности в период наиболее пышного развития всего живого в тундре.

Бактериальная флора является доминирующим компонентом микрофлоры изучавшихся почв. Ее основная масса сосредоточена в верхних горизонтах почвенного профиля. С глубиной по мере снижения размеров доступного свежего органического субстрата количество микроорганизмов уменьшается. При этом меняется соотношение отдельных групп бактерий. Если в верхних горизонтах преобладают олиготрофная флора, а также формы, усваивающие минеральный азот, то в нижних частях почвенного

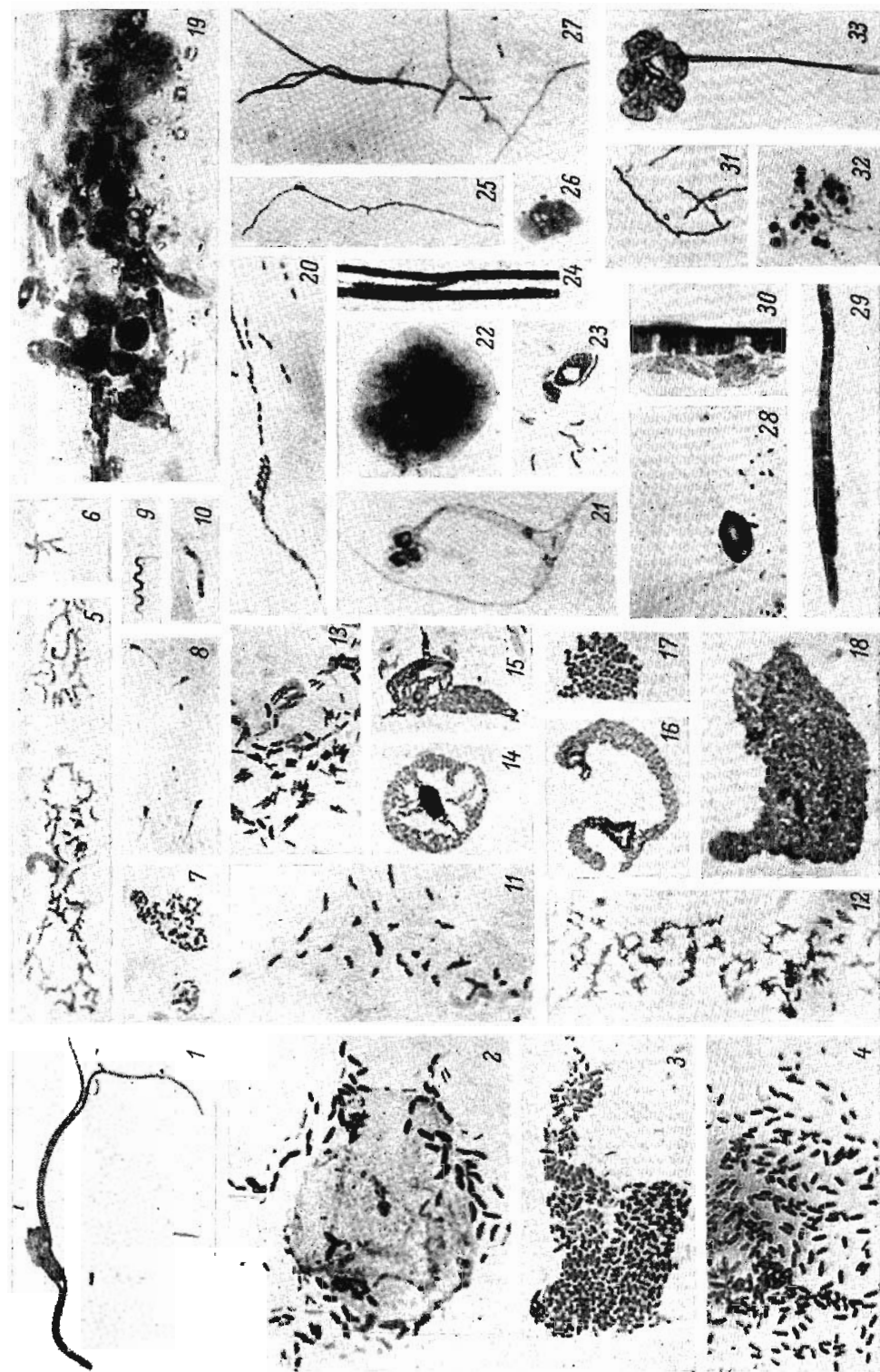


Рис. 2. Характерный микробный пейзаж почвы ивково-моховой полигонально-пятнистой тундры. Увел. $\times 1000$.
 1 — *Flexibacter* sp.; 2-4, 7, 10, 13 — палочковидные клетки бактерий; 5, 12 — микобактерии; 8 — *Scilobacter* sp.; 9, 31 — спириллы; 11 — *Rhododermis* sp.; 14-19 — характерные микроколонии бактериальных клеток; 19 — грибы сем. *Eudomycesaceae*; 20 — споронические актиномицеты; 21, 33 — глеенные грибы; 22 — вегетативная клетка *Thiostreva* sp.; 23 — почвенные протозои; 24 — *Rhodomyces* sp.; 25, 27 — мицелий и спороношение актиномицетов; 26 — вегетативная клетка *Alteobacterium* sp.; 28 — организм из сем. *Actinomycesaceae* (?); 29 — *Oscillatoria* sp.; 30 — синезеленые водоросли из класса *Cyanoosporulaceae*; 32 — *Microscopium* sp.; 33 —

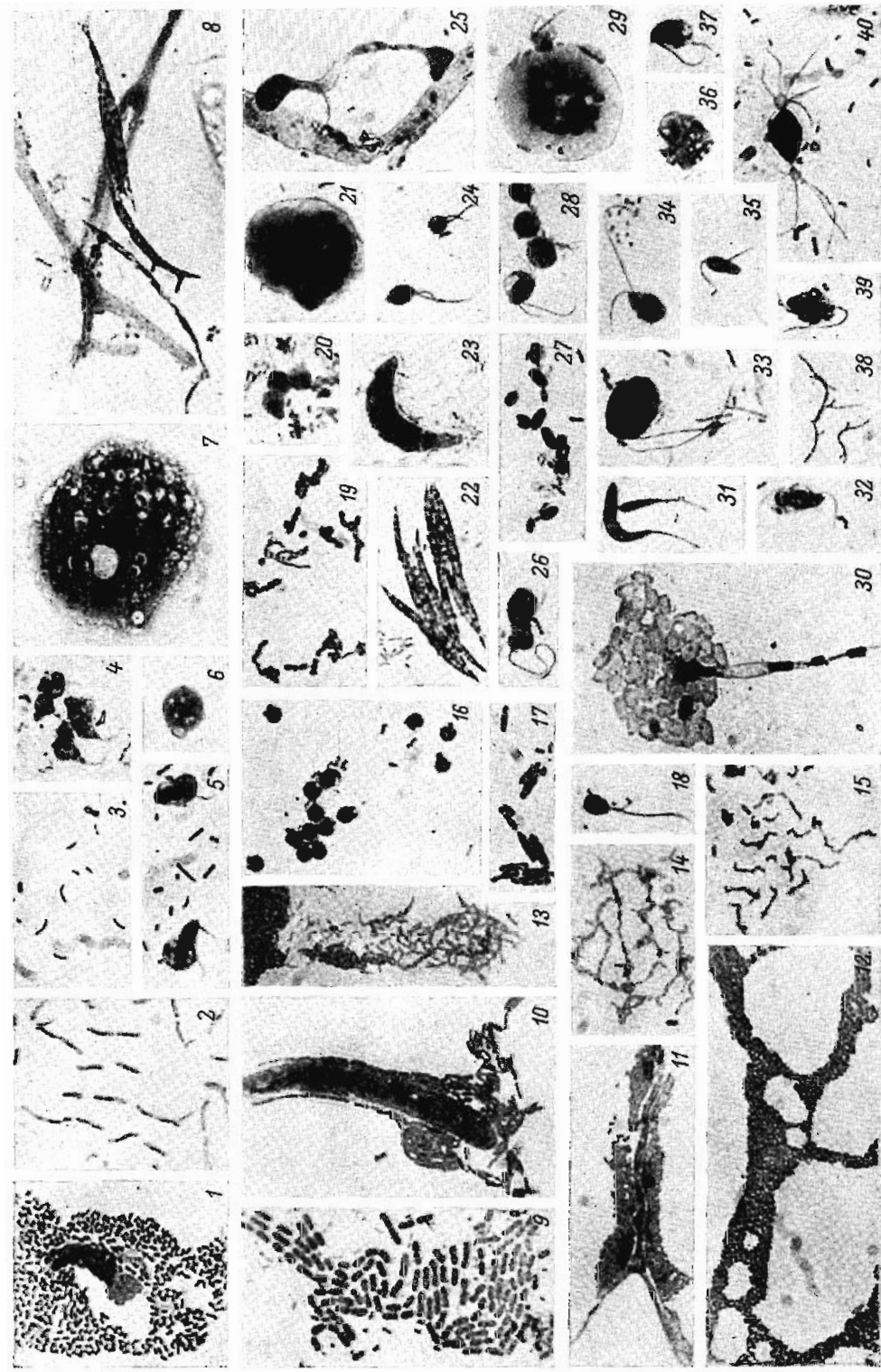


Рис. 3. Микробный пейзаж поверхностного горизонта почвы края пятна под мхом ивково-моховой полигонально-пятнистой тундры. Увел. $\times 1000$.

1, 2, 9, 12, 17, 19 — различные компоненты бактериальной флоры; 3 — *Saurobacter* sp.; 4 — *Mastigobacter* sp.; 5, 18, 20, 24, 28, 32, 34, 35, 37, 39 — *Vibrio* sp.; 6 — вегетативная клетка *Azocella Nitax* *Azocella*; 7 — амеба (?); 8, 22 — почвенные водоросли из класса *Chlorosporales*; 10 — скопление бактериальных клеток у корня вегетативного мха; 11 — скопление клеток бактерий у гребной пилы; 13—16, 38 — микроспоры; 16, 23 — конидии плесневого гриба; 21, 29 — вегетативные клетки почвенных амёб; 25 — почвенные простейшие; 26 — *Amphicarpella* sp.; 27 — *Amphicarpella* sp.; 28 — *Amphicarpella* sp.; 30 — *Amphicarpella* sp.; 31 — органеллы *Amphicarpella* sp.; 32 — *Amphicarpella* sp.; 33 — *Amphicarpella* sp.; 34 — *Amphicarpella* sp.; 35 — *Amphicarpella* sp.; 36 — *Amphicarpella* sp.; 37 — *Amphicarpella* sp.; 38 — *Amphicarpella* sp.; 39 — *Amphicarpella* sp.; 40 — *Amphicarpella* sp.; 41 — органеллы *Amphicarpella* sp.

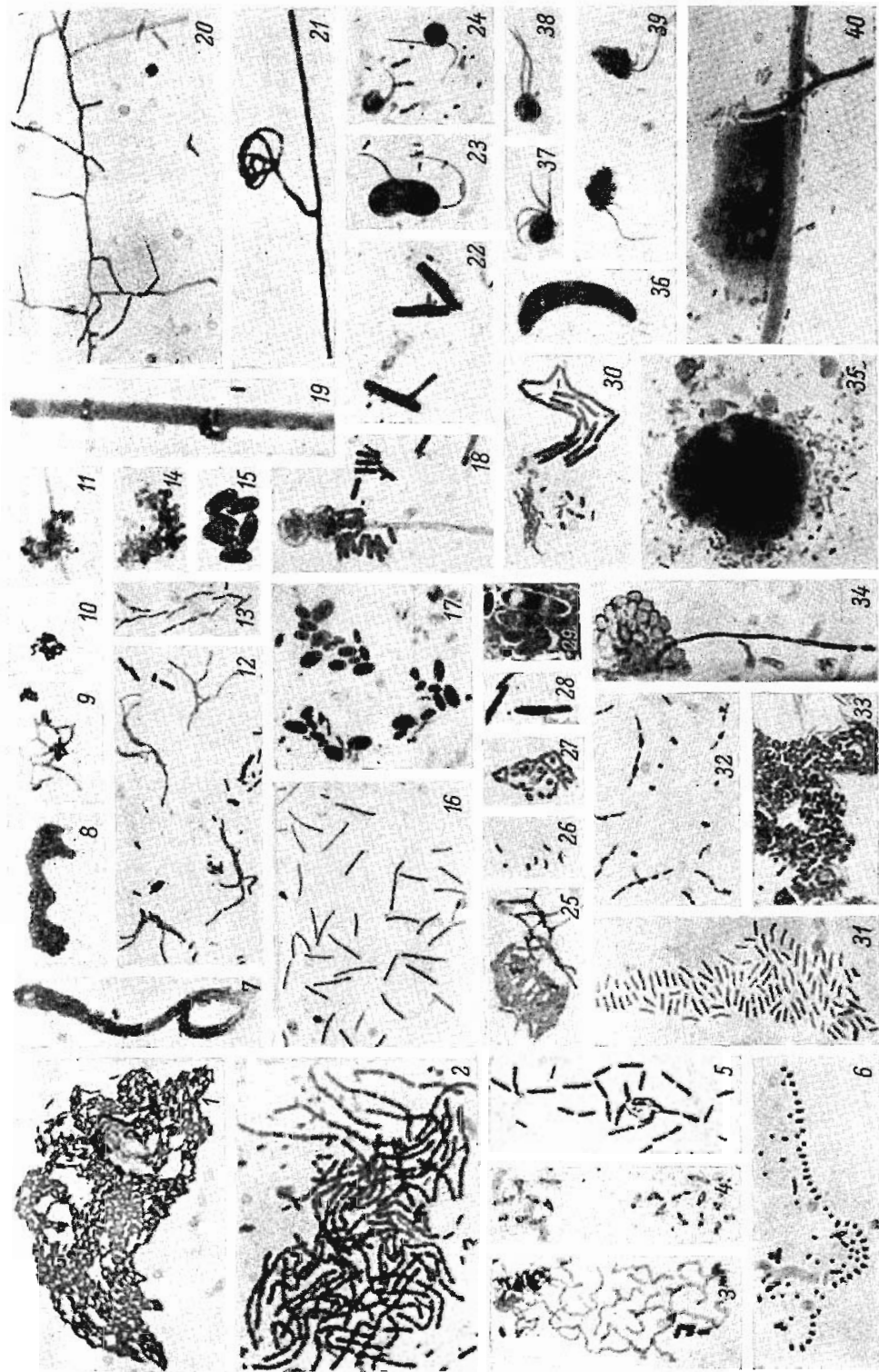


Рис. 4. Характерные компоненты микробного пейзажа верхнего горизонта почвы в трещине ивково-моховой полигонально-пятнистой тундры. Увел. $\times 1000$.
 1, 2, 5-7, 16, 27, 30, 31, 33 — типичные компоненты бактериальной флоры; 3, 4 — микробактерии; 8, 9, 25 — микроколонии бактерий; 10, 11, 14 — *Metallogenium* sp.; 12, 13, 32 — проактиномицеты; 15, 22, 28, 29, 36 — конидии плесневых грибов; 17 — дрожжи; 18, 21, 34 — плесневые грибы; 19 — манцелий базидиомицетов; 20 — мицелий актиномицетов; 23 — *Bodo* sp.; 24, 37, 38 — *Bodo thymus* Klebs; 26 — *Sphaerobacter* sp.; 35, 40 — вегетативные клетки почвенных амёб; 39 — *Molpus socialis* Kenp.

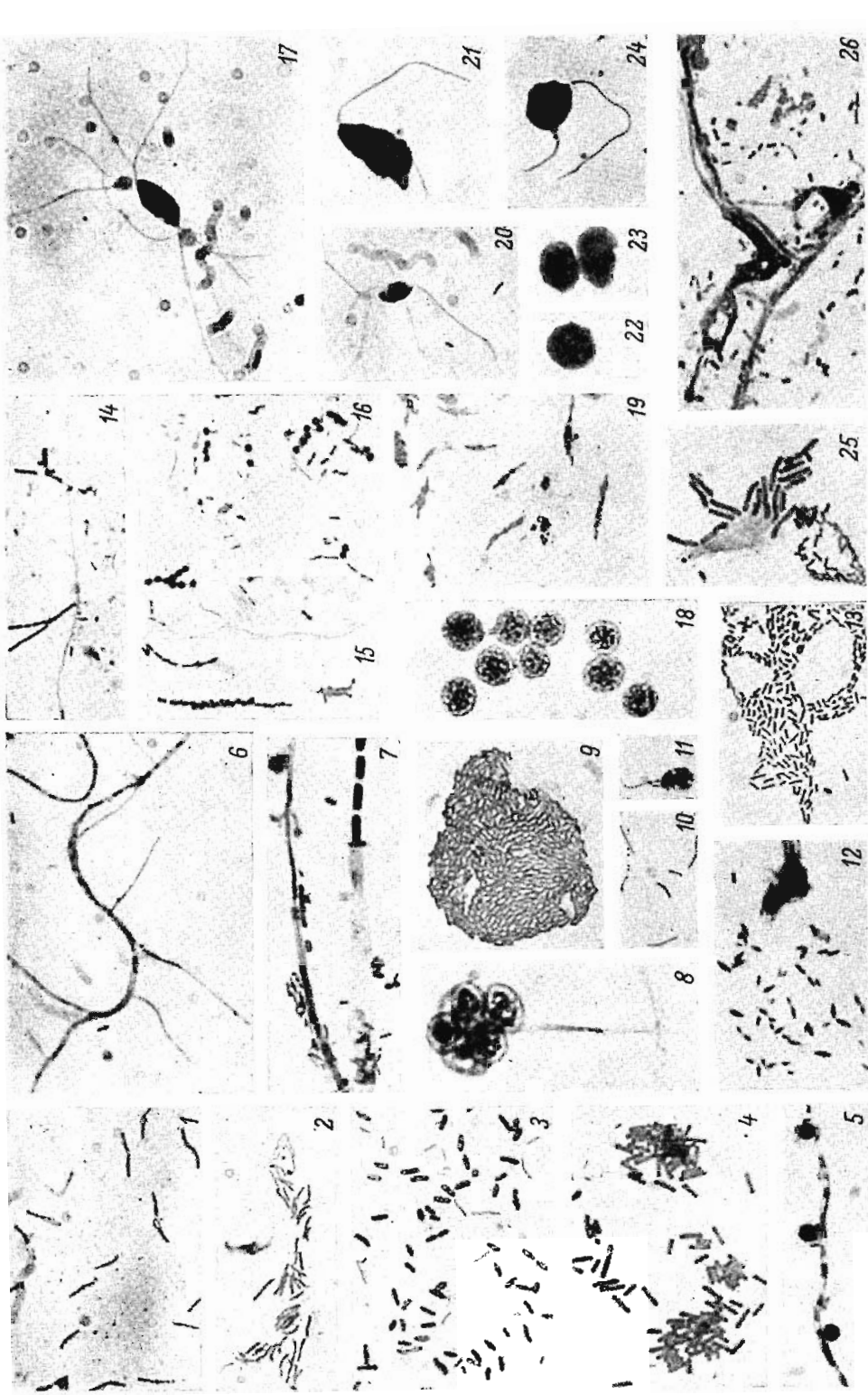


Рис. 5. Микробный пейзаж голого грунта дриадово-кургинной тундры на щебнях. Увел. $\times 1000$.

1-4, 9, 13, 16, 25 — компоненты бактериальной флоры; 5-7 — мицелий плесневых грибов с конидиями; 8 — спороншение плесневых грибов; 10 — *Saxilobacter* sp.; 11 — *Bodo mirum* Klebs; 12 — конидии плесневых грибов; 14 — мицелий и спороншение актиномицетов; 15, 19 — проактиномицеты; 17, 20 — организм сем. Актиномусцелле (Actinomycetaceae); 18 — почвенные водоросли пор. Chlorococcales; 21, 24 — *Bodo caudatus* (Dufard) Stein; 22, 23 — вегетативные клетки почвенных амёб; 26 —

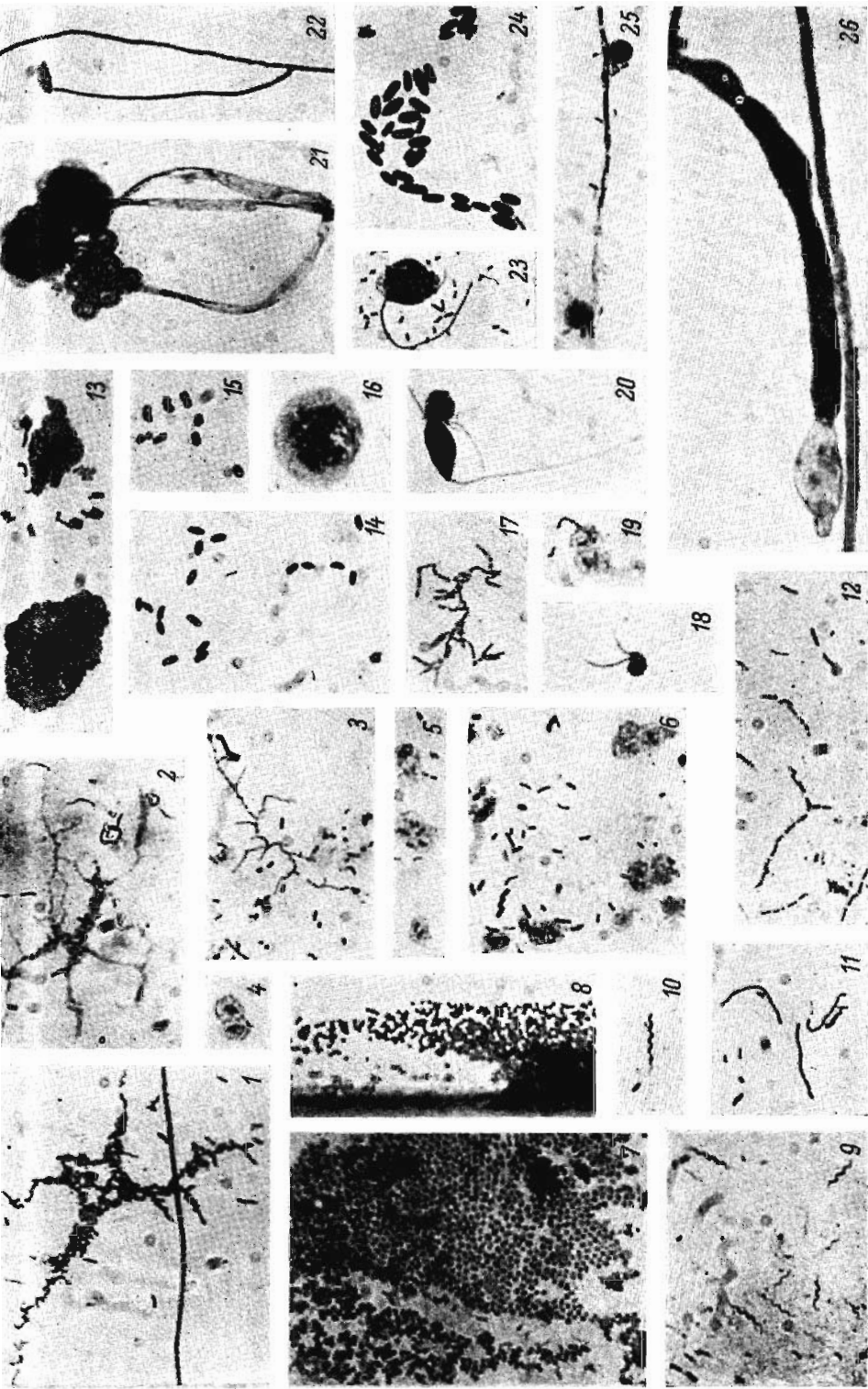


Рис. 6. Микробный пейзаж почвы из-под корки лишайников дриадово-куртинной тундры на щебнях. Увел. $\times 1000$.

1 — характерная микроколония бактерий; 2, 3, 12 — проактиномицеты; 4—6, 19 — *Siderocarya* sp.; 7, 13—15, 17 — компоненты бактериальной флоры; 8 — микобактерии; 9, 10 — спириллы; 11 — *Flexibacter* sp.; 16 — вегетативная клетка почвенной амобы; 18 — *Vodo mizilis* Klebs; 20 — жгутиконосцы родов *Vodo*, *Motas*; 21, 22, 26 — плесневые грибы; 23 — *Vodo* sp.; 24 — почвенные дрожжи; 25 — мицелий плесневых грибов с конидиями.

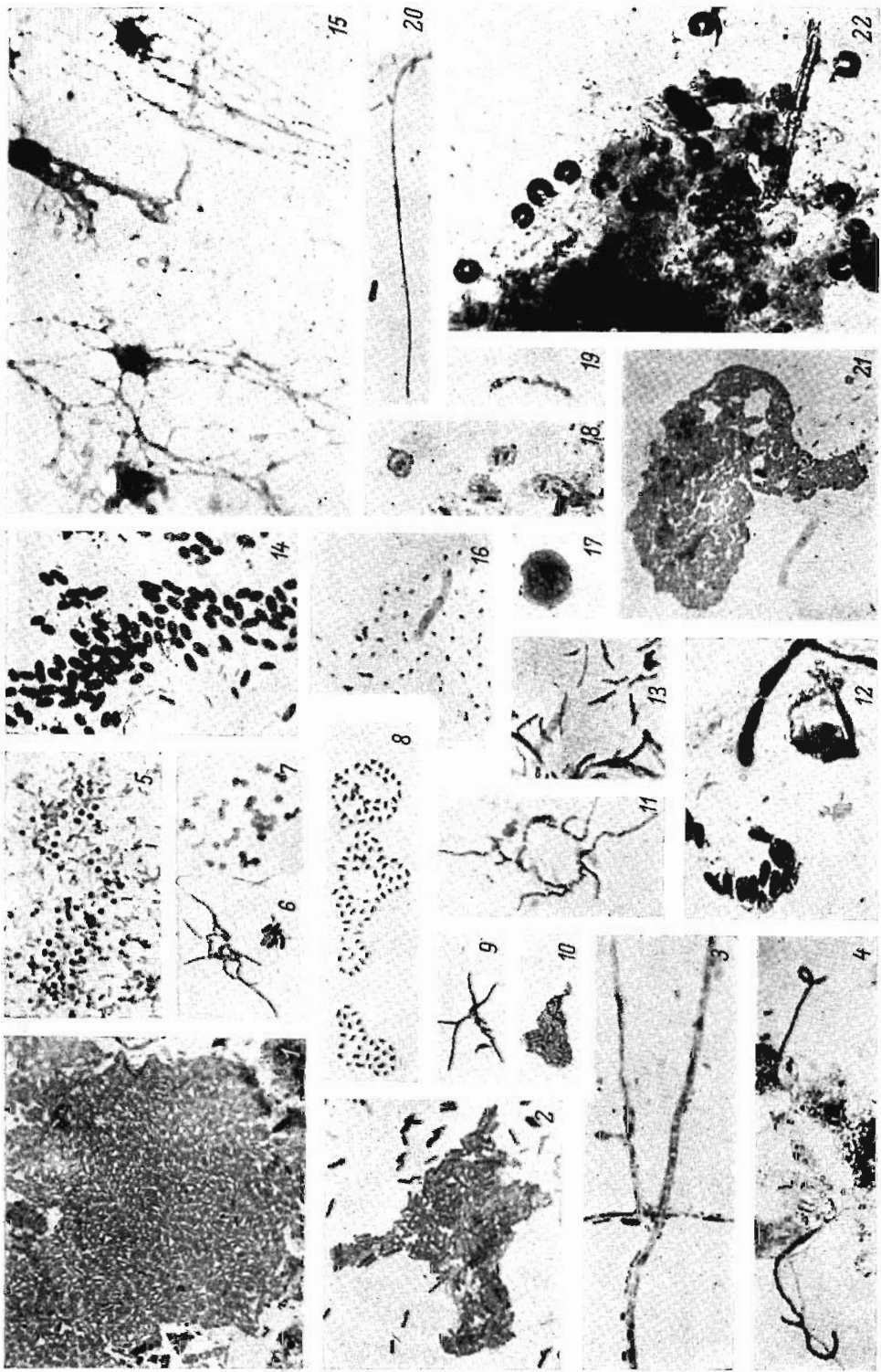


Рис. 7. Характерные компоненты микробного пейзажа под куртиной *Novosioversia glacialis*. Увел. $\times 1000$.

1, 2, 6, 7, 8, 10, 21 — микроколонии и скопления различных форм бактерий; 3 — мицелий плесневых грибов; 4 — мицелий и спороношение актиномицетов; 5, 9, 11 — цисты актиномицетов; 12 — конидии плесневых грибов; 13, 16 — микобактерии; 14 — дрожжи; 15, 17 — ветвистая клетка повейной

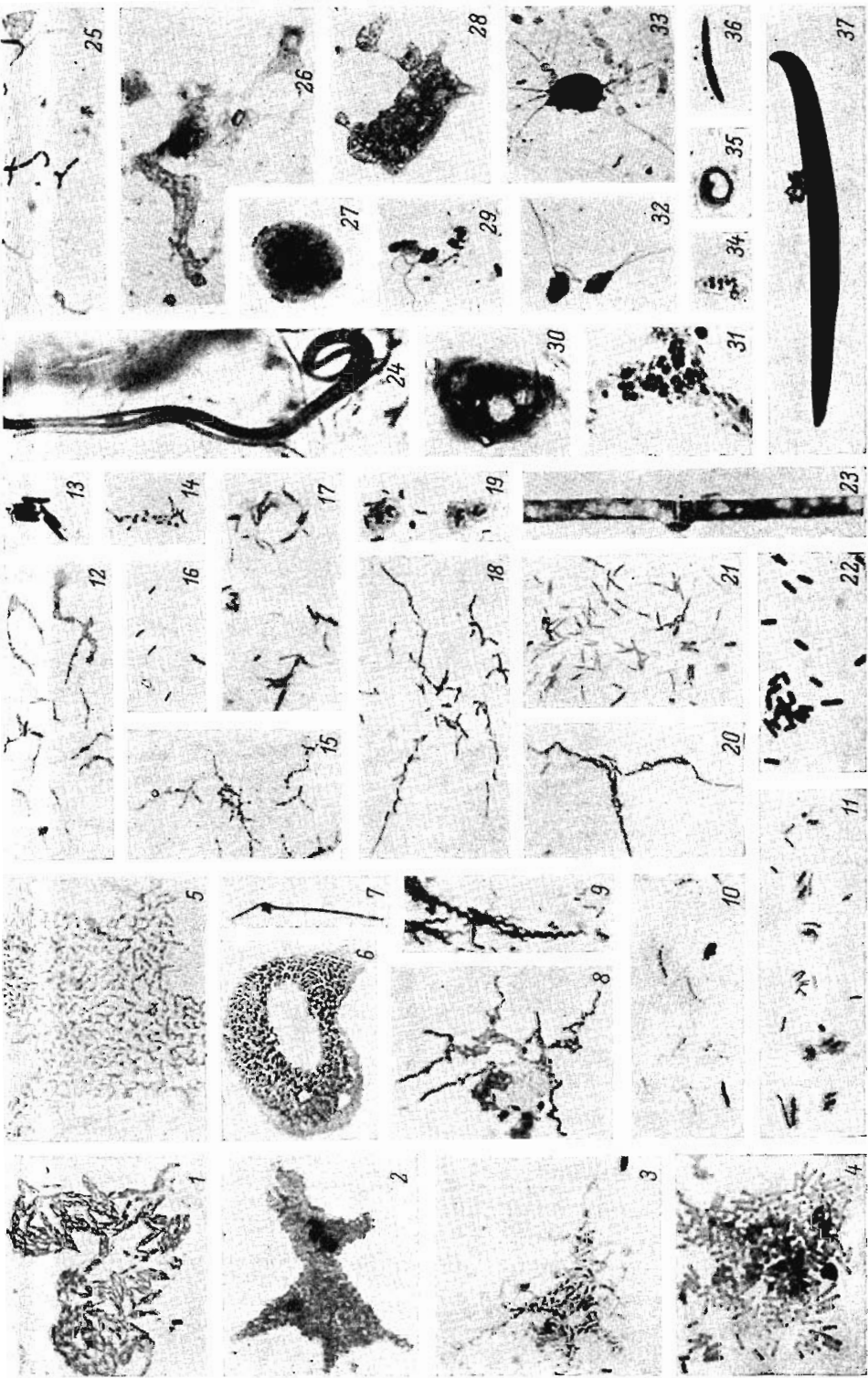


Рис. 8. Микробный пейзаж почвы под куртиной *Dryas pilulata*. Увел. $\times 1000$.

1—4, 6, 13, 14, 21, 22 — микрофлора различных видов бактерий; 5 — микробактерии; 7, 24 — *Flexibacter* sp.; 8, 12, 15, 16, 20 — проактиномицеты; 9 — спираллы; 10, 11, 19 — *Siderocarpa* sp.; 16, 17 — *Sulobacter* sp.; 23 — *Sulobacter* sp.; 25 — мицелий базидиомицетов; 26, 28 — протозоя отряда *Protozoa*; 27, 30 — вегетативные клетки почвенных амёб; 29, 32 — *Volvo minutus* Klebs; 31 — спорослы по *Chroococcales*; 33 — организм из сем. *Actinomyces-taceae* (?); 34 — спорослы по *Chroococcales*; 35 — спорослы по *Chroococcales*; 36 — почвенные водоросли; 37 — почвенная нематода.

Бактерии								
на агаризо- ванной почвенной вытяжке	использую- щие мине- ральный азот	использую- щие органи- ческий азот	олигонитро- филы	аммо- нифици- рующие	нитри- фици- рующие	дени- трифици- рующие	анаэроб- ный азот- фиксатор	мас- ляно- кислые
на 1 г воздушно-сухой почвы								
2550 ± 240	3540 ± 800	1960 ± 115	2270 ± 180	950	0.25	0.95	—	2.5
1790 ± 230	1800 ± 194	1310 ± 58	1500 ± 80	1500	—	—	—	4.5
3000 ± 204	3600 ± 350	1800 ± 115	2600 ± 304	4500	—	—	0.003	0.95
970 ± 149	1000 ± 17	1130 ± 290	970 ± 112	250	—	—	0.15	0.15
2900 ± 348	5300 ± 137	740 ± 97	5500 ± 290	2500	0.025	0.95	4.5	25.0
730 ± 145	713 ± 145	500 ± 71	660 ± 89	15	—	0.06	—	15.0
900 ± 9	930 ± 60	760 ± 112	1200 ± 25	45	—	—	0.04	45.0
350 ± 17	520 ± 25	330 ± 33	350 ± 30	40	—	—	0.3	25.0
1000 ± 52	1090 ± 140	220 ± 19	750 ± 75	150	—	—	—	0.45
2100 ± 500	1980 ± 170	143 ± 1.0	450 ± 60	450	—	0.25	—	0.25
3600 ± 230	3520 ± 340	770 ± 70	2660 ± 160	4500	—	0.95	—	2.50
64 ± 14	64 ± 10	20 ± 5	39 ± 14	65	—	—	—	0.15
259 ± 17	202 ± 8	350 ± 18	570 ± 10	450	—	0.95	0.09	1.5
330 ± 31	293 ± 42	229 ± 15	234 ± 12	950	—	0.09	0.25	0.45
340 ± 21	290 ± 20	243 ± 20	163 ± 10	450	—	—	0.25	0.95
22 ± 6	21 ± 5	97 ± 13	130 ± 19	200	—	0.09	0.15	0.09

лучены В. Д. Друэиной.

профиля возрастает относительное количество бактерий, использующих органический азот (табл. 2, 3). Иногда это согласуется с некоторым увеличением содержания гумуса в нижних горизонтах почвы. Вместе с тем скопление микроорганизмов, усваивающих органический азот, в надмерзлотных горизонтах, равно как и увеличение содержания гумуса, является следствием их вымывания с током почвенного раствора и задержки у водупорного слоя мерзлоты. Большинство этих бактерий находится в неактивном, но жизнеспособном состоянии и легко обнаруживается при посеве почвы на благоприятную питательную среду. В то же время изучение микробного пейзажа, выявляющего активно метаболизирующие формы почвенной микрофлоры, не позволяет обнаружить в надмерзлотных горизонтах почвы развития каких-либо организмов в значительных количествах.

В бактериальной флоре почв арктических тундр, бедных азотом и усвояемыми формами Р и К, преобладают формы, способные довольствоваться ничтожным содержанием в среде азота и других питательных элементов. Низкая зольность фитомассы, связанная с неглубоким проникновением корней в почвенную толщу и невозможность в связи с этим использования элементов минерального питания из более глубоких горизонтов, является причиной бедности опада азотом и зольными веществами.

Таблица 3

Трофические потребности микрофлоры почв арктических тундр

Место наблюдений	ПА ¹ МПА	К-А ¹ МПА	Эшбл ¹ МПА
Ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра:			
0—2 см	1.3	1.7	1.2
2—12 см	1.4	1.4	1.1
12—36 см	1.6	2.0	1.4
36—41 см	0.8	0.9	0.8
Лишайпиково-ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра:			
0—2 см	3.9	7.1	7.4
2—10 см	1.5	1.5	1.3
10—27 см	1.2	1.1	1.5
27—43 см	1.1	1.5	1.04
Дриадовая куртильная тундра на щебне:			
голый грунт, 0—2 см	1.7	1.8	1.2
почва под куртиной <i>Dryas punctata</i> , 1—3 см	14.7	13.8	3.0
почва под куртиной <i>Novosieversia glacialis</i> , 1—6 см	4.6	4.6	3.4
Разнотравно-злаковая луговина на южном склоне:			
0—10 см	0.7	0.6	1.6
10—30 см	1.4	1.3	1.04
30—50 см	1.4	1.2	0.7
52—57 см	0.2	0.2	1.3

¹ ПА — почвенный агар, К-А — крахмало-амиачный агар, МПА — мясо-пептонный агар.

Поэтому организмы, более требовательные к азоту органических соединений, уступают место олиготрофным формам (табл. 3).

Количество плеселей в изучавшихся почвах, как и в большинстве почв подзоны типичных моховых тундр Таймыра, крайне незначительно и едва превышает 1% от общего количества микроорганизмов (табл. 2). Отсутствие подстилки в большинстве участков района исследований снижает конкурентоспособность грибов, и преимущественное развитие имеют бактерии. Относительное увеличение количества плеселей наблюдается лишь в местах разрастаний кустарничков (*Dryas punctata*) и некоторых цветковых, дающих значительный опад (*Novosieversia glacialis*). Плесневые грибы как наиболее аэрофильная часть микрофлоры приурочены в основном к верхним горизонтам почвенного профиля, где кислородный режим наиболее благоприятен.

Актиномицеты встречаются в исследованных почвах редко и исключительно в верхней части профиля почвы (табл. 2). Их количество в большинстве случаев также не превышает 1% от общего количества микроорганизмов. Относительное обилие их наблюдается в почвах с реакцией среды, близкой к нейтральной. Развитие этих организмов, вероятно, лимитируется низким содержанием азота и отсутствием активного процесса преобразования растительных остатков.

Среди микроорганизмов, принимающих участие в азотном цикле, анаэробный фиксатор азота *Clostridium pasteurianum* обнаружен в ряде исследованных почв в крайне незначительных количествах (табл. 2).

Нитрифицирующие бактерии в большинстве исследованных почв отсутствуют.

В поверхностных горизонтах обнаружено небольшое количество денитрифицирующих бактерий. Однако вследствие ничтожного содержания нитрификаторов концентрация нитратов в арктических почвах не может способствовать активному процессу денитрификации, и поэтому роль этой

группы бактерий в азотном балансе почв арктических тундр весьма незначительна.

Бактерии, участвующие в превращении целлюлозы, не обнаружены.

При бедности почв арктических тундр доступной органикой влияние растений на почвенную микрофлору должно быть значительным. По нашим наблюдениям количество микроорганизмов, развивающихся в зоне корней *Dryas punctata* и *Novosieversia glacialis*, заметно превосходило таковое в голом грунте. Однако не все компоненты растительного покрова оказывают одинаково стимулирующее воздействие на развитие микрофлоры почвы. Микробиологический анализ почвы под коркой лишайникового сообщества, основным компонентом которого была *Pertusaria dactylina*, показал, что численность микроорганизмов различных физиологических и систематических групп здесь резко сокращается. Это свидетельствует об угнетающем воздействии продуктов метаболизма лишайникового сообщества на почвенную микрофлору (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

Влияние растений на содержание микроорганизмов в почвах арктических тундр (количество микроорганизмов в тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы)

Место взятия образца	Бактерии					Плесневые грибы	Акτιномицеты
	на ПА	на К—А	на МПА	аммонифицирующие на лептотной воде	олигонитрофильные		
Голый грунт	1000	1090	590	150	750	14	11
Почва под куртиной <i>Dryas punctata</i>	2100	1980	143	450	450	20	8
Почва под куртиной <i>Novosieversia glacialis</i>	3600	3520	770	4500	2660	42	86
Почва под коркой лишайников	63	64	20	25	39	8	Нет

Снижение общего количества микроорганизмов, значительное падение размера бактериальной продукции, отсутствие ряда физиологических групп микроорганизмов, играющих большую роль в процессе биологического круговорота веществ, свидетельствует о резком падении биологической активности почв в подзоне арктических тундр Таймыра. Оно подтверждается также нашими наблюдениями над скоростью разложения клетчатки на поверхности почвы.

В эксперименте, длившемся 1 год, использовалась стандартная целлюлоза определенного химического состава (Photo soft extra, Borregaard A/S Sarpsborg, Norway), которая состояла примерно из 100% глюкоана при содержании золы 0.04%. Целлюлозные пластины толщиной 2—3 мм нарезали кусками 5×5 см и помещали либо на поверхность почвы, либо в нейлоновые мешки с размером пор 1×1 мм. В первом случае куски целлюлозы покрывали тончайшей редкой нейлоновой сеткой, прикрепленной к почве шпильками, во втором — шпильками прикрепляли мешки. Повторность опыта 10—11-кратная. По окончании эксперимента с целью удаления микробных клеток целлюлозу обрабатывали последовательно 12%-й HCl, дистиллированной водой, 5%-м аммиаком, дистиллированной водой, этиловым спиртом (96%-ным) и эфиром. После высушивания целлюлозы при 105° С до постоянного веса определяли потери ее в весе за год (табл. 5). Эти данные свидетельствуют о крайней вялости процесса разложения клетчатки в арктических тундрах Таймыра.

При помещении целлюлозы непосредственно на поверхности почвы она теряет 6.2% веса, а при экспозиции клетчатки в нейлоновых мешках — 5%. Вероятно, меньший контакт с поверхностью почвы замедляет процесс разложения.

Таблица 5

Скорость разложения клетчатки на поверхности почвы
в арктических тундрах Таймыра (потери в весе, % за год)

Тип тундры	Число повторностей	Под сеткой	В нейлоновых мешках
Ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра:			
полигон	11	5.8±0.5	4.6±0.5
на поверхности мха в трещине	10	6.5±0.3	5.6±0.2
Лишайниково-ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра:			
полигон	10	4.8±1.1	4.0±0.9
на поверхности мха	11	6.9±2.0	5.4±1.0
Разнотравно-злаковая луговина на южном склоне	11	6.9±0.2	5.8±0.8

Скорость процесса разложения клетчатки несколько выше в местообитаниях с растительным покровом, чем на участках голого грунта. При отсутствии в почвах целлюлозоразлагающих бактерий плесневые грибы могут считаться единственными микроорганизмами, осуществляющими процесс разложения целлюлозы в арктических тундрах, а ничтожно малое содержание их частично обуславливает значительную заторможенность этого процесса.

Данные, полученные с помощью метода капиллярной микроскопии, говорят о специфичности микробного пейзажа почв арктических тундр Таймыра. Общей характерной особенностью всех изученных почв является широкое распространение микобактерий и проактиномицетов. Повсеместно распространены также плесневые грибы, но их количество крайне незначительно. В небольших количествах почти постоянно обнаруживаются актиномицеты. Лишь в крайне бедном щебнистом грунте лишайниково-дриадовой куртишной тундры со слабокислой реакцией среды и малым содержанием органического вещества актиномицеты отсутствовали.

Насколько позволяет судить микроскопическая картина микробных обрастаний, бактериальное население рассматриваемых почв довольно однообразно. Основные формы этой систематической группы почвенных микроорганизмов встречаются почти повсеместно. Это крупные палочковидные и овальные бактерии, характерные микроколонии сетчатого строения, образованные мелкими палочковидными клетками, плотные микроколонии мельчайших бактерий и одиночные клетки или небольшие скопления микроорганизмов *Caulobacter* sp., часто встречаются питевидные клетки *Flexibacter* sp., спириллы и почвенные дрожжи. Микроорганизмы, относящиеся к родам *Metallogenium* (рис. 4), *Siderocapsa* (рис. 6—8), обнаружены крайне редко.

Среди небактериального населения широко распространены организмы, морфологически близкие к малоизученной группе миксаеб (отряд *Proteotuxa*) (рис. 3, 5, 7, 8), ряд типично почвенных амёб (рис. 3—7) и жгутиконосцы р. *Bodo* (рис. 3—6, 8, 9).¹

Широко представлен в различных почвах пока не идентифицированный нами организм, возможно относящийся к сем. *Actinomycetaceae* (рис. 2, 3, 5, 8). Достаточно часто встречаются одноклеточные водоросли отдела *Chlorophyta*, имеющие преимущественное развитие в условиях слабнокислой реакции среды. Напротив, синезеленые (рис. 2, 7, 8) и диатомовые водоросли (рис. 9) встречаются лишь единично вследствие недостаточной влажности почв и относительно низких для этих организмов значений рН.

¹ Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую признательность Ю. Г. Гельцеру, И. В. Сдобниковой и З. И. Глезер за помощь при идентификации почвенной протистофауны, синезеленых, зеленых и диатомовых водорослей.

Крайне редко встречались протисты из родов *Thecamoeba* и *Mastigamoeba*, жгутикопосцы, относящиеся к родам *Cercobodo*, *Monas* и *Amphimonas* (рис. 2, 3, 4, 6).

Грибы сем. *Endomycetaceae* (рис. 2, 9) и мицелий базидиомицетов (рис. 4, 8) также имеют незначительное распространение в изученных почвах арктических тундр.

В арктических тундрах наиболее беден по флористическому составу и плотности слагающихся обрастаний микробный пейзаж почв открытого грунта. Климат в арктических тундрах Таймыра гораздо суровее, чем в типичных. Непродолжительность вегетационного периода, низкие среднесуточные температуры воздуха (+4°) и почвы (+7°), малая сомкнутость растительного покрова делают условия существования микробного населения в открытом грунте более суровыми, чем под дерниной мха и куртинами ряда цветковых растений.

На участках с максимально возможным здесь размером опада отмечается и развитие мицелия базидиальных грибов (рис. 4, 8).

На пятнах грунта, защищенных моховой дерниной, чаще удавалось обнаружить *Amoeba limax*, *Mastigamoeba* sp., жгутиконосцев из родов *Bodo*, *Cercobodo* и *Amphimonas* (рис. 3, 4).

К местообитаниям, защищенным растениями, приурочено и развитие миксаеб, дрожжей и некоторых железо-марганцевых микроорганизмов родов *Siderocapsa* (рис. 4, 6—8) и *Metallogenium* (рис. 4).

Таким образом, активная микрофлора почв арктических тундр Таймыра, выявляемая методом изучения микробного пейзажа, характеризуется широкой и повсеместным распространением микобактерий и проактиномицетов, сравнительно бедным микробным ценозом открытого грунта и достаточно разнообразным по составу микробного населения микробным пейзажем почв, защищенных моховой дерниной или куртинами цветковых растений.

Свыше 50% всех обнаруженных в пейзаже представителей микробного ценоза встречается в большинстве участков изученного района. Около 40% организмов встречается редко и лишь на отдельных участках.

Это свидетельствует о том, что, хотя суровые условия арктических тундр Таймыра в значительной мере сглаживают экологические различия в разных местообитаниях, тем не менее малейшее изменение физико-химического состояния среды влечет за собой изменение характера микробного пейзажа, диагностическое значение которого в почвенной микробиологии не вызывает сомнений.

ЛИТЕРАТУРА

- П а р и к и н а О. М. К микробиологической характеристике некоторых почв Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 108—115.
- П а р и к и н а О. М. О биологической активности почв Западного Таймыра. — В кн.: География, генезис и плодородие почв (сборник трудов). V. Л., 1972, с. 258—270.
- П а р и к и н а О. М. Биологическая продуктивность микрофлоры тундровых почв. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 58—76.
- (П а р и к и н а О. М). P a r i n k i n a O. M. Bacterial production in tundra soils. — In: Soil microorganisms and decomposition in tundra. Stockholm, 1974, p. 65—77.

О. И. СУМИНА

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БАЙДЖАРАХОВ
В ОКРЕСТНОСТЯХ БУХТЫ
МАРИИ ПРОНЧИЦЕВОЙ (СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ ТАЙМЫР)

(Ленинградский университет им. А. А. Жданова)

Бухта Марии Прончицевой расположена в пределах аккумулятивной низменности берега Прончицева, сложенной четвертичными песчано-глинистыми отложениями. Благодаря их значительной мощности здесь получили широкое распространение формы рельефа, связанные с вечной мерзлотой и подземными льдами, в частности сравнительно широко распространены байджарахи (Кручинин, 1973). Байджарахи — специфическая форма арктического микрорельефа. Их растительность формируется под влиянием термокарстовых, эрозийных и других процессов, что придает ей ряд своеобразных черт.

Сведения о растительности байджарахов окрестностей бухты Марии Прончицевой, полученные нами в 1973 г., частично опубликованы ранее (Сумина, 1976), кроме того, в настоящей работе использованы материалы Н. В. Матвеевой, собранные в 1972 г. и любезно предоставленные в наше распоряжение.

Байджарахи — якутское название бугров-останцов, образующихся при вытаивании (термокарсте) мощных почвенных полигонально-жильных льдов. После разрушения ледяных жил на их месте остается полигональная сеть ложбин, оконтуривающих байджарахи. Благодаря своему генезису байджарахи всегда встречаются группами. Каждую такую группу бугров вместе с окружающими их ложбинами в дальнейшем мы называем массивом байджарахов. Массивы байджарахов в районе исследований приурочены к склонам долины небольших ручьев или берега бухты (рис. 1). Обследованные нами массивы имели площадь от 12 до 45 тыс. м², причем 40—70% ее приходилось на бугры. Они, как правило, невысокие, 0,4—2 м, диаметром 3—12 м, плосковершинные, пологоокруглые или конусовидные, сложены суглинком, часто с примесью щебня (щебень нередко присутствует и на пятнах грунта в водораздельных тундрах). Ширина ложбин между байджарахами 2—10 м.

В целом растительность массива байджарахов представляет собой сложную территориальную единицу, элементами которой являются закопечно чередующиеся растительные группировки бугров и ложбин (Сумина, 1975, 1977). Неоднородности растительного покрова способствует прежде всего микрорельеф, создающий большую пестроту экологических условий в пределах массива. В одном массиве байджарахи обычно имеют разную форму и высоту. Это объясняется тем, что массив образуется постепенно и в нем представлены бугры разных стадий развития. Каждой стадии свойствен особый характер растительности, что в конечном счете способствует гетерогенности растительности массива в целом. То же самое

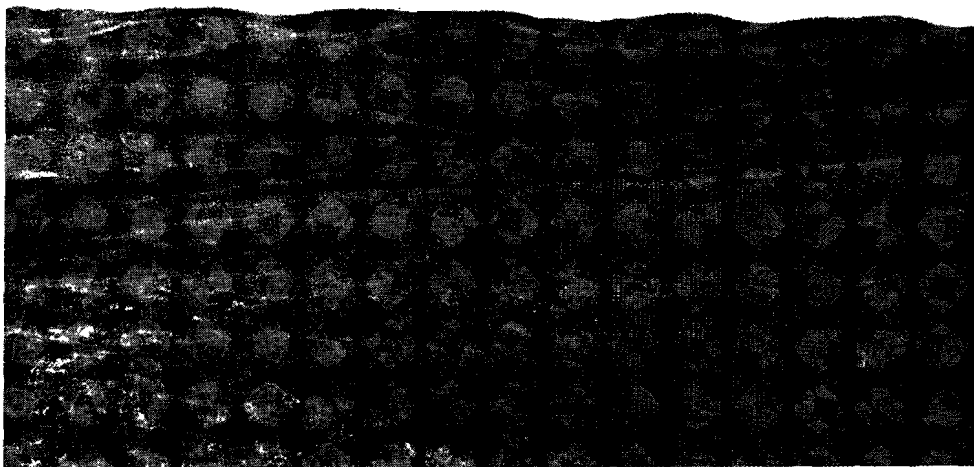


Рис. 1. Массив байджарахов в долине ручья Среднего. 1973 г.

касается и ложбин. Таким образом, в пределах одного массива не только ложбины отличаются от бугров по растительному покрову, но и бугры — от бугров, ложбины — от ложбин. Вместе с тем существует повторяемость группировок, приуроченных к буграм (или ложбинам). В массивах байджарахов окрестностей бухты Марии Прончищевой нами предварительно установлено 4 типа растительных группировок бугров и 1 (включает 3 варианта) тип группировок ложбин (Сумина, 1976).

ВИДОВОЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МАССИВОВ БАЙДЖАРАХОВ

При описании растительности массивов байджарахов отмечено 70 видов цветковых растений, что составляет 73% флоры района исследований (см. статью И. В. Матвеевой в наст. сборнике). Это представители 16 семейств. Наибольшее число видов (9—10) содержат семейства: *Gramineae*, *Cruciferae*, *Saxifragaceae*, *Caryophyllaceae*. Все найденные цветковые обычны и для других растительных сообществ района исследований.

Практически в каждом массиве удается обнаружить основную массу видов, встречающихся в массивах байджарахов района, поскольку видовой состав конкретного массива насчитывает 50—60 видов. При этом на буграх в целом больше видов (40—50), чем в ложбинах (35—40). Однако число видов, доминирующих в группировках байджарахов и ложбин, одинаково (3—4).

На одном бугре отмечено 18 (28) 33 вида цветковых, в ложбине — 15 (19) 23.¹ Таким образом, в конкретной группировке число видов почти вдвое меньше, чем то количество, которое встречается во всех подобных группировках массива. Это говорит о значительном варьировании видо-

¹ Пробная площадь описания в ложбине 10 м², на бугре — весь бугор. В ложбинах сделано 7, на буграх — 9 описаний.

состава растительных группировок бугров и ложбин в пределах одного массива.

Среди цветковых выделяются виды, преимущественно встречающиеся только на определенном элементе микрорельефа. Так, предпочтительно на байджарахах произрастают *Luzula confusa*, *Minuartia macrocarpa*, *M. rubella*, *Sagina intermedia*, *Potentilla emarginata*, *Cochlearia arctica*, *Draba subcapitata*, *D. oblongata*, *Androsace triflora*, *Festuca brachyphylla*, *Eritrichum villosum*, *Myosotis asiatica*, *Ranunculus pygmaeus*, *Taraxacum arcticum*. Исключительно «ложбинными» видами являются *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Dupontia fisheri*, *Eriophorum medium*, *Phippsia algida*. Одинаково обильны и на буграх, и в ложбинах *Salix polaris*, *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Luzula nivalis*, *Novosieversia glacialis*, *Cerastium bialynickii*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga caespitosa*.

О численности мхов и лишайников располагаем лишь приблизительными данными.² На одном бугре обнаружено 3 (6) 10 видов мхов, в ложбине — 3 (5) 6. Эти цифры заведомо занижены, так как определяли прежде всего массовые виды, а многие мхи в районе исследований встречаются в смешанных дерновниках или отдельными побегами в виде примеси в куртипах доминирующих мхов. Роль мхов в растительном покрове ложбин несомненно выше, чем на буграх. Проективное покрытие мхов в ложбинах 75—100% (в среднем 95%), а на буграх 5—90% (в среднем 38%). Однако по разнообразию мхов-доминантов ложбины уступают буграм. В растительном покрове последних господствуют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum* (оба эти вида одинаково обильны и на буграх, и в ложбинах), *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Polytrichum alpinum*, *Timmia austriaca*. Только *Tomenthypnum nitens* доминирует исключительно в ложбинах, иногда встречаясь на буграх с незначительным покрытием.

Число видов лишайников, найденных на одном бугре — 12 (17) 22, в ложбине — 2 (16) 22. Проективное покрытие лишайников на байджарахах колебалось от 1 до 50%, а в ложбинах не превышало 25%. Таким образом, у лишайников, так же как у мхов, среднее число видов в группировках байджарахов и ложбин примерно одинаково, а проективное покрытие сильно отличается. Лишайники значительно обильнее на буграх. Самыми обычными и многочисленными в массивах являются *Thamnolia vermicularis* s. l., *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica* var. *polaris*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphthosa* s. l. Два последних вида приурочены большей частью к ложбинам.

Беспорная приуроченность ряда доминантов к разным элементам микрорельефа массива байджарахов. Следовательно, должны существовать и специфические микрогруппировки, присущие или только буграм, или только ложбинам.

МИКРОГРУППИРОВКИ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ БУГРОВ И ЛОЖБИН

Чтобы выяснить, как изменяется характер растительного покрова в зависимости от рельефа, Н. В. Матвеевой было проведено картирование и описание растительности на трапекте в массиве байджарахов на пологом северном склоне долины ручья Среднего (рис. 2). Трапект шириной 50 см и длиной 28.5 м пересек два бугра и три ложбины. Площадки размером 50×50 см располагались вплотную друг к другу. Всего описано 57 площадок: 36 на буграх и 21 в ложбинах.

Массив байджарахов образован разными по форме и величине буграми. Их диаметр 5—7 м, высота 1—2 м, а ширина разделяющих ложбин около

² Мхи определены О. М. Афонинной (БИН АН СССР), лишайники — Т. Х. Пийн (Таллинский ботанический сад АН ЭССР). Автор приносит им глубокую благодарность.

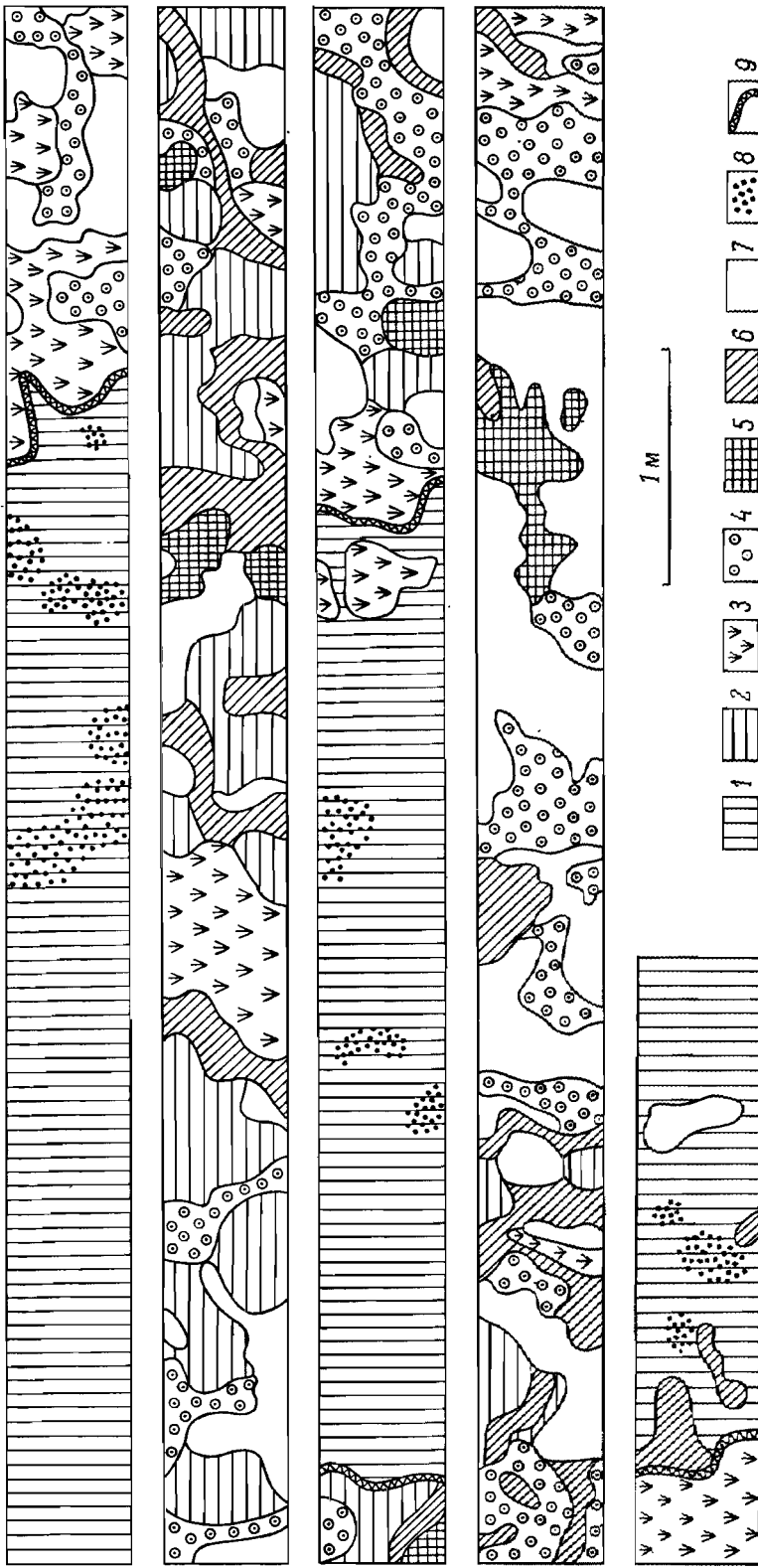


Рис. 2. Схема растительного покрова трансекта, заложенного в массиве байджарахов через два соседних бугра и прилегающие ложбины. 1 — злаково (*Arctagrostis latifolia*)-миколо (*Saxifraga saxifraga* и др.) микрогруппировка; 2 — миколо (*S. rotaris*)-злаковая (*Arctagrostis latifolia*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*); 3 — злаковая (*Arctagrostis latifolia*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*); 4 — разноотранно (*Saxifraga saxifraga*, *S. setacea* и др.) миколо (*Digitaria flexuosula*); 5 — эпигейнолишайниково-миколо (*Мхи* в ювенильной фазе); 6 — редкотранно (*Alopecurus alpinus*, *Saxifraga saxifraga* и др.)-эпигейнолишайниковая; 8 — листоватые и кустистые лишайники; 9 — граница бугров и ложбин.

2 м. На перегибе склона к водоразделу бугры плоские; растительность их напоминает плакорную полигональную тундру. В средней части склона — самые высокие байджарахи плавных копусовидных очертаний. Они сложены крупными (более 0.5 м в поперечнике) глыбами суглинка, которые сильно зарастают разнотравьем и злаками. Последние развиваются особенно пышно и даже имеют более крупные, чем обычно, размеры. У подножия склона, ближе к руслу ручья бугры становятся ниже. Если в массиве бугры неплохо различаются физиономически, то ложбины на первый взгляд кажутся однородными и однообразными. Однако в верхней части склона они имеют менее сомкнутый покров (больше пятен голого грунта); более обильна здесь *Salix polaris*.

Трансект начинается у подножия склона долины ручья. Первая ложбина (5 м по трансекту) — злаково(*Arctagrostis latifolia*)-ивково (*Salix polaris*)-моховая (*Tomenthypnum nitens* и др.). Для нее характерна сравнительно однородная растительность; лишь местами встречаются участки, где разрастаются листоватые лишайники *Peltigera canina*, *P. aphthosa* s. l.

Переход к первому бугру резкий. Он выражается не только в изменении рельефа, но и в четкой границе растительных группировок. В целом на бугре представлена разнотравно-ивково-злаковая группировка с накипными лишайниками. Общее покрытие растительности высокое, видовой состав богатый, много разнотравья, большинство растений во время описания было в цветущем состоянии. Бугор имеет ровную поверхность, так как сложен комьями суглинка (их диаметр 30—50 см, а высота около 20 см), разделенными трещинами глубиной 15—20 см при ширине 10—30 см. На северном склоне бугра до 30% поверхности приходится на участки голого грунта. Комья суглинка заняты микрогруппировками: злаковой, разнотравно-моховой, ивово-злаковой. В трещинах покров образуют листостебельные мхи, находящиеся в ювенильном состоянии, печеночники, значительна примесь накипных лишайников; есть участки, где встречаются также виды разнотравья. Таким образом, в трещинах выделяются две микрогруппировки: эпигейнолишайниково-моховая и разнотравно-моховая. Плоская вершина бугра тоже сложена комьями суглинка, разделенными трещинами. На комьях растительный покров сомкнут (общее покрытие 100%). Это злаковые, ивово-злаковые, эпигейнолишайниково-ивковые микрогруппировки. В последних вместе с *Salix polaris* заметную роль играют накипные папочвенные лишайники (род *Ochrolechia* и др.). Трещины или совершенно лишены растительности, или затянuty тонким слоем мелких мхов и накипных лишайников, которые особенно обильны на вертикальных стенках трещин. Это эпигейнолишайниково-моховые микрогруппировки.

Если в микрогруппировках северного склона бугра чаще господствуют злаки и разнотравье, то на вершине бугра усиливается значение *Salix polaris* как доминанта, что сближает растительность вершины байджараха с растительностью плакорной тундры. Южный склон бугра отличается по характеру напорельефа и растительности от плоской вершины, он более короткий и пологий, чем северный, и постепенно переходит в ложбину.

Вторая ложбина суше и поэтому несколько богаче по составу цветковых, чем первая. Растительный покров здесь злаково-ивково-моховой. Пятен голого грунта нет. Мхи равномерно покрывают поверхность субстрата. Доминирует *Tomenthypnum nitens*, другие виды примешиваются к нему в небольших количествах. *Salix polaris* образует поверх мхов сомкнутый ковер, но ее покрытие варьирует, и есть участки, где она отсутствует. Местами в моховой дернине разрастаются лишайники (*Dactylina arctica*, *Peltigera rufescens* и др.), иногда — цветковые (*Saxifraga hieracifolia*).

Второй бугор, через который прошел трансект, расположен в средней части склона. По характеру напорельефа он напоминает первый, но комья суглинка на нем не такие крупные. Они имеют высоту 10—12 см, диаметр

15—30 см и разделены трещинами в 15—20 см шириной. В е р ш и н а бугра плоская. Растительность (разпотравье, сильно угнетенные мхи и накипные лишайники, поселяющиеся на отмирающих частях других растений) едва занимает 20% площади и располагается вдоль трещин, оконтуривающих пятна суглинка. Представлены в основном микрогруппировки разпотравно-моховые и эпигейполишайниково-ивковые. Ю ж н ы й с к л о н бугра очень короткий — 1.5 м. У его подпожия увеличивается роль злаков (злаковая микрогруппировка) и возрастает общее покрытие растительности.

Далее трансект проходит через узкую ложбину (ширина около 2 м). В злаково-ивково-моховой микрогруппировке, занимающей основную площадь, кое-где располагаются участки, на которых обильны лишайники; есть редкие пятна незадернованного суглинка; моховой покров менее плотный, чем в описанных ранее ложбинах. Кроме того, в виде небольших пятен встречается эпигейнолишайниково-моховая микрогруппировка.

Картирование растительности трансекта позволяет выявить приуроченность микрогруппировок к разным элементам панорельефа. На байджарах выделяются три элемента нанорельефа: комья-бугорки, пятна и трещины. В ложбинах — два: пятна и «понижения» между ними, где сосредоточена основная масса растений (табл. 1).

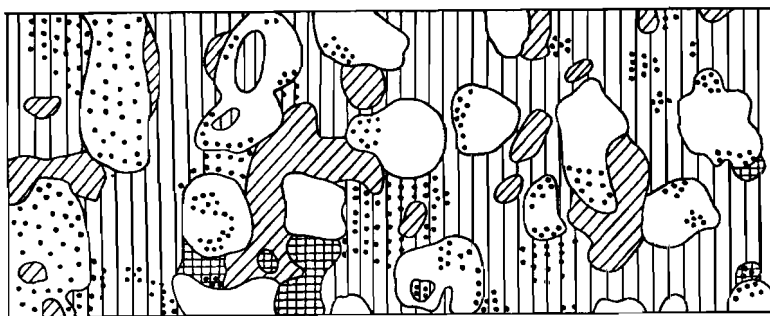
Т а б л и ц а 1

Приуроченность микрогруппировок, выделенных на трансекте, к элементам панорельефа

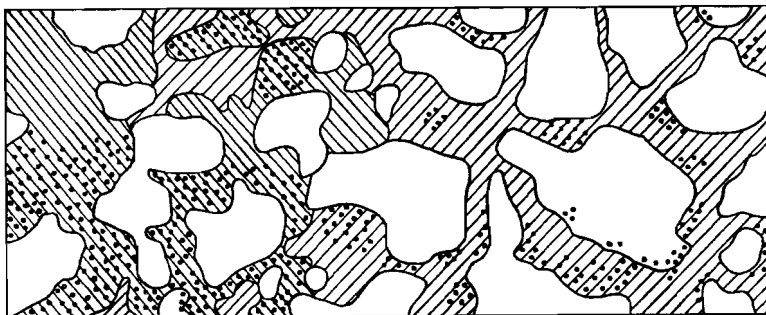
Микрогруппировка	Бугор			Ложбина	
	комья-бугорки	трещины	пятна	пятна	понижения
1. Злаково (<i>Arctagrostis latifolia</i>)-ивково (<i>Salix polaris</i>)-моховая (<i>Tomenthypnum nitens</i> и др.)	—	—	—	—	+
2. Злаковая (<i>Arctagrostis latifolia</i> , <i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Poa alpigena</i>)	+	—	—	—	+
3. Ивово (<i>Salix polaris</i>)-злаковая (<i>Arctagrostis latifolia</i> , <i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Poa alpigena</i>)	+	—	—	—	—
4. Эпигейнолишайниково-ивковая	+	—	—	—	—
5. Разнотравно (<i>Saxifraga caespitosa</i> , <i>S. cerpua</i> и др.)-моховая (<i>Ditrichum flexicaule</i>)	+	+	—	—	—
6. Эпигейнолишайниково-моховая	—	+	—	+	—
7. Редкотравно (<i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Saxifraga platysepala</i>)-эпигейнолишайниковая	—	—	—	—	—
Всего микрогруппировок: на элементе панорельефа на элементе микрорельефа	4	2 6	1	2 4	2

Наиболее разнообразными оказались микрогруппировки на комьях суглинка. В целом на байджарах выделено больше микрогруппировок (6), чем в ложбинах (4). При этом для бугров специфичны ивово-злаковая, эпигейнолишайниково-ивковая, разнотравно-моховая микрогруппировки, для ложбин — злаково-ивково-моховая.

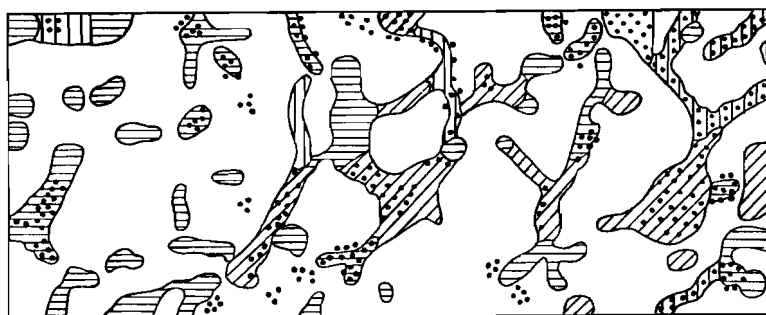
Зарисовки растительного покрова (рис. 3) проведены на площадках по 10 м², расположенных на двух байджарах и в одной из ложбин. На картосхемах ясно видна мозаичность группировок бугров и ложбины: в каждом случае удается выделить по крайней мере 3—4 микрогруппировки. Вследствие эрозии растительный покров на одном из бугров (рис. 3, В) сильно нарушен.



A



B



B

1 м

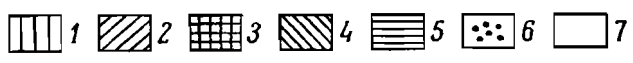


Рис. 3. Горизонтальная структура растительности ложбины (А) и бугров-байджарахов (B, B).

1 — моховая микрогруппировка; 2 — ивово-моховая; 3 — лишайниково-моховая; 4 — разнотравно-злаковая; 5 — разнотравная; 6 — лишайники; 7 — незадернованный суглинок.

Итак, растительный покров байджарахов и ложбин неоднороден. Вместе с тем каждый бугор или ложбина представляет собой индивидуальный контур, растительность которого обладает определенным своеобразием и отличается от соседних по сомкнутости и горизонтальной структуре покрова, участию в его сложении основных групп жизненных форм, набору микрогруппировок и т. д. Это позволяет рассматривать растительные группировки, приуроченные к буграм и ложбинам, в целом как относительно однородные, поскольку, пользуясь словами А. А. Ницепко (1971 : 73), они «однотипны внутри себя, качественно своеобразны и отличаются от соседних в избранной нами мере». Удастся наметить типы для группировок байджарахов и ложбин. В результате предварительной типизации (Сумина, 1976) было выявлено 4 типа группировок на буграх и 1 тип (имеющий 3 варианта) — в ложбинах. Полученные нами дополнительные материалы дают возможность несколько расширить это число (табл. 2).

Таблица 2
Основные характеристики типов растительных группировок
бугров и ложбин

	Тип группировки бугра				Тип группировки ложбины			
	тундровый моховой	тундровый лишайниковый	луговинный	эродированный (плоский)	тундровый			дюпоницевого
					пятнистый	мелкобугорковый	осоковый	
Диаметр, м	3—6	6—9	5—10	8—10	—	—	—	—
Высота, м	0.4—0.5	0.6—1	0.5—1.2	0.5—0.7	—	—	—	—
Проективное покрытие, %:								
общее	60—70	40—50	90—95	20—30	50—60	95—100	75—90	90—100
мхов	50—60	15—25	45—90	+ —5	50—55	95—100	75—90	90—100
кустистых лишайников	5—15	30—50	30—50	1—10	5—35	+ —5	7—20	+
накипных лишайников	—	—	—	—	+ —15	+	+	—
цветковых	50—60	35—40	70—75	15—20	30—40	60—70	60—80	50—60
<i>Salix polaris</i>	20—25	20—25	25—30	1—10	20—25	40—45	40—60	—
<i>Alopecurus alpinus</i>	1—3	—	20—30	1—3	1—5	10—12	3—7	—
<i>Luzula confusa</i>	25—30	—	—	—	—	—	+	—
<i>Saxifraga caespitosa</i>	—	2—5	—	3—5	—	—	—	—
<i>S. oppositifolia</i>	—	2—5	—	—	—	—	—	—
<i>Draba macrocarpa</i>	—	2—3	—	1—5	—	—	—	—
<i>Novosibirskia glacialis</i>	—	—	—	3—5	—	—	—	—
<i>Arctagrostis latifolia</i>	—	—	—	—	1—10	10—12	3—7	5—15
<i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i>	—	—	—	—	—	—	10—30	5—15
<i>Dupontia fisheri</i>	—	—	—	—	—	—	—	20—40
<i>Eriophorum</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	10—25

Примечание. «+» — покрытие вида менее 1%. Для группировок дюпоницевого типа приведены ориентировочные значения проективного покрытия.

ТИПЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК БАЙДЖАРАХОВ

Тундровый моховой.³ Группировки этого типа приурочены к невысоким (около 0.5 м) буграм приплюснуто-округлой формы. По структуре покрова и видовому составу они близки к ожиково-мхово-моховым пятнистым тундрам водоразделов (рис. 3, Б). Из цветковых доминируют *Salix polaris*, *Luzula confusa*, в меньшей степени — *Alopecurus alpinus*; из мхов — *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и др. Чаще других лишайников в большом количестве встречаются *Thamnia vermicularis* s. l., *Peltigera canina*, *Stereocaulon alpinum*.

Тундровый лишайниковый. Такие группировки встречаются на более высоких (0.5—1 м) плосковершинных байджарахах. Растительность здесь напоминает водораздельные полигональные разнотравно-ивково-лишайниковые тундры. До 50% площади бугра приходится на долю пятен суглинка, которые заняты разреженными микрогруппировками, состоящими из цветковых (отдельные побеги злаков, разрозненные особи разнотравья), слоевищ накипных лишайников и мелких (часто находящихся в ювенильной фазе) мхов. Отличительная черта группировок — значительная роль в них разнотравья (*Saxifraga caespitosa*, *S. oppositifolia*, *Draba macrocarpa*, *Papaver polare* и др.) и лишайников, особенно накипных (роды *Ochrolechia*, *Toninia*, *Pertusaria*, *Caloplaca*, *Rinodina*, *Lecidea*).

Луговинный. Группировки приурочены к буграм округлой или округло-копусовидной формы, которые сложены крупными глыбами суглинка (их примерные размеры 50×70 см). Глыбы суглинка отделены друг от друга глубокими трещинами. Задернованность субстрата высокая — 90—95%. Характерно большое обилие *Alopecurus alpinus* и не-

³ Здесь и в дальнейшем используем условные названия типов, предложенные ранее (Сумина, 1977).

которых других злаков, выступающих как содоминанты *Salix polaris*. К луговинному типу принадлежит растительность первого бугра, описанного на трапсекте (рис. 2).

Э р о д и р о в а н н ы й. Сюда относятся группировки бугров, подвергающихся влиянию эродирующих факторов. Байджарахи плосковершинные, высотой около 0.5 м. Растительность занимает на них едва 30% площади. Основными видами, формирующими группировку, являются цветковые *Salix polaris*, *Novosieversia glacialis*, *Saxifraga caespitosa*, *Draba macrocarpa* и др. Этот тип легко отличается по внешнему виду: большие участки серого, лишенного растительности суглинка, на котором тем более рельефно выделяются крупные куртины *Novosieversia glacialis*, хорошо заметные даже издалека.

ТИПЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК ЛОЖБИН

Т у н д р о в ы й. К этому типу относится большинство ложбин в массивах байджарахов окрестностей бухты Марии Пропчищевой. В растительном покрове господствуют мхи *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*. Среди мощной моховой дернины встречаются некоторые виды лишайников, чаще других — представители родов *Peltigera*, *Nephroma*, *Stereocaulon*. Основной доминант из цветковых — *Salix polaris*, с которой содоминируют *Arctagrostis latifolia* и *Alopecurus alpinus*.

В зависимости от сомкнутости покрова различаем пятнистый (общее покрытие растительности 50—60%) и мелкобугорковый (покрытие 95—100%) варианты типа. Первому варианту свойственны своеобразные редкотравно-эпигейнолишайниковые микрогруппировки, формирующиеся на пятнах суглинка (рис. 3, 4).

Как вариант тундрового типа мы рассматриваем также группировки, где в качестве содоминанта участвует *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* (проективное покрытие 10—30%). Несмотря на высокое обилие осоки, такие группировки трудно отнести к особому типу, так как в остальном они очень сходны с описанными выше злаково-ивково-моховыми.

Д ю п о н ц и с ы й. Группировки этого типа приурочены к перелуженным ложбинам и в массивах байджарахов встречаются сравнительно редко. Влаголюбивые мхи образуют здесь сплошной ковер. Из цветковых господствуют представители злаков и осок — *Dupontia fisheri*, *Arctagrostis latifolia*, *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* и пушицы. Соотношение перечисленных видов в группировке может варьировать, причем нередко *Dupontia fisheri* образует моподоминантные ценозы. Лишайников очень мало, они представлены изредка встречающимися *Nephroma exalidum*, *N. arcticum*, *Peltigera canina*, *P. aphthosa* s. l. и др. Группировки дюпонциевых ложбин благодаря ярко-зеленому аспекту, создаваемому многочисленными побегами злаков и пушиц, хорошо заметны издали и четко выделяются на фоне окружающих растительных сообществ.

В дополнение к приведенной выше краткой характеристике типов в табл. 3 даны конкретные описания растительных группировок бугров и ложбин (каждый тип представлен одним описанием).

Отметим основные различия между растительностью бугров и ложбин.

1. В ложбинах растительный покров более сомкнут.

2. В группировках ложбин, как правило, господствуют мхи, формирующие мощную дернину. На буграх преобладают лишайники; по обилию они не уступают мхам, а нередко вместе с цветковыми являются основными ценозообразователями.

3. Почти для всех группировок байджарахов и ложбин характерно доминирование *Salix polaris*. Вместе с тем только в определенных группировках, приуроченных к байджарахам, содоминанты ивы полярной — виды разнотравья, а в ложбинах это злаки и осоководные.

Т а б л и ц а 3

Сводная таблица описаний растительных группировок разных типов

Вид	Тип группировки бугра				Тип группировки ложбины		
	тундровый моховой	тундровый лишайниковый	луговой	арождорованный	тундровый (пятнистый)	тундровый (мелкобугорковый)	тундровый (осоковый)
	№ 4*	№ 10*	№ 15*	№ 2*	№ 11*	№ 9*	№ 7*
Цветковые							
<i>Alopecurus alpinus</i>	1	1	15	1	2	—	3
<i>Arctagrostis latifolia</i>	++	—	+	—	1	25	3
<i>Deschampsia borealis</i>	—	1	—	—	—	—	—
<i>Poa alpigena</i>	1	—	—	1	—	+	—
<i>P. arctica</i>	—	1	15	—	—	—	—
<i>Festuca brachyphylla</i>	+	+	+	—	+	—	+
<i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i>	—	—	—	—	—	—	15
<i>Juncus biglumis</i>	+	+	+	—	+	+	—
<i>Luzula confusa</i>	30	+	+	++	+	+	++
<i>L. nivalis</i>	++	+	10	++	++	+	++
<i>Salix polaris</i>	25	25	25	1	25	45	40
<i>Oxyria digyna</i>	—	—	+	—	—	—	—
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	+	—	+	—	—	—	+
<i>Cerastium btalynickii</i>	+	+	++	+	—	+	+
<i>Minuartia macrocarpa</i>	2	+	—	+	—	—	—
<i>M. rubella</i>	—	—	+	+	+	—	—
<i>Gastrolychnis affinis</i>	+	—	—	++	—	—	—
<i>G. apetala</i>	+	—	—	+	—	—	+
<i>Ranunculus sabinii</i>	—	+	+	+	+	+	++
<i>R. sulphureus</i>	1	+	++	+	—	++	++
<i>Papaver</i> spp.	++	1	1	1	+	+	+
<i>Cardamine bellidifolia</i>	++	—	—	—	—	+	—
<i>Draba macrocarpa</i>	++	2	++	5	—	—	—
<i>D. subcapitata</i>	—	++	++	+	—	—	—
<i>D. pseudopilosa</i>	++	+	—	—	—	+	+
<i>D. micropetala</i>	—	—	—	—	—	—	+
<i>D. alpina</i>	—	—	—	+	—	—	—
<i>Cochlearia arctica</i>	+	+	+	+	+	—	—
<i>Saxifraga nivalis</i>	+	++	++	+	+	+	—
<i>S. caespitosa</i>	++	5	1	3	+	+	+
<i>S. platysepala</i>	+	++	++	—	++	+	+
<i>S. oppositifolia</i>	—	5	+	—	+	+	—
<i>S. hieracifolia</i>	+	+	—	—	+	+	+
<i>S. cernua</i>	+	++	+	+	+	+	—
<i>S. serpyllifolia</i>	—	+	++	+	+	+	+
<i>S. hirculus</i>	—	—	+	+	+	+	+
<i>S. foliolosa</i>	+	—	+	—	—	—	++
<i>Potentilla emarginata</i>	+	—	+	++	—	—	+
<i>Novosieversia glacialis</i>	—	—	—	3	—	—	—
<i>Androsace triflora</i>	—	++	—	++	+	—	+
<i>Myosotis asiatica</i>	—	—	—	++	—	—	—
<i>Eritrichium villosum</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Pedicularis hirsuta</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. sudetica</i>	++	—	—	—	—	++	++
Всего	60	40	70	15	30	70	60
Мхи							
<i>Polytrichum alpinum</i>	—	—	1	—	—	+	—
<i>Ditrichum flexicaule</i>	5	+	—	—	—	—	—
<i>Distichum capillaceum</i>	—	5	—	—	—	—	—
<i>Tortula ruralis</i>	—	+	—	—	—	—	—
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	5	—	—	—	—	—	+
<i>Aulacomnium turgidum</i>	20	+	3	—	3	—	+
<i>Timmia austriaca</i>	15	—	—	+	—	+	—
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	—	+	—	+	—	—	—
<i>D. intermedius</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>Tomenthypnum nitens</i>	+	3	3	—	—	98	65

Таблица 3 (продолжение)

Вид	Тип группировки бугра				Тип группировки ложбины		
	тундровый моховой	тундровый лишайниковый	луго-винный	эриорованный	тундровый (пятнистый)	тундровый (мелкобугорковый)	тундровый (осоковый)
	№ 4*	№ 10*	№ 15*	№ 2*	№ 11*	№ 9*	№ 7*
<i>Cirriphyllum cirrosum</i>	—	—	—	—	+	—	—
<i>Orthothecium chryseum</i>	—	—	—	—	—	+	—
<i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i>	5	15	35	—	55	+	5
Всего	50	25	45	3	60	100	75
Лишайники							
<i>Leptogium</i> sp.	—	—	—	—	—	—	+
<i>Pannaria pezizoides</i>	—	—	—	—	+	—	—
<i>Parmelia omphalodes</i>	+	+	+	+	+	—	+
<i>Psoroma hypnorum</i>	+	—	+	—	+	—	+
<i>Nephroma arcticum</i>	+	—	—	—	—	—	+
<i>N. expallidum</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Peltigera aphthosa</i> s. l.	1	+	3	—	2	—	+
<i>P. canina</i>	—	—	—	+	+	+	+
<i>P. rufescens</i>	—	—	5	+	—	—	—
<i>P. venosa</i>	—	—	—	—	+	—	—
<i>Solorina saccata</i>	—	+	—	—	+	—	—
<i>Lecidea</i> sp.	+	+	—	—	+	—	+
<i>Lopadium</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—
<i>Torinia</i> sp.	—	+	—	—	—	—	—
<i>Baeomyces</i> sp.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Cladonia amaurocraea</i>	—	—	—	—	—	—	+
<i>C. macroceras</i>	—	—	+	—	—	—	—
<i>C. thomsonii</i>	—	—	—	—	+	—	—
<i>Cladonia lepidota</i>	—	—	—	—	—	—	+
<i>C. pyxidata</i>	+	+	+	+	+	—	+
<i>C. sp.</i>	—	—	—	—	+	—	—
<i>Stereocaulon alpinum</i>	5	3	+	1	+	+	3
<i>S. sp.</i>	—	—	—	+	—	—	—
<i>Ochrolechia frigida</i>	—	+	+	—	—	—	+
<i>O. sp.</i>	+	—	+	—	—	—	—
<i>Pertusaria bryontha</i>	—	—	+	—	—	—	—
<i>P. sp.</i>	+	+	—	—	—	—	+
<i>Lecanora epibryon</i>	—	+	+	+	+	—	+
<i>Pachyospora verrucosa</i>	+	—	—	—	+	—	+
<i>Hypogymnia subobscura</i>	—	—	+	—	—	—	—
<i>Cetraria cucullata</i>	+	+	+	+	+	—	—
<i>C. islandica</i> var. <i>polaris</i>	1	+	+	+	1	—	+
<i>Alectoria nigricans</i>	+	+	+	+	+	—	—
<i>Dactylina arctica</i>	+	+	+	+	+	—	+
<i>D. ramulosa</i>	—	+	—	—	—	—	+
<i>Thamnolia vermicularis</i> s. l.	2	10	7	1	2	—	1
<i>Caloplaca stillicidiorum</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>C. sp.</i>	—	+	—	—	+	—	—
<i>Rinodina archaeoides</i>	+	—	—	—	—	—	—
<i>R. roscida</i>	—	+	—	—	—	—	—
<i>R. turfacea</i>	+	—	—	+	—	—	+
<i>R. sp.</i>	+	—	—	—	+	—	—
<i>Physconia muscigena</i>	—	+	—	—	—	—	—
Всего	15	30	50	1	10	+	7
Общее проективное покрытие	70	50	90	20	60	100	75
Пятна голого грунта, %	30	50	10	80	40	—	25

Примечание. Числа — проективное покрытие в %. В том случае, когда проективное покрытие меньше 1%, применили оценку «+» для редко встречающихся видов и «++» для видов обычных. Из-за трудности определения в поле видов накипных лишайников их проективное покрытие не указано. Звездочка — номер описаний.

ТИПЫ МАССИВОВ БАЙДЖАРАХОВ

Несмотря на значительные различия растительности бугров и ложбин даже в отдельном массиве байджарахов, его растительный покров можно рассматривать в целом, как одну территориальную единицу. Это обусловлено тем, что вся растительность массива формируется и существует в особых условиях, постоянно испытывая влияние термокарста, солифлюкции и других процессов. Она оказывается весьма сложной, комплексной и соответствует мезокомбинациям (реже — микрокомбинациям) в системе территориальных единиц растительности, предложенной Т. И. Исаченко (1966, 1969 и др.). Типизация растительности массивов байджарахов была разработана нами на примере термокарстовых массивов о-ва Котельного (Сумина, 1977). Основной единицей их классификации является тип массива.

В окрестностях бухты Марии Прончищевой сделаны подробные описания 6 массивов байджарахов. Все они могут быть отнесены к 3 из 7 типов, выделенных нами на о-ве Котельном (табл. 4).

Массивы с тундровыми буграми занимают обычно верхнюю часть пологих склонов, располагаясь вблизи от перегиба склона на водоразделу. В массиве растительные группировки бугров тундрового мохового или тундрового лишайникового типа. Отчетливо выраженное сходство их с растительным покровом водораздельных пятнистых тундр — свидетельство молодого возраста байджарахов. Группировки ложбин (относятся к пятнистому варианту тундрового типа) также очень похожи и на водораздельные тундры, и на растительность бугров. Следовательно, можно говорить о малой дифференцированности растительного покрова массива. Подобные массивы на о-ве Котельном нами отнесены к группе типов зачаточных слабо дифференцированных массивов. Их растительность — территориальная единица ранга микрокомбинации, поскольку представляет собой двучленный комплекс растительных группировок бугров и ложбин. [Термин «комплекс» мы понимаем в том смысле, который ему придает Т. И. Исаченко (1966, 1969 и др.)].

Описание № 1. Массив расположен в верхней части очень пологого склона от водораздела к оз. Домашнему (экспозиция северная). Визз по склону имеет протяженность 80—100 м, а поперек склона — 150—200 м. Границы массива нечеткие, так как на периферии бугры постепенно переходят в плоские пологоты, на которые расчленены водораздельные тундры района. Эти пологоты имеют высоту до 15 см и при геоботаническом описании оказываются неотличимыми от окоптуривающих их депрессий, хотя при простом наблюдении кажется, что различия существуют. В красной части массива на ложбинах приходится около $\frac{1}{3}$ площади; в центре они становятся шире (5—10 м) и занимают 60—70% территории. Байджарахи, образующие массив, невысокие (около 0.5 м), плосковершинные, хорошо задернованы. Все они несут растительные группировки тундрового мохового типа. В ложбинах (тундровый тип группировок) много пятен суглинка, в значительной степени зарастающих накишными лишайниками и лишохвостом. По растительности ложбины мало отличаются от бугров, причем наибольшее сходство наблюдается в периферийной части массива.

Массивы с эродированными буграми располагаются на пологих склонах, преимущественно занимая их среднюю часть. Растительные группировки бугров двух типов: тундрового мохового (или тундрового лишайникового) и эродированного. Последние служат удобным физиономическим признаком массивов данного типа. Группировки ложбин тоже двух типов: тундрового и дюпонтцевого. При этом тундровый тип представлен двумя вариантами: пятнистым (довольно часто) и осоковым (несколько реже). Таким образом, растительность бугров и ложбин разнообразнее, чем в описанных выше массивах с тундровыми буграми. Наличие байджарахов, растительный покров которых уже сильно изменен эрозионными процессами, говорит о большем относительном возрасте массивов. Бугры и ложбины в них значительно различаются между собой по растительности. Такой тип массивов был отнесен нами к группе типов

	Массив с тундровыми буграми	
	№ 1	№ 2
	верхняя часть пологого склона к озеру	склоны долины ручья у его верховья
Площадь массива, м ²	20000	—
Площадь бугров, %	40	60
Диаметр бугров, м	10—12	10—12
Высота бугров, м	0.5	0.8—1.5
Форма бугров	Плосковершинная	Плосковершинная
Ширина ложбин, м	5—10	2—6
Типы растительных группировок бугров	1) Тундровый моховой	1) Тундровый лишайниковый
Типы растительных группировок ложбин	1) Тундровый (пятнистый)	1) Тундровый (пятнистый)

развитых дифференцированных массивов. В данном случае растительность массива байджарахов — это территориальная единица ранга мезокомбинации, так как является уже не одним комплексом, а совокупностью комплексов (Сумина, 1977).

О п и с а н и е № 4. Массив расположен на пологом склоне берега бухты Марии Прочисевой. Общий уклон поверхности — к западу. Протяженность массива в направлении север—юг 150—200 м, восток—запад — 200—250 м. Основная часть массива имеет четко выраженные бугры столбовидной формы: их диаметр 10—12 м, высота 0.6—1 м, вершина ровная, склоны крутые. На этих байджарахах представлены растительные группировки тундрового лишайникового типа. Ложбины вокруг избыточно увлажненные, относятся к дюпопцевому типу. Участок массива в верхней части склона (примерно $\frac{1}{3}$ от всей площади) занят сильно эродированными буграми, на них очень обильна *Novosieveria glacialis*. Иногда они имеют неправильную форму, сближены и занимают значительную площадь (65—70%). Ширина ложбин между ними 1 (3) 5 м, в стыках — 8—10 м. Широкие ложбины глубже: при ширине 1 м глубина их 0.3—0.5 м, а при ширине 3 м — 0.8—1 м. Растительные группировки ложбин относятся к тундровому типу.

Массивы с луговинными буграми приурочены к умеренно крутым склонам долин ручьев и берегов бухты. Бугры в них разные по форме: плосковершинные, округлые, конусовидные (до 1.5—2 м). В массивах встречаются следующие типы растительных группировок байджарахов: тундровый моховой, тундровый лишайниковый, эродированный, луговинный (первые два не встречаются вместе в одном массиве). Характерен луговинный тип группировок. Такие бугры обычно занимают полосу у подножия склона, на котором расположен массив. Они — четкий физиономический признак массивов данного типа, благодаря заметной издали зелени злаков, обильных в растительном покрове бугров. Растительность ложбин менее разнообразна, чем в массивах с эродированными буграми: здесь встречаются группировки только тундрового типа, зато представлены все его варианты (пятнистый, осоковый, мелкобугорковый). Массивы с луговинными буграми относятся к группе типов развитых

Массив с эродированными буграми		Массив с луговинными буграми	
№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
пологий склон берега бухты	пологий склон берега бухты	пологий склон берега бухты	склон долины ручья
— 70 7—10 0.5	45000 70 10—12 0.6—1	15000 40 3—8 0.4—1.5	12000 50 5—12 0.8—2
Плосковершинная	Плосковершинная	Плосковершинная, округлая	Плосковершинная, конусовидная
4—5	3—4	3—6	3—8
1) Тундровый моховой 2) Эродированный	1) Тундровый лишайниковый 2) Эродированный	1) Тундровый моховой 2) Эродированный 3) Луговинный	1) Тундровый лишайниковый 2) Луговинный
1) Тундровый (пятнистый) 2) Тундровый (осоковый) 3) Дюпонциевый	1) Тундровый (пятнистый) 2) Дюпонциевый	1) Тундровый (пятнистый) 2) Тундровый (осоковый) 3) Тундровый (мелкобугорковый)	1) Тундровый (пятнистый) 2) Тундровый (мелкобугорковый)

дифференцированных массивов. Их растительный покров — мезокомбинация (совокупность нескольких комплексов).

О п и с а н и е № 5. Массив расположен на пологом склоне от водораздела к обрывистому коренному берегу бухты. Небольшой ручей служит северо-восточной границей массива, а с юго-запада он ограничен действующим оползнем. Примерная ширина массива 100 м, протяженность 150 м. В пределах массива можно выделить 3 участка. Первый, ближайший к водоразделу, занимает небольшую площадь: 2500 м² (50×50 м). Байджарахи здесь невысокие, четко отграниченные от ложбин, некоторые состоят из 2—3 более мелких, разделенных очень плохо выраженными неглубокими ложбинами. Высота бугров в этой части массива всего 30—40 см, диаметр 3—6 м; площадь, занимаемая буграми, примерно 70%. Растительность байджарахов представлена группировками тундрового мохового типа, растительность ложбин — пятнистым вариантом тундрового типа. В центральной части массива байджарахи сильно эродированы, занимают около 40% территории. Диаметр бугров и высота несколько увеличиваются: 6—8 и 0.5—1 м соответственно. На буграх растительный покров разорван, его остатки громоздятся на поверхности голого суглинка в виде отдельных кусков дернины, кочек; суглинок стекает к подножию бугров, а на вершинах их растрескивается. Оплывание байджарахов идет в юго-западном направлении, следуя общему уклону поверхности в сторону берега бухты. В результате оплывания на бугре образуются маленькие терраски. Ложбины шириной 3—5 м. в стыках — 7—8 м. Они имеют почти сплошной моховой покров, только изредка в них встречаются пятна свежего суглинка (мелкобугорковый вариант тундрового типа группировок). Третий участок характеризуется буграми луговинного типа. Его площадь около 2400 м² (40×60 м). На бугры (высота 0.5, диаметр 3—5 м) приходится 40%. Ложбины между ними от 2—3 до 6 м шириной, в стыках — 6—10 м. Растительные группировки ложбин относятся к мелкобугорковому и осоковому вариантам тундрового типа.

В заключение отметим, что растительность массивов байджарахов в окрестностях бухты Марии Прончищевой имеет немалое сходство с растительностью байджарахов о-ва Котельного. Особенно велико оно на уровне целых массивов и в меньшей степени проявляется на уровне растительных группировок отдельных бугров и ложбин. Однако и среди них есть типы, широко распространенные и встречающиеся в обоих районах. Сходство

растительности массивов байджарахов объясняется близкими путями формирования и развития массивов под действием термокарста и других процессов. Вместе с тем растительность байджарахов, как и всякая растительность, несет черты зональности и региональности. Это проявляется прежде всего во влиянии флоры района, предоставляющей тот или иной набор видов и жизненных форм.

ЛИТЕРАТУРА

- И с а ч е н к о Т. И. Изучение и картографирование структуры растительного покрова. — Тез. докл. совещ., посвященного геоботаническому картированию и районированию. Рига, 1966, с. 2.
- И с а ч е н к о Т. И. Сложение растительного покрова и картографирование. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., 1969, с. 20—33.
- К р у ч и н и п Ю. А. Физико-географическое районирование Северного Таймыра. — Тр. Аркт. и Антаркт. ШИИ, 318. Л., 1973, с. 32—44.
- Н и ц е н к о А. А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л., 1971. 183 с.
- С у м и н а О. И. Растительность байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). — Бот. журн., 1975, 60, 9, с. 1311—1319.
- С у м и н а О. И. Особенности растительности бугров-байджарахов в связи с их географическим распространением. — Бот. журн., 1976, 61, 5, с. 682—690.
- С у м и н а О. И. Растительность массивов байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). Автореф. канд. дис. Л., 1977. 21 с.
-

Л. С. БЛАГОДАТСКИХ, А. Л. ЖУКОВА, Н. В. МАТВЕЕВА

К ФЛОРЕ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ И ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ
ОКРЕСТНОСТЕЙ БУХТЫ МАРИИ ПРОНЧИЩЕВОЙ
(СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ ТАЙМЫР)

(Институт биологических проблем Севера, Магадан,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград)

Имеющиеся сведения о листостебельных и печеночных мхах п-ова Таймыр до настоящего времени остаются весьма неполными и часто содержат данные самого общего характера. Исключение составляют результаты специальных исследований, проведенных на двух стационарах Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР на западном и южном Таймыре в окрестностях пос. Тарей и в самом северном в мире лесном массиве Ары-Мас. В сообщениях Л. С. Благодатских (1973), Н. В. Матвеевой и др. (1973), А. Л. Жуковой (1973) для первого пункта и О. М. Афонинской (1978) — для второго приводятся списки видов с подробной характеристикой их эколого-ценотических особенностей и оценкой участия вида в растительном покрове. Эти сведения касаются подзоны типичных тундр. Северо-восточный Таймыр оставался «белым пятном» в отношении изученности флоры мхов. Этот район не посещался даже экспедицией А. Норденшельда на судне «Вега» (1878—1880), во время которой участником экспедиции ботаником Ф. Чильманом была собрана большая коллекция мхов, в том числе и на Таймырском берегу в окрестностях гавани Диксон и на м. Челюскин. Ближайший к восточному побережью Таймыра пункт, для которого имеются сведения о бриофлоре, — о-в Преображения в море Лаптевых (Arnell, 1918).

Летом 1972—1973 гг. в окрестностях бухты Марии Прончищевой на северо-восточном побережье п-ова Таймыр (подзона арктических тундр) одним из авторов была собрана небольшая коллекция листостебельных и печеночных мхов. Мхи собирались к геоботаническим описаниям, поэтому настоящий список, насчитывающий 65 видов листостебельных и 46 видовых и внутривидовых таксонов печеночных мхов, нельзя рассматривать как исчерпывающий, и на его основании нельзя делать окончательных выводов о богатстве бриофлоры исследованного района. Он дает представление о наиболее обильных и часто встречающихся видах. Тем не менее сравнение с данными по бриофлоре о-ва Преображения показывает, что богатство флоры одного порядка: для о-ва Преображения известны 58 видов листостебельных и 12 печеночных мхов. Для о-ва Диксон, расположенного хотя и у западных берегов Таймыра, но в той же подзоне, что и бухта Марии Прончищевой, Арпелль (l. c.) приводит список из 48 видов листостебельных мхов и 15 печеночных.

Подробная характеристика района исследования (природные условия, рельеф, почвы, состав и структура растительного покрова) приводилась ранее (Матвеева, Чернов, 1977). Основные сборы мхов проводились в зо-

нальных сообществах на водоразделах — ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах. Дополнительные сборы проведены в долинах ручьев, на склонах различной экспозиции, в заболоченных местообитаниях, массивах байджарахов.

Для листостебельных мхов мы приводим аннотированный список с указанием местообитания, а также встречаемости и обилия видов. Виды расположены по системе Флейшера—Бротеруса (Абрамова и др., 1961). Для печеночных мхов аннотированный список был опубликован ранее (Жукова, 1974), поэтому здесь мы приводим эти виды без указания местообитания. К опубликованному списку после полной обработки коллекции добавилось 14 таксонов.

ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ

1. *Sphagnum plathyphyllum* Lindb. Пушицево-моховая тундра в долине ручья, в 35 км от полярной станции, между оз. Бегичева и оз. Перевальным. Среди кочек *S. fimbriatum*. Редко, едипично.
2. *S. fimbriatum* Wils. Там же; на берегу ручья в окрестностях полярной станции в разнотравно-моховой тундре. Образует одипочные кочки (подушки) диаметром от 10 см до 1—1.5 м. Редко.
3. *Psilopylum cavifolium* (Wils.) Nag. В массивах байджарахов на буграх (на голом грунте, в трещинах); во влажных моховых тундрах на склонах. Споросит. Нечасто, небогато.
4. *P. laevigatum* (Wahlenb.) Lindb. В массивах байджарахов на буграх (в микроложбинах, на голом грунте). Редко, едипично.
5. *Polytrichum alpinum* Hedw. Повсеместно в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах; в массивах байджарахов в ложбинах и на буграх; во влажных моховых тундрах на склонах долин ручьев; в разнотравно-злаковых луговинах на южных склонах; в куртинных дриадовых тундрах на щебнистых выходах. Очень часто, по всегда единично среди других мхов.
6. *P. juniperinum* Hedw. В ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах. Часто, по едипично.
7. *P. alpestre* Sm. В разнотравно-ожиково-моховых полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах; во влажных моховых тундрах на склонах долин ручьев. Нечасто, малообильно.
8. *P. piliferum* Hedw. В куртинных дриадовых тундрах на щебнистых выходах. Редко, едипично.
9. *P. hyperboreum* R. Br. Найден один раз у подножия бугра на берегу бухты, в 0.5 км от полярной станции, в сыром месте. Очень редко, но обильно.
10. *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe. Встречается повсеместно, входит в состав постоянных примесей к доминирующим видам; в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах (в моховых трещинах и на пятнах голого грунта); в массивах байджарахов в ложбинах и на буграх; во влажных моховых тундрах на склонах долин ручьев; в куртинных дриадовых тундрах на щебнистых выходах. Очень часто, по небогато.
11. *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. Массовый вид на нарушенных местообитаниях (ошолзнях, обрывах), сплошь покрывает групп; в полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах (на пятнах голого грунта); на галечниковых косах. Активно споросит. Нечасто, всегда обильно.
12. *Distichium capillaceum* (Hedw.) B. S. G. В ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах (в моховых трещинах и на пятнах голого грунта); в массивах байджарахов в ложбинах и на буграх; во влажных моховых тундрах на склонах долин ручьев.

- Почти всегда в смеси с *Ditrichum flexicaule*. Иногда спороносит. Очень часто, едипично.
13. *Oncophorus virens* (Hedw.) Brid. В массивах байджарахов в ложбинах. Нечасто, едипично.
 14. *Oncophorus wahlenbergii* Brid. В ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах (в моховых трещинах); во влажных моховых тундрах в ложбинах на склонах. Очень часто, необильно.
 15. *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwaegr. В ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах (в моховых трещинах). Редко, едипично.
 16. *D. spadiceum* Zett. Широко распространен на водоразделах в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах (в моховых трещинах и на пятнах грунта); во влажных моховых тундрах в ложбинах на склонах. Часто, но необильно.
 17. *D. angustum* Lindb. В разпотравно-ожиково-моховых полигонально-пятнистых тундрах на водоразделе. Редко, едипично.
 18. *Encalypta alpina* Sm. Во влажных моховых тундрах по берегам ручьев. Редко, едипично.
 19. *Pottia heimii* (Hedw.) var. *obtusifolia* (R. Br.) Nag. Один из массовых видов-пионеров, припимающий активное участие в зарастании нарушенных местообитаний. На оползнях, береговых обрывах, коцусах выпоса мелкозема, в лисохвостных группировках на зарастающих участках стабилизовавшихся оползней. Активно спороносит. Часто, обильно.
 20. *Stegonia latifolia* (Schwaegr.) Vent. Во влажных моховых тундрах по берегам ручьев. Редко, едипично.
 21. *Desmatodon leucostomus* (R. Br.) Berggr. В массивах байджарахов на сухих буграх. Редко, едипично.
 22. *Tortula mucronifolia* Schwaegr. В массивах байджарахов на сухих буграх. Редко, едипично.
 23. *T. ruralis* (Hedw.) Cromb. Сухие местообитания на байджарахах; на валуне. Нечасто, по обильно.
 24. *Trichostomum cuspidatissimum* Card. et Ther. На водоразделах в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах (в моховых трещинах и на пятнах голого грунта); во влажных моховых тундрах в ложбинах на склонах; в массивах байджарахов. Часто, но необильно.
 25. *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chen. В массивах байджарахов на сухих буграх; в разпотравно-злаковых луговинах на южных склонах. Спороносит. Часто, по необильно.
 26. *Schistidium strictum* (Turn.) Mårt. На водоразделах в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах (в трещинах); в куртинных дриадовых тундрах на щелбистых выходах; в массивах байджарахов. Редко, необильно.
 27. *S. apocarpum* (Hedw.) Br. et Sch. Во влажных моховых и осоково-ивково-моховых пятнистых тундрах на склонах долины ручьев; в куртинных дриадовых тундрах на щелбистых выходах. Редко, необильно.
 28. *Rhacomitrium canescens* (Hedw.) Brid. На водоразделах в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах (в моховых трещинах). Часто, необильно. На влажных местообитаниях (моховая тундра в ложбине на склоне) найдена f. *strictum* (Schleich.) A. Abr.
 29. *R. lanuginosum* (Hedw.) Brid. Повсеместно в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах, массивах байджарахов, по склонам долины ручьев. Очень часто, но необильно.
 30. *Tetraplodon mnioides* (Hedw.) B. S. G. Спорадически в тундрах на водоразделах, в долинах ручьев. Поселяется, как правило, на животных остатках. Спороносит. Нечасто, необильно.

31. *Funaria hygrometrica* Hedw. Один из массовых видов-пионеров зарастающаго голого грунта в нарушенных местообитаниях. На оползнях. Активно спороносит. Часто, обильно.
32. *Haplodon wormskjoldii* (Hornem.) R. Br. На животных остатках в тундрах на водоразделах, в массивах байджарахов. Споропосит. Нечасто, необильно.
33. *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. На водоразделах в ожиково-ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах (на пятнах); в массивах байджарахов на сухих буграх (на мелкоземe). Редко, необильно.
34. *P. prolifera* (Kindb.) Lindb. В массивах байджарахов. Очень редко, едипично.
35. *Bryum tortifolium* Brid. Образует сплошную дернину во влажных моховых тундрах на склонах долип ручьев; на пологих влажных берегах моря. Часто, обильно.
36. *Mnium pseudopunctatum* Br. et Sch. Найден один раз в небольшом обилии на территории полярной станции, на влажном участке (около бани) вместе с *Marchantia polymorpha*.
37. *Cinclidium latifolium* Lindb. В массивах байджарахов. Очень редко, необильно.
38. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwabgr. var. *imbricatum* Br. et Sch. В моховых ложбинах на склонах долип ручьев. Нечасто, по обильно.
39. *A. turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. Один из наиболее распространенных видов, входит в состав доминантов зональных сообществ. Повсеместно в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах; в моховых тундрах в долипах ручьев; в массивах байджарахов. Очень часто, обильно.
40. *Conostomum tetragonum* (Brid.) Lindb. На водоразделах в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах (на пятнах голого грунта); в массивах байджарахов; во влажных моховых тундрах на склонах долип ручьев. Редко, едипично.
41. *Bartramia ithyphylla* Brid. Во влажной моховой тундре в ложбине на склоне; в массивах байджарахов на сухих буграх. Редко, едипично.
42. *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. В массивах байджарахов во влажных моховых ложбинах и на буграх. Нечасто, необильно.
43. *Timmia austriaca* Hedw. На водоразделах в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах (на пятнах грунта); в массивах байджарахов в ложбинах и на буграх. Часто, по необильно.
44. *Myurella julacea* (Schwaegr.) V. S. G. В массивах байджарахов в ложбинах и на буграх, на валунах. Редко, едипично.
45. *Thuidium abietinum* (Schwaegr.) V. S. G. В массивах байджарахов. Очень редко, едипично.
46. *Campylium stellatum* (Hedw.) Lange et C. Jens. В моховых ложбинах на склонах, в заболоченных моховых тундрах в долинах ручьев, в массивах байджарахов в ложбинах. Часто, иногда обильно.
47. *C. zemliae* C. Jens. Во влажных местообитаниях: осоково-моховых болотах, ложбинах в массивах байджарахов, влажных моховых тундрах на склонах ручьев. Часто, обильно.
48. *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Mönkem. Во влажных местообитаниях: в моховых тундрах на склонах долип ручьев. Часто, обильно.
49. *D. intermedius* (Lindb.) Warnst. В массивах байджарахов в ложбинах. Редко, необильно.
50. *D. latifolius* (Lindb. et Arn.) Broth. В массивах байджарахов. Редко, необильно.
51. *D. uncinatus* (Hedw.) Warnst. Один из наиболее распространенных видов. Повсеместно в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах (в моховых трещинах и на пятнах грунта); в массивах байджарахов в ложбинах и на буграх; в моховых тундрах на склонах

- долин ручьев; в разнотравно-злаковых луговинах на южных склонах. Очень часто, обильно.
52. *D. revolvens* (Turn.) Warnst. Во влажных местообитаниях: осоково-моховых болотах, моховых тундрах на склонах долин ручьев. Часто, обильно.
 53. *D. sendtneri* (Schimp.) Warnst. В массивах байджарахов в ложбинах. Нечасто, необильно.
 54. *Scorpidium turgescens* (Th. Jens.) Mönkem. Во влажных моховых тундрах на склонах долин ручьев. Нечасто, иногда обильно.
 55. *Calliergon sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb. Во влажных моховых тундрах в долинах ручьев. Нечасто, необильно.
 56. *C. richardsonii* (Mitt.) Kindb. Один из доминирующих видов во влажных местообитаниях: осоково-моховых болотах и моховых тундрах на склонах долин ручьев. Часто, обильно.
 57. *C. trifarium* (Web. et Mohr.) Kindb. В массивах байджарахов. Редко, единично.
 58. *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske. Один из самых распространенных доминирующих видов в зональных сообществах. Встречается повсеместно в различных местообитаниях, избегает только избыточного увлажнения. Доминант в моховом покрове ивково-моховых полигонально-пятнистых тундр на водоразделах, в массивах байджарахов, моховых тундрах в долинах ручьев. Очень часто, всегда обильно.
 59. *Brachythecium turgidum* (Hartm.) Kindb. Во влажных моховых тундрах на склонах долин ручьев, западинах по берегам озер; в массивах байджарахов в ложбинах и на буграх; разнотравно-злаковых луговинах на южных склонах. Часто, обильно.
 60. *Cirriphyllum cirrosum* (Hedw.) Grout. В ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах (на зарастающих участках пятен голого грунта); в массивах байджарахов на буграх. Часто, обильно.
 61. *Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jennings. В разнотравно-злаковых луговинах на южных склонах. Редко, единично.
 62. *Orthothecium chryseum* (Schwaegr.) B. S. G. Во влажных моховых тундрах в ложбинах на склонах; в массивах байджарахов в ложбинах. Нечасто, необильно.
 63. *Hypnum bambergeri* Schimp. Влажная моховая тундра на склоне. Нечасто, обильно.
 64. *Pseudostereodon procerrimum* (Mol.) Fleisch. Лишайниково-ивково-разнотравная тундра на юго-восточном пологом склоне бухты. Редко, обильно.
 65. *Hylacomium splendens* (Hedw.) B. S. G. var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr. Самый распространенный доминирующий вид. Встречается в различных тундрах на водоразделах, склонах долин ручьев, в массивах байджарахов. Наиболее обилен в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах. Очень часто, всегда обильно.

ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ

Флористический список представлен 46 видовыми и внутривидовыми таксонами, относящимися к 16 семействам и 27 родам.¹

Cleveaceae: *Clevea hyalina* (Sommerst.) Lindb., *Sauteria alpina* Nees, *Peltolepis grandis* Lindb.

Marchantiaceae: *Marchantia polymorpha* L., *Preissia quadrata* (Scop.) Nees.

Ptilidiaceae: *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe.

¹ Список составлен А. Л. Жуковой на основе просмотра 1654 образцов листоватых мхов (сборы И. В. Матвеевой) и лишайников (сборы Т. Х. Пийв).

Blepharostomaceae: *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete* Bryhn et Kaal.

Hygrobiellaceae: *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trev.

Lophozia: *Barbilophozia barbata* (Schmidl.) Loeske, *Chandonanthus setiformis* (Ehrh.) Lindb., *C. setiformis* var. *alpina* (Hook.) Kaal., *Gymnocolea acutiloba* (Schiffn.) K. Müll., *Lophozia alpestris* (Schleich.) Evans, *L. excisa* (Dicks.) Dum., *L. wenzelii* (Nees) Steph., *L. collaris* (Nees) Schust., *Leiocolea heterocolpos* Buch, *L. heterocolpos* var. *harpanthoides* Schust., *Mesoptichia sahlbergii* (Lindb. et Arn.) Evans, *Orthocaulis kunzeanus* (Hübener) Buch, *O. kunzeanus* var. *plicata* (Hartm.) Lindb., *O. quadrilobus* (Lindb.) Buch, *Sphenolobus minutus* (Crantz) Steph., *S. minutus* var. *grandis* (Lindb.) Lindb. et Arn., *Tritomaria heterophylla* Schust., *T. quinquedentata* (Huds.) Buch, *T. scitula* (Tayl.) Jørg., *T. scitula* var. *spinosa* Herzog.

Lophocoleaceae: *Chiloscyphus pallescens* (Ehrh.) Dum., *C. polyanthus* (L.) Corda.

Marsupellaceae: *Gymnomitrium concinnatum* var. *intermedium* Limpr., *G. corallioides* Nees.

Jungermanniaceae: *Solenostoma pumillum* ssp. *polaris* (Bergr.) Schust.

Southbiaceae: *Arnellia fennica* (Gotsche) Lindb.

Plagiochilaceae: *Plagiochila arctica* Bryhn et Kaal.

Scapaniaceae: *Scapania calcicola* (Arn. et Perss.) Ingham, *S. curta* (Mart.) Dum., *S. gymnostomophila* Kaal., *S. hyperborea* Jørg., *S. irrigua* (Nees) Dum., *S. simmonsii* Bryhn et Kaal, *S. tundrae* (Arn.) Buch., *S. undulata* (L.) Dum.

Cephaloziellaceae: *Cephaloziella arctica* Bryhn et Douin.

Odontoschismaceae: *Odontoschisma denudatum* (Nees) Dum.

Radulaceae: *Radula prolifera* Arn.

Frullaniaceae: *Frullania tamarisci* var. *nisquallensis* (Sull.) Hatt.

В исследуемом районе, как и на протяжении всей тундровой зоны на п-ове Таймыр, мхи играют ведущую роль в сложении растительных сообществ как в зональных, так и во многих интразональных биотопах: они имеют наибольшее проективное покрытие и биомассу (по косвенным данным). Господствующий тип распределения растительности в районе бухты Марии Прончищевой — полигонально-сетчатый (Матвеева, Чернов, 1977). При этом типе распределения мхи заполняют трещины между полигонами, на которые разбита поверхность водоразделов. Ширина таких моховых полос 15—20 см, толщина дернины в среднем 5—6 см.

В конкретных сообществах число видов мхов колеблется в пределах 15—20; это значительно меньше, чем в подзоне типичных тундр, где на сходных местообитаниях мы отмечали 30—40 видов (Матвеева и др., 1973). Сплошной моховой покров формируется на склонах долины ручьев, в ложбинах стока, расширенных участках долины с заболоченными пушицево-дюпопницево-моховыми сообществами, иногда в ложбинах между буграми в массивах байджарахов. Для мохового покрова в целом следует отметить уменьшение полидоминантности, столь характерной для подзоны типичных тундр. Здесь в зональных сообществах обычно доминируют 1—2 вида. Основные доминанты подзоны типичных тундр и здесь сохраняют свои позиции; это *Pylacomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*. Значительно снижается участие видов рода *Dicranum* как по обилию и встречаемости, так и по числу видов. Сохраняют активность *Ditrichum flexicaule*, *Polytrichum alpinum*, *Distichium capillaceum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *CirripHYllum cirrosum*; все они встречаются очень часто, но в виде небольших примесей. Одним из наиболее распространенных видов на водоразделах становится *Drepanocladus uncinatus*, который в подзоне типичных тундр на Таймыре приурочен обычно к интразональным биотопам. На пятнах голого грунта в полигонально-пятнистых тундрах обычен *Trichostomum cuspidatissimum*, отмеченный в Тарее как очень редкий и приуроченный

лишь к карбонатным выходам сопочной гряды Даксатас (Благодатских, 1973). Его широкое распространение в данном районе, вероятно, можно объяснить почти нейтральной средой почв на водоразделах. Из растительного покрова не только зональных, но и интразональных биотопов почти полностью исчезают сфагновые мхи. Найдено всего 2 вида: *Sphagnum plathyphyllum* и *S. fimbriatum*. Последний образует одиночные кочки (подушки) диаметром от 10 см до 1—1.5 м; встречаются они крайне редко. В целом не наблюдается изменений в форме роста мхов, что было отмечено севернее, на м. Челюскин, в зоне полярных пустынь (Матвеева, Чернов, 1976). На нарушенных местообитаниях мхи являются пионерами зарастания голого грунта. Такие виды, как *Ceratodon purpureus*, *Pottia heimii* var. *obtusifolia*, *Funaria hygrometrica*, сплошь покрывают почву, но не образуют мощной дернины. В таких местообитаниях обычно все виды обильно спороносятся.

Хотя проективное покрытие мхов в зональных сообществах заметно уменьшается (до 50—40%) по сравнению с подзоной типичных тундр, где на плакорах сплошной растительный покров формируется именно за счет моховой дернины, можно утверждать, что листостебельные мхи сохраняют ведущую роль в сложении растительных сообществ арктических тундр на северо-востоке полуострова Таймыр.

Роль печеночных мхов заметно меньше, чем в подзоне типичных тундр. Так, в зональных сообществах в окрестностях пос. Тарей в состав доминантов входит *Ptilidium ciliare*. В районе бухты Марии Прончищевой этот вид хотя и встречается еще довольно часто, но всегда в виде незначительных примесей. Заметно реже и в меньшем обилии встречаются *Tritomaria quinquedentata* и *Sphenobolus minutus*, еще столь обычные в Тарее. Из всех видов печеночных мхов лишь *Gymnomitrium corallioides* бывает обилие, выступая в качестве пионера на различных грунтах — от мокрых суглинков до щепыстых выходов коренных пород. Хотя мы не можем считать флору печеночных мхов выявленной полностью, на основании визуальных наблюдений можно говорить о том, что печеночные мхи играют крайне незначительную роль в сложении растительного покрова арктических тундр Таймыра.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова А. Л., Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики. М.—Л., 1961. 711 с.
- Афонина О. М. Флора листостебельных мхов урочища Ары-Мас. — В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978, с. 87—96.
- Благодатских Л. С. Листостебельные мхи района Таймырского стационара (Западный Таймыр). — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 107—119.
- Жукова А. Л. Видовой состав и распределение печеночных мхов в растительных сообществах района Таймырского стационара. — Там же. 1973, с. 120—127.
- Жукова А. Л. Печеночные мхи (*Hepaticae*) из бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). — Нов. сист. высших раст., 1974, 11, с. 333—338.
- Матвеева Н. В., Шолозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 7—49.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—312.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. I. — Бот. журн., 1977, 62, 7, с. 938—953.
- Агнелл Н. W. Die Moose der Vega-Expedition. — Arkiv Botanik, 1918, 15, 5, S. 1—111.

Т. Х. П И Й Н

НАПОЧВЕННЫЕ ЛИШАЙНИКИ
ОКРЕСТНОСТЕЙ БУХТЫ МАРИИ ПРОНЧИЩЕВОЙ
(СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ ТАЙМЫР)

(Таллинский ботанический сад АН ЭССР)

Бухта Марии Прончищевой расположена на северо-восточном побережье п-ова Таймыр в подзоне арктических тундр. Только на Таймыре эта подзона простирается на значительной территории: вдоль всего северного и северо-восточного побережий. В остальных районах она выражена фрагментарно на материковой части или на островах Северного Ледовитого океана. Поэтому изучение лишенофлоры окрестностей бухты Марии Прончищевой представляет не только региональный интерес, но и дает представление о специфике флоры напочвенных лишайников подзоны арктических тундр в целом.

В настоящей статье приводится предварительный список напочвенных лишайников, составленный в результате обработки основного материала. Сборы были проведены в основных типах местообитаний, как зопальных (на водоразделах в ивково-моховых полигонально-пятлистых тундрах), так и в интразопальных (на байджарахах, склонах долины ручьев, по берегам озер и бухты).

Гербарий (1200 образцов) хранится в Таллинском ботаническом саду АН Эстонской ССР.

Систематический список напочвенных лишайников содержит 142 вида, что составляет примерно 75% всей флоры напочвенных лишайников данного района (установленное число — 180 видов). Семейства расположены по системе Пельта (Poelt, 1973).

Для каждого вида указываются: 1) субъективная оценка встречаемости по 3-балльной шкале (часто, иногда, редко); 2) принадлежность к тому или другому географическому элементу (только для тех видов, которые не приведены в статье Т. Х. Пийн «Напочвенные лишайники мыса Челюскин» в настоящем сборнике).

Сем. *Verrucariaceae*: 1. *Endopyrenium rufescens* (Ach.) Koerb. Редко. Мультирегиональный вид. 2. *Placidopsis cervinula* (Nyl.) Vain. Редко. 3. *Polyblastia nigrala* (Nyl.) Lönnr. Иногда.

Сем. *Microglaenaceae*: 4. *Microglaena reducta* Th. Fr. Редко. 5. *M. sphinctrinoides* (Nyl.) Lönnr. Редко.

Сем. *Sphaerophoraceae*: 6. *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vain. Часто.

Сем. *Gyalectaceae*: 7. *Gyalecta geioica* (Wahlenb.) Ach. Редко. Гипоаркто-монтажный (?) вид.

Сем. *Placynthiaceae*: 8. *Psoroma hypnorum* (Vahl.) S. Gray. Часто.

Сем. *Peltigeraceae*: 9. *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. var. *aphthosa*. Редко. Var. *variolosa* (Massal.) Thoms. Часто. 10. *P. canina* (L.) Willd. Часто. 11. *P. malacea* (Ach.) Funck var. *lyngei* (Gyeln.) Poelt. Редко.

Мультирегиональный вид. 12. *P. polydactyloides* Nyl. Редко. 13. *P. rufescens* (Weiss) Humb. var. *rufescens*. Иногда. Var. *incusa* (Flot.) Koerb. Часто. 14. *P. scabrosa* Th. Fr. var. *scabrosa*. Редко. Аркто-альпийский вид. 15. *P. spuria* (Ach.) DC. var. *leptoderma* (Nyl.) Frey. Часто. 16. *P. venosa* (L.) Baumg. Часто. 17. *Solorina bispora* Nyl. var. *bispora*. Редко. 18. *S. crocea* (L.) Ach. Часто. 19. *S. octospora* (Arnold) Arnold. Редко. 20. *S. saccata* (L.) Ach. Часто. Аркто-альпийский вид.

Сем. *Nephromiaceae*: 21. *Nephroma arcticum* (L.) Torss. Редко. Аркто-альпийский вид. 22. *N. expallidum* (Nyl.) Nyl. Часто.

Сем. *Lobariaceae*: 23. *Lobaria linita* (Ach.) Rabenh. Редко. Аркто-альпийский вид. 24. *Sticta arctica* Degel. Иногда. Арктический вид.

Сем. *Collemataceae*: 25. *Collema ceranicum* Nyl. Иногда. 26. *C. crispum* (Huds.) Web. Редко. Det. И. Пишут. Голарктический вид. 27. *C. cristatum* (L.) Web. Редко. Det. И. Пишут. Голарктический вид. 28. *C. tenax* (Sw.) Ach. em. Degel. Часто. 29. *Leciophysma finmarkicum* Th. Fr. Редко. 30. *Leptogium arcticum* P. M. Jörg. Иногда. Арктический вид. 31. *L. saturninum* (Ach.) Nyl. Редко. Мультирегиональный вид. 32. *L. sinuatum* (Huds.) Massal. Часто. 33. *L. tenuissimum* (Dicks.) Fr. Часто.

Сем. *Pannariaceae*: 34. *Pannaria pezizoides* (Web.) Trevis. Часто. 35. *Parmeliella praetermissa* (Nyl.) James. Иногда.

Сем. *Arctomiaceae*: 36. *Arctomia delicatula* Th. Fr. var. *delicatula*. Иногда. 37. *A. interfixa* (Nyl.) Vain. Иногда.

Сем. *Lecideaceae*: 38. *Bacidia bagliettoana* (Massal. et DNot) Jatta. Иногда. 39. *B. illudens* (Nyl.) Oliv. Редко. 40. *Bilimbia microcarpa* Th. Fr. Очень редко. Аркто-альпийский вид. 41. *B. sphaeroides* (Dicks.) Koerb. Редко. 42. ? *Catillaria hypochraea* Vain. Редко. Распространение не выяснено. 43. *Lecidea assimilata* Nyl. Часто. Аркто-альпийский вид. 44. *L. berengeriana* (Massal.) Th. Fr. Часто. Аркто-альпийский вид. 45. *L. cuprea* Sommerf. Редко. Гипоаркто-монтанный вид. 46. *L. eminentis* Nyl. Часто. Арктический (?) вид. 47. *L. epiphaea* Nyl. Часто. 48. *L. ramulosa* Th. Fr. Очень редко. 49. *L. sublimosa* Nyl. Иногда. 50. *Lecidella wulferii* (Hepp) Koerb. Редко. Аркто-альпийский вид. 51. *Lopadium coralloideum* (Nyl.) Lunge. Редко. 52. *L. fecundum* Th. Fr. Редко. Аркто-альпийский вид. 53. *L. pezizoideum* (Ach.) Koerb. Часто. 54. *Mycoblastus alpinus* (Fr.) Kernst. Редко. Аркто-альпийский (?) вид. 55. *M. tornoensis* (Nyl.) R. Anderson. Иногда. 56. *Psora demissa* (Rutstr.) Stein. Иногда. Аркто-альпийский вид. 57. *Toninia lobulata* (Sommerf.) Vain. var. *lobulata*. Иногда. Var. *theobaldii* (Koerb.) Lunge. Часто. 58. *T. subaromatica* Vain. Редко.

Сем. *Lecanoraceae*: 59. *Lecanora castanea* (Hepp) Th. Fr. Редко. Аркто-альпийский вид. 60. *L. epibryon* Ach. var. *epibryon*. Часто.

Сем. *Aspiciliaceae*: 61. *Pachyospora verrucosa* (Ach.) Massal. Иногда.

Сем. *Hypogymniaceae*: 62. *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. Очень редко. Мультирегиональный вид. 63. *H. subobscura* (Vain.) Poelt. Часто.

Сем. *Parmeliaceae*: 64. *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach. Часто. 65. *C. delisei* (Bory) Th. Fr. Часто. 66. *C. fastigiata* (Del. ex Nyl. in Norrl.) Kärnef. Редко. Арктический (?) вид. 67. *C. islandica* (L.) Ach. var. *islandica*. Редко. Var. *polaris* Rassad. Часто. 68. *C. laevigata* Rassad. Редко. 69. *C. nivalis* (L.) Ach. Редко. 70. *C. subtubulosa* Fr. Иногда. 71. *Dactylina arctica* (Hook.) Nyl. Часто. 72. *D. ramulosa* (Hook.) Tuck. Часто. 73. *Parmelia fraudans* Nyl. Редко. Гипоаркто-монтанный вид. 74. *P. omphalodes* Ach. var. *omphalodes*. Часто. 75. *P. saxatilis* (L.) Ach. Редко. Мультирегиональный вид. 76. *P. sulcata* Th. Tayl. Редко. Мультирегиональный вид.

Сем. *Usneaceae*: 77. *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl. Часто. 78. *A. ochroleuca* (Hoffm.) Massal. Часто. 79. *Bryoria nitidula* (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw. Часто. 80. *Cornicularia aculeata* (Schreb.) Ach. Редко. Бореальный вид. 81. *C. divergens* Ach. Часто.

Сем. *Ramalinaceae*: 82. *Ramalina almqvistii* Vain. Редко. Аркто-альпийский вид.

Сем. *Stereocaulaceae*: 83. *Stereocaulon alpinum* Laur. Часто. 84. *S. rivulorum* H. Magn. Часто.

Сем. *Cladoniaceae*: 85. *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb. ssp. *beringiana* (Ahti) Bird. Редко. 86. *C. rangiferina* (L.) Nyl. Редко. 87. *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer. Иногда. 88. *C. cariosa* (Ach.) Spreng. Редко. Мультирегиональный вид. 89. *C. chlorophaea* (Flk. ex Sommerf.) Spreng. см. Asah. Иногда. 90. *C. coccifera* (L.) Willd. Часто. 91. *C. gracilis* (L.) Willd. var. *gracilis*. Иногда. Var. *nigripes*. Иногда. 92. *C. lepidota* Nyl. Часто. 93. *C. macroceras* (Flk.) Ahti. Часто. 94. *C. pleurota* (Flk.) Schaer. Иногда. Мультирегиональный вид. 95. *C. pocillum* (Ach.) O. Rich. Часто. 96. *C. pyxidata* (L.) Fr. Редко. 97. *C. symphyrcarpia* (Flk.) Arnold. Часто. Мультирегиональный (?) вид. 98. *C. thomsonii* Ahti. Иногда. Det. Т. Аhti. Арктический вид. 99. *C. uncialis* (L.) Wigg. Редко.

Сем. *Vaeomycelaceae*: 100. *Vaeomyces carneus* (Retz.) Flk. Часто. 101. *V. placophyllus* Ach. Редко. 102. *V. roseus* Pers. Редко. Мультирегиональный вид. 103. *V. rufus* (Huds.) Rebert var. *rufus*. Иногда.

Сем. *Siphulaceae*: 104. *Thamnotia subuliformis* (Ehrh.) W. Culb. Часто. 105. *T. vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer. Часто.

Сем. *Pertusariaceae*: 106. *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lyngbe var. *frigida* f. *frigida*. Часто. *O. theleporoides* (Th. Fr.) Lyngbe. Редко. 107. *O. geminipara* (Th. Fr.) Vain. Редко. 108. *O. gonatodes* (Ach.) Räs. Часто. 109. *O. grimmiae* Lyngbe. Редко. 110. *O. gyalectina* (Nyl.) Zahlbr. Часто. Арктический вид. 111. *O. upsaliensis* (L.) Massal. Редко. Аркто-альпийский вид. 112. *Pertusaria bryonantha* (Ach.) Nyl. Иногда. 113. *P. bryophaga* Erichs. var. *bryophaga*. Редко. Var. *robustior* Erichs. Редко. 114. *P. dactylina* (Ach.) Nyl. Часто. 115. *P. glomerata* (Ach.) Schaer. Редко. Аркто-альпийский вид. 116. *P. oculata* (Dicks.) Th. Fr. Редко. 117. *P. panyrga* (Ach.) Massal. Часто. Аркто-альпийский вид. 118. *Varicellaria rhodocarpa* (Koerb.) Th. Fr. Редко.

Сем. *Candelariaceae*: 119. *Candelariella terrestris* Räs. Редко.

Сем. *Teloschistaceae*: 120. *Caloplaca cinnamomea* (Th. Fr.) Oliv. Часто. 121. ? *C. epiphyta* Lyngbe. Редко. Арктический (?) вид. 122. *C. jungermanniae* (Vahl.) Th. Fr. Редко. 123. *C. livida* (Hepp) Jatta. Редко. Распространение не выяснено. 124. *C. stillicidiorum* (Vahl.) Lyngbe. Часто. Гипо-аркто-монтанный вид. 125. *C. tetraspora* (Nyl.) Oliv. Редко. 126. *C. tirolensis* Zahlbr. Часто. 127. *Protoblastenia terricola* (Anzi) Lyngbe. Редко. 128. *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr. var. *finmarkica* (Ach.) Hillm. Иногда.

Сем. *Physciaceae*: 129. *Buellia insignis* (Naeg. in Hepp) Th. Fr. Иногда. 130. *B. papillata* (Sommerf.) Tuck. Редко. 131. *B. scabrosa* (Ach.) Koerb. Редко. 132. *Phaeophyscia constipata* (Norrl. et Nyl.) Moberg. Редко. Аркто-альпийский вид. 133. *Physcia dubia* (Hoffm.) Lyngbe. Редко. Мультирегиональный вид. 134. *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt. Часто. 135. *Rinodina archaeoides* H. Magn. Иногда. 136. *R. mniaraea* (Ach.) Koerb. Часто. Аркто-альпийский вид. 137. *R. mniaraeiza* (Nyl.) Arnold. Иногда. Аркто-альпийский вид. 138. *R. roscida* (Sommerf.) Arnold. Иногда. 139. *R. turfacea* (Ach.) Koerb. Часто.

Сем. *Arthroraphidaceae*: 140. *A. anziana* (Lyngbe) Poelt. Иногда.

Сем. ? 141. *Dacampia hookerii* (Borr.) Keissl. Редко.

Lichenes imperfecti: 142. *Lepraria arctica* (Lyngbe) Wetmore. Часто.

Напочвенные лишайники окрестностей бухты Марии Прончищевой относятся к 29 семействам (включая *Lichenes imperfecti*) и 57 родам. Ведущие семейства по числу видов (больше 10): *Lecideaceae*, *Cladoniaceae*, *Pertusariaceae*, *Parmeliaceae*, *Peltigeraceae* и *Physciaceae*. Самые богатые роды (больше 5 видов): *Cladonia*, *Peltigera*, *Lecidea*, *Caloplaca*, *Cetraria*, *Ochrolechia*, *Pertusaria* и *Rinodina*. По принадлежности к географическим элементам виды распределяются следующим образом:

Географический элемент	Число видов	
	абс.	%
арктический	16	11.3
аркто-альпийский	74	52.1
гиоаркто-монтанный	13	9.2
бореальный	3	2.1
голарктический	6	4.2
мультирегиональный	25	17.6
распространение не выяснено	5	3.5

Основная часть напочвенных лишайников относится к аркто-альпийскому и арктическому элементам. То же самое отмечалось во флоре напочвенных лишайников на м. Челюскин, однако по сравнению с последней в окрестностях бухты Марии Пропчищевой несколько выше доля мультирегионального и гиоаркто-монтанного элементов.

Лишайники не входят в состав доминантов зональных сообществ в исследуемом районе, но видовая насыщенность конкретных биотопов довольно высока. Так, на площади примерно 100 м² на плакорах в ивково-моховых полигонально-пятнистых тундрах обнаружено 52 вида, в массивах байджарахов встречается 50—60 видов, в моховых сообществах на склонах долин ручьев 25 видов, и т. д.

Наиболее часто и в заметном обилии в различных типах тундр встречаются из арктических видов (в систематическом порядке) *Lecidea emetiens*, *L. epiphyaea* и *Ochrolechia gyalectina*; из аркто-альпийских — *Sphaerophorus globosus*, *Psoroma hypnorum*, *Solorina saccata*, *Nephroma expalidum*, *Pannaria pezizoides*, *Lecidea assimilata*, *L. berengeriana*, *Lopadium pezizoideum*, *Toninia lobulata*, *Lecanora epibryon*, *Hypogymnia subobscura*, *Cetraria cucullata*, *C. delisei*, *Dactylina arctica*, *D. ramulosa*, *Parmelia omphalodes*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Bryoria nitidula*, *Cornicularia divergens*, *Stereocaulon alpinum*, *S. rivulorum*, *Cladonia lepidota*, *C. macroceras*, *Thamnolia subuliformis*, *T. vermicularis*, *Ochrolechia frigida*, *O. gonatodes*, *Pertusaria dactylina*, *P. panyrga*, *Caloplaca cinnamomea*, *C. tirolensis*, *Rinodina mniaraea*, *R. turfacea*, *Lepraria arctica*; из гиоаркто-монтанных — *Peltigera aphthosa*, *P. venosa*, *Leptogium tenuissimum*, *Baeomyces carneus*, *Caloplaca stillicidiorum* и *Physconia muscigena*; из голарктических — *Collema tenax*; из бореальных — *Peltigera spuria*; из мультирегиональных — *P. canina*, *P. rufescens*, *Leptogium sinuatum*, *Cetraria islandica*, *Cladonia pocillum*, *C. symphy carpia*.

ЛИТЕРАТУРА

P o e l t J. Classification. — In: The lichens. New York—London, 1973, p. 599—632.

С. И. АНАНЬЕВА, Д. А. КРИВОЛУЦКИЙ, Ю. И. ЧЕРНОВ

ПАНЦИРНЫЕ КЛЕЩИ (ORIBATEI) В ПОДЗОНЕ АРКТИЧЕСКИХ ТУНДР НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ТАЙМЫРА

(Рязанский педагогический институт
и Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва)

Сведения о панцирных клещах Заполярья касаются преимущественно южных субарктических районов и подзоны типичных тундр (Hammer, 1952; Криволицкий, 1966, 1968; Чернов и др., 1971; Ананьева и др., 1973; Bohnsack, 1973), причем, насколько нам известно, только в двух последних работах отражены достаточно обширные стационарные исследования этой группы в тундровой зоне и весьма полно выявлены местные фауны. В арктических тундрах подобных исследований не проводилось.

В июле 1973 г. мы провели серию количественных учетов мелких членистоногих в подзоне арктических тундр на северо-восточном Таймыре — на побережье бухты Марии Пропчищевой. В данной статье анализируются результаты обработки материалов по панцирным клещам из четырех наиболее характерных для исследованного района биотопов (см. таблицу). В этих биотопах выделено несколько структурных элементов с теми или иными особенностями растительности и почвогрунтов. Исследованы наиболее типичные варианты зопальных сообществ и два внезопальных элемента ландшафта.

В каждом выделе взято 10 проб по 5×5 см глубиной 10—15 см (всего 100). Микроартроподы выгонялись в вороночных эклекторах. Сведения о методике учета приведены в статье Ю. И. Чернова и др. в настоящем сборнике.

Первое, что бросается в глаза при анализе полученных материалов (см. таблицу) — очень малое число видов (9). Столь малое видовое разнообразие орибатид не отмечалось в зопальных ландшафтах, за исключением полярных пустынь, где они могут отсутствовать (Матвеева, Чернов, 1976). Даже в крайне засушливых песчаных пустынях видовое разнообразие панцирных клещей в несколько раз больше. Таким образом, этот факт подтверждает положение о пониженных адаптивных возможностях панцирных клещей в условиях тундровой зоны.

Второй очень важный и интересный момент — относительно высокая суммарная плотность панцирных клещей в различных элементах ландшафта арктических тундр. В подзоне типичных тундр на Таймыре численность орибатид в большинстве сообществ порядка 20—50 экз./дм² (Ананьева и др., 1973). В данном районе в большинстве исследованных элементов ландшафта она варьирует от 50 до 150 экз./дм². Сравнительно низкая численность в луговом сообществе, вероятно, объясняется сильным недоучетом клещей в глубинных слоях суглинистой почвы этого биотопа. Эти цифры на первый взгляд опровергают положение о снижении ценопотической роли панцирных клещей в условиях тундровой зоны. Ведь плотность порядка 100 экз./дм² следует признать не столь уж низкой

Видовой состав и численность (эка./дм²) панцирных клещей в подзоне арктических тундр Таймыра (побережье бухты Марии Прончищевой, июль 1973 г.)

Вид	Ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра				Куртинная дракаловая тундра				Типично-ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра	Разногравно-элаковал луговина
	«столой» грунт	лишайниковые подушки	край моховой дернины	центр моховой дернины	«столой» грунт	край дракаловой куртины	центр дракаловой куртины	куртины сиверских		
<i>Liochthonius sellnicki</i> Thor	0	5	9	9	1	36	10	1	2	0
<i>L. evansi</i> Forslund	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Trypochthonius tectorum</i> Berl	0	22	2	2	0	0	0	2	0	2
<i>Hermannia gigantea</i> Sitnikova	0	0	0	1	0	106	18	4	34	0
<i>Fuscozetes fuscipes</i> C. L. Koch	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4
<i>Melanozetes orientalis</i> Shal'dyb.	1	82	51	21	45	0	12	6	20	1
<i>Trichoribates trimaculatus</i> C. L. Koch	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23
<i>Diapterobates variabilis</i> Hammer	3	30	6	5	19	39	36	48	21	0
<i>D. notatus</i> Thorell	0	1	0	18	1	0	0	40	8	0
Всего	4	140	68	57	66	181	76	101	85	26

даже в сравнении с лесными сообществами. Однако с синэкологической точки зрения это явление легко объяснимо. Здесь мы бесспорно сталкиваемся с проявлением общего экологического закона, согласно которому видовое разнообразие сообщества и суммарное обилие находятся в обратной зависимости. Это правило особенно отчетливо проявляется в специфических и экстремных условиях, в которых преобладают одиночные, приспособленные к данным условиям виды, размножающиеся в гораздо больших количествах, чем в многовидовых группировках. Немаловажное значение в этом явлении, очевидно, имеет и то, что в арктических тундрах с их оголенными грунтами и небольшой мощностью разорванной па отдельности моховой дернины поверхность почвы прогревается относительно хорошо, иногда даже лучше, чем в моховых тундрах со сплошной дерниной (Матвеева, Чернов, 1977). Кроме того, на плакорных подзонах арктических тундр можно констатировать некоторое увеличение разнообразия условий в элементах нанорельефа, который играет определяющую роль в распределении клещей. Чередование полос моховой дернины, оголенного грунта, куртин лишайников и подушечных форм растений, трещиноватость и повышенная щебнистость грунта — этот пестрый набор стадий бесспорно положительно сказывается на формировании группировок мелких животных.

Одной из причин относительно высокой плотности панцирных клещей на севере тундровой зоны при бедности видового состава может быть их замедленное развитие. Как известно, эти клещи весьма термофильны и характеризуются относительно длительным онтогенезом. Развитие крупных видов, которые преобладают в арктических тундрах, при 20° обычно продолжается свыше полугода (Lebrun, 1971). В условиях, где среднеиюльские температуры не превышают 5°, они едва ли могут завершить его быстрее, чем за 3 года. При низких температурах возможна также более

длительная жизнь взрослой стадии. Все это может приводить к наложению одного поколения на другое и в конечном счете — к накоплению особей в популяциях. На возможность таких явлений в субарктических условиях указывает Маклин (MacLean, 1975). Относительно высокая плотность панцирных клещей в арктических тундрах — вероятно, результат временного накопления, т. е. следствие не повышения, а, напротив, понижения интенсивности продукционных процессов.

Очень интересен видовой состав панцирных клещей арктической тундры по зоогеографической принадлежности. *Hermannia gigantea*, *Diapterobates variabilis*, *D. notatus* бесспорно относятся к собственно арктическим видам в узком смысле — эварткам в нашем понимании (Чернов, 1978). К ним же, вероятно, должен быть отнесен и *Melanozetes orientalis*, который ранее был известен только с Чукотки. Именно эти виды образуют резко доминирующую по численности группу и наиболее широко распределены по обследованным биотопам. Они дают и наиболее высокие показатели обилия в отдельных биотопах. Столь резкое доминирование собственно арктического комплекса и вообще зонального элемента еще ни разу не отмечалось ни для клещей, ни для другой группы почвенной фауны. Уже в подзоне типичных тундр, где климатические условия не столь суровы, среди клещей и коллембол по числу форм и по численности преобладают широко распространенные полизональные виды. Это определяется особенностями почвы как среды обитания, сглаживающей климатические градиенты, а также характером приспособительной эволюции почвенных животных (Гиляров, 1949; Чернов, 1975).

К широко распространенным транспалеарктическим видам в нашем списке можно отнести *Liochthonius sellnicki*, *L. evansi*, *Fuscozetes fuscipes*, *Trypochthonius tectorum*, *Trichoribates trimaculatus*. Из них 3 вида (*L. evansi*, *F. fuscipes*, *T. trimaculatus*) встречаются каждый в одном биотопе и могут считаться случайными элементами фауны. *L. sellnicki*, *T. tectorum* распределены относительно широко, но и они не дают высокой численности. При этом *L. sellnicki* — мелкий партеногенетически размножающийся вид, распространенный всеветно.

Таким образом, среди панцирных клещей данной подзоны основную ценоцотическую роль играют виды собственно арктической фауны. Следует отметить, что к арктическому комплексу панцирных клещей относятся «хорошие» виды, резко обособленные от ближайших родичей. Учитывая крайне медленные темпы формообразования панцирных клещей, для объяснения этого факта можно предложить две возможные версии: или арктическая фауна имеет более длительную историю, чем это обычно считают палеогеографы, или биоценоцотические условия обитания панцирных клещей в сообществах тундровой зоны настолько своеобразны, что видообразование в этой группе резко убыстряется.

Очень интересным элементом фауны ориватид арктических тундр является представитель сем. *Hermanniiidae* — *Hermannia gigantea*. Это, пожалуй, самый крупный представитель заполярной фауны панцирных клещей. Сем. *Hermanniiidae* в целом характерно для тропиков и субтропиков. В Палеарктике виды этого семейства распространены спорадически. В фауне СССР известно 7 видов рода *Hermannia*. Из них 4 отмечены в субтропических и неморальных сообществах на Дальнем Востоке, Кавказе, в Центральной и Южной Европе. В большей части лесной полосы они не отмечены. Зато 3 вида (*H. gigantea*, *H. scabra* Koch., *H. reticulata* Thor.) известны из заполярных районов, в том числе из таких высокоарктических, как Новая Земля и север Таймыра (Ситникова, 1975). Эти особенности географического распространения данной группы обусловлены какими-то фауногенетическими связями и еще раз показывают неправомотность мнения о том, что почвенные животные мало пригодны для зоогеографических построений вследствие общей тенденции к полизональному распространению.

Своеобразен набор видов орибатид арктической тундры с точки зрения их адаптивных особенностей. Мелкие слабо пигментированные формы представлены всего 2 видами — *L. sellnicki* и *L. evansi*, из которых второй встречен один раз, так что практически группа обитателей мелких почвенных скважин представлена 1 видом. В более южных ландшафтах — лесотундре, тайге, смешанных лесах она обычно представлена 20—50 видами и составляет до 60% числа особей орибатид.

Остальные 7 видов — типичные поверхностные крупные виды с прочным панцирем и сильной пигментацией, что указывает на их обитание на открытых поверхностях.

Как уже отмечалось, эти крупные виды в условиях Субарктики должны развиваться около 3 лет. Столь долгое существование слабо защищенных преимагинальных стадий, казалось бы, возможно лишь при отсутствии достаточно сильного пресса хищников. Только при этом условии они могут занять место в числе важнейших доминантов сообщества. Известно, что, например, хищные клещи очень активно поедают личинок и первых нимф орибатид, не трогая тритонимф и взрослых.

В арктических тундрах сравнительно много потенциальных хищников, способных поедать организмы подобных размеров. Так, здесь предельно высока плотность стафилина *Tachinus arcticus* Motsch, сравнительно много клещей сем. *Bdellidae*, численность гамазовых клещей немногим ниже, чем плотность орибатид. Наиболее вероятной пищей этих хищников в арктических тундрах служат коллемболы, плотность которых здесь очень высока, но не исключено их питание и орибатидами.

Все эти факты говорят о необходимости более углубленного анализа биологии и ценологических отношений орибатид в арктических тундрах, который может вскрыть интереснейшие моменты их экологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Апаньева С. И., Криволицкий Д. А., Черпов Ю. И. Панцирные клещи (*Oribatei*) подзоны типичных тундр Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 148—151.
- Гпляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.—Л., 1949. 277 с.
- Криволицкий Д. А. Панцирные клещи в почвах тундры. — *Pedobiologia*, 1966, 6, 3, с. 277—280.
- Криволицкий Д. А. Зональное распределение панцирных клещей (*Oribatei*) в почвах СССР. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, Отд. бпол., 1968, 73, 5, с. 29—34.
- Матвеева Н. В., Черпов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—312.
- Матвеева Н. В., Черпов Ю. И. Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. I. — Бот. журн., 1977, 62, 7, с. 938—953.
- Ситникова Л. Г. Семейство *Hermannidae*. — В кн.: Определитель обитающих в почве клещей *Sarcoptiformes*. М., 1975, с. 104—111.
- Черпов Ю. И. Геоэкологическая характеристика территории таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 187—200.
- Черпов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Черпов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с.
- Черпов Ю. И., Апаньева С. И., Хаярова Е. П. Комплекс почвообитающих беспозвоночных в пятитысячных тундрах Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 198—211.
- Bohnsack K. K. Distribution of oribatids near Barrow, Alaska. — Proc. 3-rd Intern. congress of acarology. Prague, 1973, p. 71—74.
- Haas M. Investigations on the microfauna of northern Canada. 1. *Oribatidae*. — Acta Arctica (Kobenhavn), 1952, 4, p. 1—160.
- Lebrun Ph. Ecologie et biocénétique de quelques peuplements d'arthropodes éda-phiques. — Institut royal des sciences naturelles de Belgique. Mémoires, 165, 1971. 203 p.
- MacLean S. Ecological adaptations of tundra invertebrates. — In: Physiological adaptation to the environment. New York, 1975, p. 269—300.

С. И. АНАНЬЕВА, Ю. И. ЧЕРНОВ

НОГОХВОСТКИ (COLLEMBOLA) В ПОДЗОНЕ АРКТИЧЕСКИХ ТУНДР НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ТАЙМЫРА

(Рязанский педагогический институт
и Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва)

Ногохвостки, или коллемболы, — доминирующая группа в комплексе мелких членистоногих тундровой зоны. Мы неоднократно подчеркивали, с одной стороны, очень высокий удельный вес этой группы в животном населении тундр, а с другой — ее большие адаптивные возможности в условиях Субарктики (Чернов, 1968, 1978; Чернов и др., 1971; Ананьева, 1971, 1973). Несмотря на существенное уменьшение числа видов этой группы в тундровой зоне, показатели ее биологического прогресса в субарктических районах наиболее ярки. В частности, уровень суммарной численности ногохвосток именно в тундровой зоне достигает максимума. Относительно очень богаты конкретные фауны этой группы в тундрах: при общем обеднении видового состава коллембол в отдельных районах фиксируется столько же видов, сколько в лесных. Это одна из немногих групп наземных животных, сохраняющих высокую плотность и достаточное видовое разнообразие в полярных пустынях (Чернов и др., 1977). Характерная черта отряда коллембол — очень высокая холодостойкость, даже холодолюбивость многих видов. Именно в этом отряде имеется наибольшее количество хионофильных форм.

Эта статья — результат обработки материала количественных учетов мелких членистоногих в арктических тундрах на побережье бухты Марии Прончищевой. Сведения о методике учета приведены в статье Ю. И. Чернова и др. в данном сборнике. Для анализа населения коллембол обработано около 140 проб размером 5×5 см. Результаты количественных учетов на пробных площадях в разных типах сообществ показаны в таблице.

Всего в районе найдено около 30 видов коллембол. Обнаруженные виды относятся к 10 родам 6 семейств: *Onychiuridae* (*Onychiurus*), *Anuridae* (*Anurida*), *Hypogastruridae* (*Hypogastrura*, *Ceratophysella*), *Isotomidae* (*Isotoma*, *Folsomia*, *Vertagopus*, *Tetracanthella*), *Entomobryidae* (*Corynothrix*), *Sminthuridae* (*Sminthurus*). В достаточно детально обследованном районе подзоны типичных тундр Таймыра — в окрестностях пос. Тарей отмечено 62 вида 27 родов и 11 семейств (Ананьева, 1973). С поправкой на меньший объем материала из окрестностей бухты Марии Прончищевой можно считать, что фауна коллембол в арктических тундрах вдвое беднее.

В арктических тундрах выпадает ряд родов и семейств, представленных в южных подзонах характерными и ценотически важными видами. Так, в исследованном районе не отмечены семейства *Neanuridae*, *Brachy-*

Видовой состав и численность коллембол (экз./дм²) в подзоне арктических тундр Таймыра (по бережке бухты Марии Прончицовой, июль 1973 г.)

Вид	Полигонально-пятнистая ивково-моховая тундра				Подгольцально-пятнистая лишайниково-ивково-моховая тундра				Куртинная древадовая тундра			Разнотравно-ивково- разнотравно-злаково- Равно- Равно-
	голый грунт	лишайни- ковые подушки	край моховой перемыч- ки	центр моховой перемыч- ки	лишайни- ковые подушки	край моховой перемыч- ки	центр моховой перемыч- ки	голый грунт	край древядовой куртины	центр древядовой куртины	Разнотравно-ивково- разнотравно-злаково- Равно-	
<i>Oncychiurus</i> spp.	9	38	24	88	14	45	42	88	52	72	193	150
<i>Hypogastrura tullbergi</i> Schäf.	5	0	0	0	23	0	2	0	0	0	45	1
<i>Hypogastrura</i> sp.	0	30	7	0	0	27	0	190	12	4	0	0
<i>Ceratophysella nivalis</i> Mart.	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	3	4
<i>C. arctica</i> Mart.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Anurida</i> spp.	0	0	6	14	0	0	0	0	0	0	0	0.4
<i>Folsomia latmyrica</i> Mart.	0	36	81	185	21	44	170	44	204	57	112	20
<i>F. quadriculata</i> Tullb.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	173	0
<i>F. regularis</i> Hanm.	0	0	8	117	2	28	300	0	0	0	2	0
<i>F. diplophthalma</i> Axels.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	98	0
<i>F. listerti</i> Bagn.	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0
<i>F. sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Isotoma viridis</i> Bourl.	3	15	3	0	0	1	0	6	13	3	0	6
<i>I. violacea</i> Tullb.	0	5	4	8	7	7	0	0	0	0	1	3
<i>I. notabilis</i> Schäf.	0	0	0	0	6	1	0.4	0	0	0	0	0
<i>I. sp.</i>	9	23	40	52	7	6	30	9	4	7	28	29
<i>Verlagopus pallidus</i> Mart.	3	0	0	1	12	9	6	0	0	0	0	0
<i>V. arcticus</i> Mart.	0	24	34	18	187	81	40	2	0	0	5	0
<i>Tetracanthella wahlgreni</i> Linman.	0	0	0	4	0	0	0	127	4	1	3	0
<i>Corynothrix borealis</i> Tullb.	0	8	8	5	7	2	2	3	8	3	3	5
<i>Sminthurus</i> sp.	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0.4

Суммарная численность, включая
популяционные личинки

235

671

195

446

504

727

253

285

490

230

179

31

stomellidae, *Lepidocyrtidae*. В типичных тундрах эти семейства представлены очень характерными видами, связанными со специфическими тундровыми биотопами. Таковы *Morulinia kotzebuensis* Bodv., *Xenyllodes armatus* Axels., *Lepidocyrtus violaceus* Lubb. Существенная особенность состава рассматриваемой фауны коллембол — резкое обеднение высшего семейства *Sminthuridae*. Бесспорно, что сминтуриды находятся здесь на границе своего распространения. В подзоне типичных тундр мы встретили 7 видов 4 родов, а в данном районе — 1 малочисленный вид. В пробах оказались лишь молодые особи. Скорее всего, это космополитный *Sminthurus viridis* L.

Для тундровой фауны коллембол вообще характерна малая представительность продвинутых групп, наиболее успешно освоивших надпочвенные и падоховые ярусы растительности, — *Tomoceridae*, *Entomobryidae*, *Sminthuridae*. В подзоне арктических тундр эта черта усиливается. Здесь обитают лишь единичные малочисленные представители этих семейств. В полярных пустынях они полностью отсутствуют.

В арктических тундрах уменьшается видовое разнообразие семейств *Onychiuridae* и *Anuridae*, включающих типичные почвенные формы, но все же эти группы сохраняют здесь роль важных компонентов ценозов.

Основная часть фауны коллембол данного района относится к семействам *Isotomidae* и *Hypogastruridae*, которые бесспорно наиболее адаптированы к арктическим условиям и составляют вообще самую характерную часть тундрового комплекса этого отряда. На их долю приходится большая часть видов коллембол в полярных пустынях (см. статью Ю. И. Чернова и др. в наст. сборнике). Семейства *Isotomidae* и *Hypogastruridae* составляют 76% местной фауны коллембол. В подзоне типичных тундр на их долю приходится примерно 56%. Бесспорно лидирующее положение занимает сем. *Isotomidae*, представленное 15 видами 4 родов. На фоне общего обеднения видового состава особенно заметно богатство видами родов *Folsomia* и *Isotoma*. Первый представлен 7 видами (это больше, чем в окрестностях Тарей), второй — 5 видами (в подзоне типичных тундр 13 видов). Все это подчеркивает чрезвычайно высокую приспособленность изотомид к арктическим условиям. Среди них много доминантов группировок зональных моховых тундр, а также хионофильных форм, появляющихся в массе весной на снегу и льду, обитателей разнообразных специфических субстратов, в том числе зоогенных — гнезд, выбросов из нор, погрызов леммингов и т. д. Гипогаструриды в нашем материале представлены 5 видами родов *Hypogastrura* и *Ceratophysella*. Совершенно очевидно, что это далеко не все виды семейства в данном районе. Мы не обследовали заболоченные местообитания, для которых характерны многие виды гипогаструрид.

Интересно соотношение зоогеографических элементов в фауне ногохвосток арктических тундр. Как известно, среди мелких почвенных членистоногих преобладают полизональные формы. В южных широтах лишь очень небольшую часть местной фауны можно строго связать с ландшафтами одной зоны. Причины этого — особенности почвы как среды обитания, а также малые размеры этих животных, способствующие их широкому распространению (Чернов, 1975). Поэтому зональные категории в фауне ногохвосток весьма условны. Чаще приходится говорить о «тяготении» вида к той или иной зоне, к тому или иному зональному типу растительности.

Примерно треть видов коллембол, обитающих в подзоне типичных тундр, отчетливо тяготеет в своем распространении к заполярным районам. В исследованном районе арктических тундр таких видов бесспорно не менее 10, с учетом новых, возможно, — 13—15. Наиболее отчетлива приуроченность к арктическим (в широком смысле) районам у *Ceratophysella nivalis*, *C. arctica*, *Folsomia taimyrica*, *F. regularis*, *Vertagopus arcticus*. Такие виды, как *Tetracanthella wahlgreni*, *Corynothrix bo-*

realis, возможно, *Hypogastrura tullbergi*, вероятно, следует отнести к арктоальпийскому комплексу. Для заполярных районов характерны также *Vertagopus pallidus*, *Folsomia litsteri*. Таким образом, более половины данной конкретной фауны коллембол относится к арктическому (в широком смысле) комплексу.

Высокий удельный вес арктических видов среди коллембол данной подзоны особенно подчеркивает характер биотопического распределения. При этом можно использовать два показателя: заселение разнообразных элементов ландшафта и уровень численности.

Во-первых, имеются виды, заселяющие практически все обследованные биотопы и достигающие высокой численности, порядка нескольких десятков и сотен особей на 1 дм². Таковы *Folsomia taimyrica*, *F. regularis*, *Vertagopus arcticus*. Пока еще невозможно установить их более конкретное место в арктической фауне, но бесспорно их тяготение к наиболее высокоширотным районам, включая и полярные пустыни. Скорее всего, это эварты (Чернов, 1978).

Folsomia taimyrica описан Е. Ф. Мартыновой по серии с Западного Таймыра, отмечен также на о-ве Врангеля и м. Челюскин; повсюду это обычный вид. Особенно высока его численность в полярных пустынях. Он входит в группу *diplophthalma—quadrioculata* и в ряде работ, вероятно, смешивался с этими формами. В отличие от *F. diplophthalma* и *F. quadrioculata* этот вид отчетливо тяготеет к собственно тундровым биотопам — пятнистым и мелкобугорковым осоково-моховым сообществам, а также плакорным арктическим тундрам и зональным группировкам полярных пустынь. Разнотравных сообществ с сильно гумусированными почвами избегает. Например на побережье бухты Марии Прончищевой, будучи основным доминантом во всех тундровых биотопах, малочислен в луговых.

F. regularis известен из Гренландии, заполярной Канады, со Шпицбергена, Западного Таймыра, плато Шуторана, о-ва Врангеля (Ананьева, 1973; Мартынова и др., 1973). Очевидно, по высокогорьям проникает далеко на юг, но это требует проверки. Влаголюбивый вид. На Западном Таймыре численность его максимальна в сильно увлажненных местобитаниях. Повсюду в тундровых районах это один из многочисленных видов в зональных сообществах. Самый массовый вид в полярной пустыне м. Челюскин.

Vertagopus arcticus описан с о-ва Врангеля. Отнесение таймырских популяций к этому виду пока условно. Это относится и к материалу с м. Челюскин и из подзоны типичных тундр. Повсюду на Таймыре это один из самых массовых видов коллембол в типичных зональных сообществах — пятнистых, бугорковых, полигональных тундрах, полярных пустынях.

Эти три вида — важнейшие доминанты группировок коллембол арктической тундры. Особенно важно то, что они доминируют в двух основных вариантах зональных полигонально-пятнистых тундр.

Сравнительно высока численность в зональных сообществах и нескольких не идентифицированных до вида форм родов *Onychiurus* и *Isotoma*. Есть все основания предполагать, что среди них окажутся новые виды, также относящиеся к типичным эварткам или геммарткам.

Второй хорошо очерченный биотопический комплекс — виды, заселяющие широкий спектр местообитаний, но с относительно невысокой численностью. Это 6 видов: *Hypogastrura tullbergi*, *Isotoma viridis*, *I. violacea*, *Tetracanthella wahlgreni*, *Corynothrix borealis*, *Vertagopus pallidus*. Среди них выделяется *C. borealis*, встреченный практически во всех обследованных разностях, но повсюду в небольшом количестве — единственный вид сем. *Entomobryidae*, обычный в столь высоких широтах (в подзоне типичных тундр встречается еще *Entomobrya bermani*). *C. borealis* отмечен с арктического побережья и островов от Шпицбергена до о-ва Врангеля (Ананьева, 1973; Мартынова и др., 1973). Известен

также из высокогорий Средней Азии (Мартынова, 1970). Скорее всего, — это аркто-альпийский вид. Судя по имеющимся в литературе сведениям и нашим материалам, он избегает моховых тундр, а более обычен на различных участках с разреженной растительностью и оголенными грунтами, преимущественно щебнистыми и каменистыми (прибрежные галечники, горные тундры, вершины бугров и т. д.). Обращает внимание поразительно равномерное распределение этого вида по микробиотопам в исследованном районе: и на оголенных грунтах, и в моховой дерпине плотность его популяции сохраняется на одном уровне.

Обычен в нашем районе и типичный аркто-альпиец *Tetracanthella wahlgreni*. Этот вид широко распространен по горным системам Европы, в Северной Америке. В подзоне типичных тундр Таймыра в массе обитает на оголенных грунтах пятнистых тундр, режимы которых близки к условиям горных биотопов (Ананьева, 1973). На побережье бухты Марии Пропищевой он в наибольшем количестве обитает на щебнистом грунте, но не встречается на влажных глинистых грунтах.

Hypogastrura tullbergi — широко распространенный североголарктический вид (Hammer, 1953; Анапьева, 1973). Несмотря на обширный ареал, он явно тяготеет к холодным ландшафтам — высокогорьям и Заполярью. В Европе наиболее обычен в горах. Известен из многих пунктов арктического побережья.

Наконец, два вида этой группы — *Isotoma viridis* и *I. violacea* — типичные полизональные трапсалеаркты.

Третья группа — виды, приуроченные к строго определенным местообитаниям, где встречаются в большом количестве. Это *Folsomia quadrioculata* и *F. diplophthalma*, обильные в разнотравных группировках, т. е. в сообществах интразонального характера. Оба вида — типичные трансголаркты с тенденцией к космополитизму. В более южных тундровых районах эти виды гораздо шире распределены по местообитаниям, заселяя как тундровые зональные, так и интразональные разности.

Четвертая группа — виды, встречаемые единичными экземплярами в ограниченном числе местообитаний. Сюда входят известные с о-ва Врангеля *Ceratophysella nivalis* и *C. arctica*, вид с явным распространением *Folsomia litsteri* и космополит — *Isotoma notabilis*.

Таким образом, прострапственное распределение и соотношение численности еще более усиливает впечатление о преобладании собственно арктического элемента в данной конкретной фауне погохвосток. Первостепенную ценотическую роль играют типичные арктические и аркто-альпийские виды. При этом главных доминантов зональных плакорных сообществ предположительно можно отнести к эварктам, т. е. к видам, наиболее характерным именно для данной подзоны. Среди видов с невысокой численностью, но заселяющих широкий спектр местообитаний, также преобладают характерные обитатели пивальных ландшафтов — арктические и аркто-альпийские. Ни один из не арктических видов не достигает в зональных сообществах высокой численности. В типичных тундрах группировки коллембол имеют менее «арктический» облик. Многие полизональные формы встречаются там в зональных сообществах, часто занимая доминирующее положение.

В обследованных тундрах виды, не относящиеся к арктическому комплексу, достигают высокой численности только в интразональных сообществах — разнотравно-кустарничковых и луговых. Кроме *Folsomia quadrioculata* и *F. diplophthalma*, это, вероятно, некоторые *Onychiurus*, которые нам не удалось идентифицировать до вида.

Таким образом, погохвостки в условиях подзоны арктических тундр, несмотря на сильное обеднение видового состава, сохраняют высокий уровень численности и роль первостепенного компонента тундровых сообществ. Преобразование видового состава этой группы в сравнении с южными районами Субарктики состоит прежде всего в высвобождении

комплекса собственно арктических видов. Полизональные формы, столь многочисленные в южных и типичных тундрах, здесь исчезают или резко снижают обилие в основных плакорных сообществах, лишь частично сохраняя позиции доминантов в интразональных группировках.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананьева С. И. Закономерности микробиотического распределения *Collembola* в связи с динамикой растительного покрова в пятнистой тундре Западного Таймыра. — Зоол. журн., 1971, 50, 6, с. 817—824.
- Апаньева С. И. Ногохвостки (*Collembola*) Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 152—165.
- Мартынова Е. Ф. Новые виды коллембол семейства *Isotomidae* (*Collembola*) из Азиатской части СССР. — Зоол. журн., 1969, 48, 9, с. 1342—1348.
- Мартынова Е. Ф. Новые и малоизвестные виды *Isotomidae* и *Entomobryidae* (*Collembola*). — В кн.: Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Новосибирск, 1970, с. 3—16.
- Мартынова Е. Ф., Городков К. Б., Челноков В. Г. Ногохвостки (*Collembola*) острова Врангеля. — Энтомол. обзор., 1973, 52, 1, с. 76—92.
- Чернов Ю. И. Распространение и численность ногохвосток в условиях тундровой зоны. — Там же. 1968, 47, 1, с. 80—85.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с.
- Чернов Ю. И., Апаньева С. И., Хаярова Е. И. Комплекс почвообитающих беспозвоночных в пятнистых тундрах Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 198—211.
- (Чернов Ю. И., Стриганова Б. Р., Апаньева С. И.) Chernov Ju. I., Striganova B. R., Ananieva S. I. Soil fauna in the polar desert at Cape Cheluskin. — Oikos, 1977, 29, p. 175—179.
- Наштер М. Investigations on the microfauna of northern Canada. II. *Collembola*. — Acta Arctica, 1953, 6, p. 1—108.
-

Т. Г. ПОЛОЗОВА

ШИРОТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СООТНОШЕНИЙ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ТАЙМЫРЕ

(Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград)

Настоящая работа основана на анализе материалов исследования автора в 1967—1970 гг. на Таймырском биогеоценологическом стационаре в окрестностях пос. Тарей в подзоне типичных тундр (Шолозова, 1978), а также гербарных образцов, флористических списков и геоботанических описаний, сделанных в подзоне арктических тундр (бухта Марии Прончищевой) и полярных пустынь (м. Челюскин) и любезно предоставленных в наше распоряжение Н. В. Матвеевой и И. П. Сафроновой. Задача наша облегчалась тем, что широтные изменения флористического состава от подзоны типичных тундр к подзоне арктических тундр, а затем полярных пустынь заключается главным образом в уменьшении числа видов. В бухте Марии Прончищевой зарегистрировано лишь 6 видов, а в районе м. Челюскин — 4 вида, не встреченных в окрестностях пос. Тарей. О принадлежности этих 10 видов к соответствующим жизненным формам мы судим на основании знакомства с гербарными образцами, а также отчасти с живыми растениями в других пунктах Арктики (о-в Диксон, м. Лескин на Гыданском полуострове). Что же касается видов, общих для всех трех пунктов, задача затрудняется, поскольку в высокоарктических районах почти все они изменяют свой габитус, поэтому мы провели лишь самый грубый и предварительный количественный учет разнообразия жизненных форм. Всего было учтено 232 вида из района Тарей, 93 вида из района бухты Марии Прончищевой и 48 видов из района м. Челюскин, т. е. три видовых списка полностью (конкретные флоры) за исключением единичных редких видов.

В составе жизненных форм подзоны арктических тундр и полярных пустынь отсутствуют кустарники (табл. 1). Кустарнички в этих подзонах представлены в том же разнообразии типов и в том же относительном обилии, что и в подзоне типичных тундр, однако абсолютное число видов в каждой из групп уменьшается до 1. Травянистые поликарпники во всех трех флорах составляют около 90% общего числа видов, причем в районе бухты Марии Прончищевой они представлены теми же жизненными формами, что и в Тарее, а на м. Челюскин состав их несколько обеднен: совершенно отсутствуют корнеотпрысковые, подземно-ползучие, корневищно-клубневые и луковичные растения. Никаких специфических жизненных форм, которые бы не были представлены в подзоне типичных тундр, в арктических тундрах и полярных пустынях не встречено.

С продвижением с юга на север происходят следующие изменения адаптивных форм как отдельных видов, так и целых групп биоморф.

Т а б л и ц а 1

Процентное содержание жизненных форм в конкретных флорах различных подзон на Таймыре¹

Жизненная форма	Подзона типичных тундр (Тарей)	Подзона арктических тундр (бухта Марии Прончищевой)	Зона полярных пустынь (м. Челюскин)
Кустарники	1.7 (4)	—	—
Кустарнички	5.6 (13)	4.4 (4)	6.3 (3)
в том числе:			
простратные стержнекорневые	2.6 (6)	2.2 (2)	2.1 (1)
гемипростратные аэроксильные	1.3 (3)	1.1 (1)	2.1 (1)
прямостоячие геоксильные	1.7 (4)	1.1 (1)	2.1 (1)
Травянистые поликарпички	89.6 (208)	93.4 (87)	89.4 (43)
в том числе:			
стержнекорневые	31.8 (74)	37.5 (35)	39.4 (19)
из них:			
с ортотропными побегами	16.4 (38)	21.4 (20)	16.6 (8)
подушковидные	6.0 (14)	5.4 (5)	16.6 (8)
стелющиеся	6.0 (14)	6.4 (6)	4.2 (2)
корнеотпрысковые	1.7 (4)	1.1 (1)	—
длиннокорневищно-стержнекорневые	1.7 (4)	3.2 (3)	2.1 (1)
длиннокорневищные	25.8 (60)	22.6 (21)	10.4 (5)
падение-ползучие	3.9 (9)	3.2 (3)	—
столонобразующие	1.3 (3)	2.2 (2)	4.2 (2)
короткорневищные	18.6 (43)	20.4 (19)	29.2 (14)
из них:			
рыхлодерновишные	6.5 (15)	3.2 (3)	14.6 (7)
кистекопные	11.2 (26)	16.1 (15)	14.6 (7)
корневищно-клубневые	0.9 (2)	1.1 (1)	—
плотнодерновишные	7.3 (17)	6.4 (6)	6.2 (3)
луковичные	0.9 (2)	1.1 (1)	—
Травянистые монокарпички	3.0 (7)	2.2 (2)	4.2 (2)
в том числе:			
многолетние	2.1 (5)	2.2 (2)	4.2 (2)
однолетние	0.9 (2)	—	—

¹ В скобках указано число видов.

1. Уменьшаются общие размеры растений, в первую очередь стеблей, листьев, что связано, вероятно, с угнетением роста вследствие низких температур. Иногда наблюдается уменьшение числа листьев на цветоносе. Так, у *Saxifraga hirculus* в Тарее на цветоносе имеется 7—8 листьев, в бухте Марии Прончищевой — 4—5; у *Myosotis asiatica* — соответственно 8 и 6. У ряда растений на цветоносном стебле вытягиваются только 1—2 самых нижних междоузлия.

2. Усиливается ветвление, что связано, по-видимому, с угнетением роста. Следствие этого — дернистый или подушковидный облик. В образовании подушек и дернинок немаловажную роль играет низкая скорость разложения отмерших частей растений. Базальные части корневищ скрепляют дернинку, а остатки листьев заполняют пространство между густо стоящими побегами. Поэтому поверхность покрытия основаниями некоторых растений часто больше, чем у этих же видов в подзоне типичных тундр. Это наблюдается, например, у ряда ояк (*Luzula nivalis*, *L. confusa*) и камеломок (*Saxifraga cernua*, *S. hyperborea*, *S. hirculus*). Так, у *S. cernua* и *S. hyperborea* в типичной тундре у каждой особи развивается 1—3 генеративных побега, а в арктической тундре — несколько десятков.

3. У ряда шпалерных и разрастающихся в горизонтальном направлении пад и под поверхностью почвы растений плагнотропный рост в арктических тундрах и полярных пустынях сменяется ортотропным. Это увеличивает компактность особи. Это второй путь образования подуш-

ковидных и дерпистых форм. Таким путем образуются подушки у *Draba subcapitata*, *D. oblongata*, *Minuartia macrocarpa*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. serpyllifolia*, *Stellaria edwardsii*. *Poa arctica* из длиннокорневищного становится рыхлокустовым, *P. alpigena* из длиннокорневищного — рыхлодерновинным. Эти изменения формы роста в значительной степени связаны с неразвитостью мохового покрова и господством голых грунтов в районе бухты Марии Прончищевой и м. Челюскин. С этим связано и полное отсутствие надземно-ползучих растений на м. Челюскин, так как большинству из них необходим моховой покров как субстрат для укоренения и частичной защиты побегов.

Большинство травянистых поликарпиков имеет побеги, относящиеся к типу розеточных или полурозеточных. Их основная ассимилирующая поверхность контактирует с поверхностью почвы. Доля розеткообразующих растений среди поликарпиков возрастает с 78% в подзоне типичных тундр до 86% в подзоне арктических тундр и 87% в зоне полярных пустынь. Доля растений с безрозеточными побегами соответственно уменьшается с 22% до 14 и 12%. Среди безрозеточных растений в подзоне типичных тундр 6% имеют ортотропные побеги (ассимилирующие органы приподняты над поверхностью почвы), в подзоне арктических тундр такие растения среди травянистых поликарпиков составляют 4%, а в зоне полярных пустынь они отсутствуют.

От типичных тундр до полярных пустынь наблюдается увеличение доли стержнекорневых растений во флоре: в типичных тундрах их 32%, в полярных пустынях — 40%. Изменяется и их качественный состав: в окрестностях Тарее корнеотпрысковые представлены 4 видами, в бухте Марии Прончищевой — 1 видом, а на м. Челюскин нет ни одного вида из этой группы. Зато в полярных пустынях увеличилась доля подушковидных растений среди стержнекорневых (с 6 до 16.6%) и уменьшилась доля стелющихся (шпалерных) стержнекорневых с 6 до 4% (здесь их всего 2 вида, а в Тарее 14).

Сходно изменяется группа короткокорневищных травянистых поликарпиков. Их доля в спектрах биоморф увеличивается с 18.5% в Тарее до 29% на м. Челюскин. Это происходит в основном за счет перестройки некоторых длиннокорневищных злаков в рыхлодерновинные (*Poa arctica*, *P. alpigena* var. *colpodea*).

Наиболее характерная тенденция — уменьшение доли длиннокорневищных растений в незначительной степени в подзоне арктических тундр и очень значительное в полярных пустынях (с 26% во флоре Тарее до 23% во флоре бухты Марии Прончищевой и до 10% во флоре м. Челюскин). Эти изменения связаны с коренной перестройкой структуры растительного покрова, с уменьшением его сомкнутости, с уменьшением (бухта Марии Прончищевой) и полным прекращением доминирования любой группы растений, в том числе и мхов (м. Челюскин).

В растительном покрове типичных тундр абсолютно доминируют мхи. Из сосудистых растений зарегистрировано 24 доминирующих вида (покрытие 5% и выше), из них 15 — травянистые поликарпики, 9 — кустарнички и кустарники. Большинство доминирующих растений в своей биологии тесно связано с моховым покровом. Из 15 видов трав лишь 2 вида не принадлежат к длиннокорневищным (*Eriophorum vaginatum* и *Oxytropis nigrescens*). Остальные — длиннокорневищные, с поверхностным размещением корней в самом моховом покрове или торфянистом горизонте (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Pyrola grandiflora*, *Eriophorum medium*, *E. angustifolium*, *Hierochloë pauciflora*, *Dupontia fisheri*, *Carex chordorrhiza*, *C. stans*, *Astragalus umbellatus*, *A. subpolaris*); лишь 3 вида длиннокорневищных тяготеют к минеральным субстратам (*Arctophila fulva*, *Equisetum arvense*, *Eriophorum scheuchzeri*).

Длиннокорневищные доминанты характеризуются пространственной подвижностью, интенсивным вегетативным размножением и отмиранием

корневищ. Каждая особь в силу подвижности, рассеянного ветвления, быстрого отмирания базальных частей корневища не может долго удерживаться на занятой площади, зато не препятствует проникновению других особей; таким образом создается значительная плотность популяции одного или нескольких видов корневищных растений. Поскольку в моховых тундрах интенсивно парастает торфянистый горизонт и уровень поверхности мохового покрова постоянно меняется, вегетативная подвижность длиннокорневищных растений дает определенное преимущество этой группе жизненных форм перед другими в подзоне типичных тундр. Аналогично ведут себя гипогейнокорневищные кустарнички (*Salix polaris*, *Vaccinium vitis-idaea*).

Особую группу представляют доминанты из группы стелющихся кустарников и кустарничков со вторично погруженными в моховой покров и торфянистый горизонт ветвями (*Salix reptans*, *S. lanata*, *S. pulchra*, *Betula nana*, *Cassiope tetragona*). Их скелетные оси, достигающие больших размеров, приподнимаются над поверхностью на высоту, соответствующую мощности снегового покрова; растущие верхушки осей укрыты снегом, а гораздо более мощные основания их надежно спрятаны в моховой покров. Важные особенности биологии этих растений — постепенное отмирание оснований осей, интенсивное придаточное укоренение вповь погружающихся верхних участков осей и способность к вегетативному размножению. В самых общих чертах они напоминают длиннокорневищные травянистые поликарпики.

В подзоне арктических тундр число доминирующих видов из цветковых сокращается до 9, при этом доминантов из кустарников нет совершенно, а из богатого пабора кустарничков — доминантов подзоны типичных тундр — здесь осталась лишь 2 (*Salix polaris* и *Dryas punctata*). Из длиннокорневищных растений доминантами можно назвать 4 вида: *Alopecurus alpinus*, *Dupontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex stans*, причем первые два приурочены главным образом к минеральным субстратам, а остальные обитают еще и на торфах. Таким образом, параллельно с уменьшением доминирующей роли мхов (Матвеева, Чернов, 1977) сильно сокращается по сравнению с подзоной типичных тундр число доминирующих видов цветковых растений, главным образом за счет длиннокорневищных трав и кустарничков.

Плакорный дирадово-осоково-моховой тип тундры в подзоне типичных тундр (табл. 2) характеризуется высоким и примерно равным участием стержнекорневых и длиннокорневищных видов (26% и тех, и других), на втором месте — короткорневищные травянистые поликарпики и кустарнички (по 18%). Ивово-моховая и липайниково-ивково-моховая тундры, распространенные на водоразделах в районе бухты Марии Прончищевой, характеризуются другим соотношением основных жизненных форм. Участие кустарничков составляет 5.6%, доля стержнекорневых травянистых поликарпиков превышает долю всех остальных трав в составе данного сообщества (42.8%) и превышает долю стержнекорневых трав во всей флоре. Короткорневищные в данном сообществе занимают второе место после стержнекорневых — 31.4%. Длиннокорневищные поликарпики составляют всего 8.6%, т. е. участие их несколько ниже, чем даже во всей флоре в целом.

Итак, наибольшим видовым разнообразием в зональном типе сообществ подзоны арктических тундр характеризуются стержнекорневые и короткорневищные травянистые поликарпики. Большая доля стержнекорневых растений весьма характерна для слабо задерненных мхами группов. Здесь растения имеют хорошую опору для закоркивания корнями, при этом почки возобновления либо прижимаются к субстрату, либо слегка втягиваются в него. Открытый грунт из-за отсутствия теплоизолирующей моховой подупки лучше прогревается и протаивает. Большинство стержнекорневых растений бухты Марии Прончищевой, за исключением *No-*

Т а б л и ц а 2

Процентное содержание различных жизненных форм в сообществах плакоров и южных склонов

Жизненная форма	Типичные тундры (Тарей)		Арктические тундры (бухта Марии Прончищевой)		Полярные пустыни (м. Челюс- кин)
	пойлово-осоко- во-моховая бу- горковая тундра (подраздел)	разнотравно- дрывловая тунд- ра (южный склон)	ивково-моховая политондально- пегмистая тундра (полю- сраздел)	разнотравно- злаковая луго- вина (южный склон)	линяйново- моховая куртин- но-полуничная тундровая (подраздел)
Кустарники	5.3 (2)	2.1 (1)	—	—	—
Кустарнички	18.4 (7)	8.3 (4)	5.6 (2)	3.3 (1)	—
в том числе:					
простратные стержнекорневые . .	7.9 (3)	6.2 (3)	2.8 (1)	—	—
гемипростратные аэроксилльные	2.6 (1)	2.1 (1)	—	—	—
прямостоячие геоксилльные	7.9 (3)	—	2.8 (1)	3.3 (1)	—
Травянистые поликарпики	76.2 (29)	89.7 (43)	91.3 (32)	93.2 (28)	100 (15)
в том числе:					
стержнекорневые	26.3 (10)	41.8 (20)	42.8 (15)	43.3 (13)	60 (9)
из них:					
с прямостоячими побегами	10.5 (4)	27.1 (13)	25.7 (9)	30.0 (9)	20 (3)
подушковидные	5.3 (2)	4.2 (2)	5.7 (2)	10.3 (3)	40 (6)
стелющиеся	7.9 (3)	4.2 (2)	8.6 (3)	—	—
корнотпрысковые	2.6 (1)	4.2 (2)	—	—	—
длиннокорневищно-стержнекор- невые	—	2.1 (1)	2.8 (1)	3.3 (1)	—
длиннокорневищные	26.3 (10)	20.8 (10)	8.6 (3)	10.0 (3)	6.7 (1)
надземно-ползучие	—	—	—	—	—
столонообразующие	2.6 (1)	2.1 (1)	5.7 (2)	3.3 (1)	—
короткорневищные	18.4 (7)	18.7 (9)	31.4 (11)	36.6 (11)	20 (3)
из них:					
рыхлодерновишые	2.6 (1)	6.2 (3)	14.3 (5)	20.0 (6)	—
кистекопьевые	13.2 (5)	10.4 (5)	17.1 (6)	13.3 (4)	20 (3)
корневищно-клубневые	2.6 (1)	2.1 (1)	—	3.3 (1)	—
плотнoderновинные	2.6 (1)	4.2 (2)	2.8 (1)	—	13.3 (2)
луковичные	—	2.1 (1)	—	—	—
Травянистые мошкарпики	—	—	2.8 (1)	3.3 (1)	—
в том числе:					
многолетние	—	—	2.8 (1)	3.3 (1)	—
однолетние	—	—	—	—	—

vosieversia glacialis, — карлики с неглубоким (от нескольких до 20 см) проникновением корневой системы, приуроченной к наиболее прогреваемым слоям грунта. Интересно, что в районе пос. Тарей стержнекорневые растения также нередко поселяются на голом грунте пятен в пятнистых тундрах (*Silene paucifolia*, *Cerastium byalinickii*, *Gastrolychnis apetala*, *Sagina intermedia*, *Minuartia rubella*, *M. arctica*).

Спектр жизненных форм разнотравно-злаковой луговины на склоне южной экспозиции в подзоне арктических тундр в основных чертах совпадает с только что рассмотренным спектром плакорных сообществ той же подзоны. Матвеева и Чернов (1977) приводят данные о сходстве термического и мерзлотного режимов в почвогрунтах плакоров и склонов разной экспозиции. Это сходство они объясняют уменьшением влияния на среду мохового покрова. При общей суровости климата грунты все же достаточногреваются с поверхности на глубину корнеобитаемого слоя, но это прогревание более или менее одинаково в различных экологических условиях. Разница в спектрах биоморф зональных сообществ и сообществ южных склонов в подзоне типичных тундр проявляется значительно сильнее (табл. 2), чем в подзоне арктических тундр. Это выражается в сильном

увеличении роли стержнекорневых, уменьшении роли длиннокорневищных поликарпиков, а также кустарпиков и кустарничков в разнотравно-дриадовой тундре южного склона по сравнению с зональной дриадово-осоково-моховой бугорковой тундрой.

Рассмотрим, какие жизненные формы растений встречаются в растительном покрове на водоразделах в зоне полярных пустынь (м. Челюскин). Матвеева и Чернов (1976) приводят всего 15 видов цветковых для этого типа местообитаний (*Phippsia algida*, *Deschampsia borealis*, *Alopecurus alpinus*, *Cerastium regelii*, *Stellaria edwardsii*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. cernua*, *S. foliolosa*, *Draba subcapitata*, *D. oblongata*, *Papaver polare*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga caespitosa*, *S. rivularis*, *Eritrichium villosum*). Из перечисленных видов 6 принадлежат к подушковидным стержнекорневым травянистым поликарпикам (*Cerastium regelii*, *Stellaria edwardsii*, *Saxifraga caespitosa*, *S. oppositifolia*, *Draba subcapitata*, *Eritrichium villosum*), 2 — к плотнодерновинным (*Phippsia algida*, *Deschampsia borealis*), 1 — к длиннокорневищным (*Alopecurus alpinus*), 3 — к дернистым кистекопневым (*Saxifraga cernua*, *S. rivularis*, *S. foliolosa*), 3 — к стержнекорневым многоглавым травянистым поликарпикам (*Draba oblongata*, *Cardamine bellidifolia*, *Papaver polare*).

Таким образом, господствующей группой являются стержнекорневые подушки, которые вместе со стержнекорневыми многоглавыми многолетниками имеют наибольшее видовое представительство (60% видов), короткокорневищные представлены 13% видов, а доля их участия сократилась в 2.5 раза по сравнению с подзоной арктических тундр.

ЛИТЕРАТУРА

- Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 7—49.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—312.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. I. — Бот. журн., 1977, 62, 7, с. 938—953.
- Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978, с. 114—143.
- Полозова Т. Г., Тихомиров Б. А. Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Нясны близ устья Тарен, Западный Таймыр). — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1974, с. 161—184.
- Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. М.—Л., 1963. 149 с.

О. М. П А Р И Н К И Н А

ПРОДУКТИВНОСТЬ МИКРОФЛОРЫ ПОЧВ ТАЙМЫРА КАК КРИТЕРИЙ ИХ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ

(Центральный музей почвоведения имени В. В. Докучаева, Ленинград)

Среди разнообразных критериев определения биологической активности почв продуктивность микробных сообществ можно считать одним из наиболее существенных, ибо энергия биохимических процессов в значительной мере связана со скоростью размножения микроорганизмов. Отсутствие прямых методов определения продукции бактерий заставляет идти по пути приблизительного расчета этого показателя на основании косвенных данных, получаемых при ежедневном количественном учете численности бактерий методом прямого счета.

В природных условиях количество бактерий регулируется множеством факторов, степень влияния которых учесть не представляется возможным, а существующие методы учета и измерения бактериальных клеток далеко не совершенны. Поэтому данные о размерах микробной биомассы и рассчитанные на их основании показатели скорости размножения бактерий в природных условиях следует считать приблизительными. Однако они вполне пригодны для сравнительных характеристик.

В течение нескольких лет мы проводили исследования продуктивности микрофлоры почв в типичных и арктических тундрах, а также в полярных пустынях Таймыра. Это позволило проследить влияние экологических и географических факторов на продуктивность микробных сообществ. В результате ежедневных наблюдений на протяжении месяца летнего периода (середина июля—середина августа) обнаружены кратковременные колебания численности бактерий (Паринкина, 1972а, 1972б, 1973, 1974). Такого рода явление было впервые отмечено и достоверность его математически доказана еще в 20-х годах нашего столетия на Ротамстедской опытной станции (Cutler et al., 1922) и впоследствии подтверждалась рядом других исследователей (Thornton, Gray, 1930; Thornton, Taylor, 1935; Taylor, 1936; Худяков, 1958).

Пространственная неоднородность почвы и связанная с ней очаговость развития микроорганизмов всегда могли быть источниками ошибочных заключений при подобного рода исследованиях. Для того чтобы достоверность полученных результатов не вызывала сомнений, математический контроль данных был объектом пристального внимания.

Преодоление пространственной неоднородности в распределении микроорганизмов достигалось как тщательным выбором участка проведения опыта, так и анализом нескольких повторных смешанных образцов почв.

Преимущественное влияние на изменение количества бактерий фактора времени можно видеть из таблицы.

На протяжении ряда лет в разных почвах Таймыра мы наблюдали достоверные колебания численности бактерий во времени. На основании

Влияние факторов пространства и времени на численность бактерий
в почвах Таймыра

Место наблюдений	Сила влияния, %		Коэффициент вариации, %	
	фактор пространства	фактор времени	пространственные различия	временные различия
Типичные тундры				
Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра: голый грунт пятна, 0—3 см	7.4	92.6	39.5	83.4
то же под моховой дерниной, 5—10 см	1.3	98.7	12.2	160.2
Разнотравно-дриадовая луговина, 2—12 см	3.6	96.4	42.0	80.0
Полигональное болото, мочажила, 1—10 см	2.5	97.5	12.6	139.8
	32.9	67.1	12.8	37.8
Арктические тундры				
Ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра, голый грунт пятна, 0—2 см	9.1	90.9	20.1	147.8
Полярные пустыни				
Лишайниково-аулакомниевая полигональная группировка тундрового типа, голый грунт полигона, 0—2 см	17.7	82.3	16.3	42.3
Мохово-лишайниковая щебнистая мелкоземная пустыня, голый грунт полигона, 0—2 см	26.3	73.7	21.3	71.0

этих данных был рассчитан размер месячной продукции бактериальной массы (Паринкина, 1972а, 1973).

Составляя данные по размеру бактериальной продукции с другими показателями микробиологической активности в почвах (дыхание почвы, протейлитическая активность, интенсивность разложения клетчатки и растительного опада, характер микробного пейзажа), мы пришли к выводу о возможности использования показателя размера бактериальной продукции как критерия биологической активности почвы (Паринкина, 1972б).

Среди тундровых местообитаний максимальные величины бактериальной продукции (2.7% от веса почвы) и интенсивности возобновления микробной массы отмечены в корке пятна дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры (рис. 1). Экологические условия этого биотопа благоприятны для интенсивного развития микроорганизмов. Здесь наблюдаются достаточный дренаж, хорошее прогревание почвы, рН близок к нейтральному, много синезеленых водорослей, являющихся источником энергетических ресурсов для микроорганизмов, максимальная для тундровых местообитаний заселенность беспозвоночными.

Значительный размер бактериальной продукции (1.8% от веса почвы) и высокая интенсивность возобновления микроорганизмов характерны для почв разнотравно-дриадовых сообществ на крутых южных склонах по берегам Пясины. Глубоко протаивающая почва (до 150 см), обилие солпечной радиации, разнообразная растительность, сравнительно богатые группировки беспозвоночных — все это создает благоприятные экологические условия для развития микроорганизмов.

Значительно меньшие размеры бактериальной продукции (0.2%) и интенсивности возобновления микробной массы характерны для покрытых моховой дерниной почв в тундрах на водоразделах. Высокие теплоизолирующие свойства мха, способствующие малому протаиванию почвы и большему ее увлажнению при достаточно низких температурах, бедность почвы питательными элементами неблагоприятно отражаются на развитии микроорганизмов.

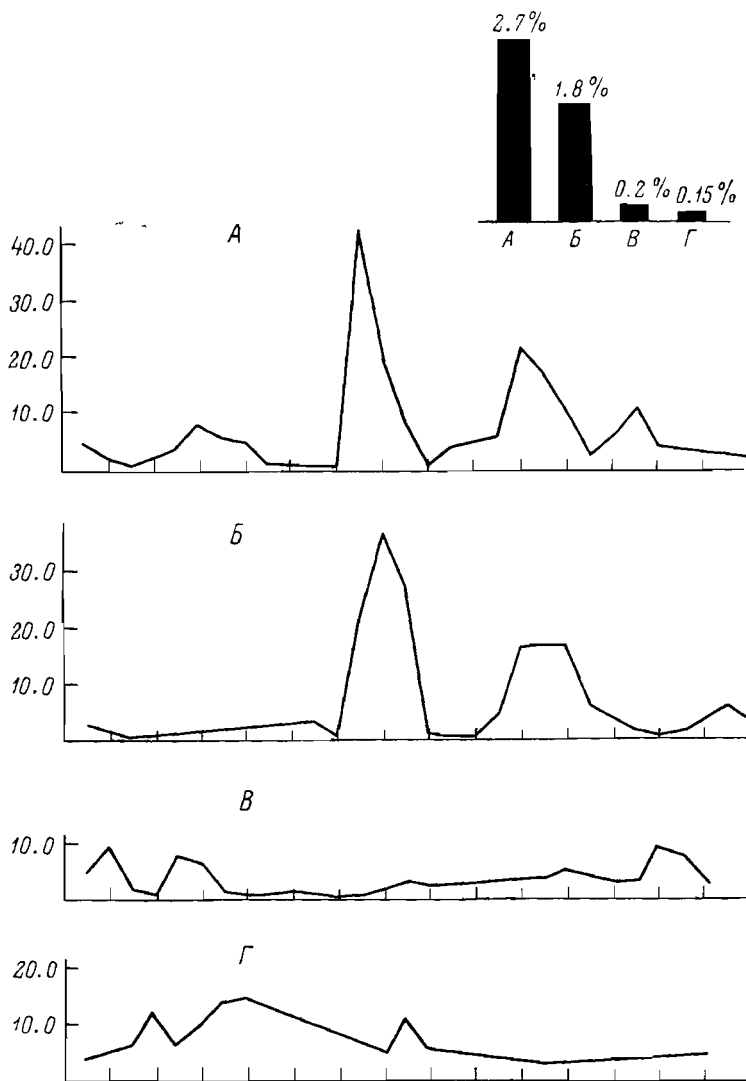


Рис. 1. Динамика численности (кривые) и размер месячной продукции (столбики) бактерий в почвах типичных тундр Западного Таймыра.

А — корка пятна дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры; Б — гор. А₀А₁ разнотравно-дриадовой луговины на южном склоне; В — гор. А₀А₁ основной поверхности дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры; Г — гор. А₁ мочажины полигонального болота.

По оси абсцисс — дни наблюдений, по оси ординат — млрд клеток в 1 г почвы.

Еще ниже продукция бактерий полигональных болот (0.15%), в отдельные годы полностью затопленных, с недостаточной аэрацией, значительным торфонакоплением и инертностью микробиологических процессов.

Таким образом, экологические различия местообитаний в подзоне типичных тундр достаточно четко отражаются в размере бактериальной продукции, определяемой интенсивностью развития микрофлоры.

В более суровых климатических условиях подзоны арктических тундр и зоны полярных пустынь наблюдается резкое сокращение размеров бактериальной продукции (рис. 2). Максимальные размеры бактериальной продукции в почвах арктических тундр находятся на уровне ее минимальных значений в почвах подзоны типичной тундры (0.1—0.2%). В зоне полярных пустынь бактериальная продукция в почве еще ниже и составляет лишь несколько сотых процента от веса почвы.

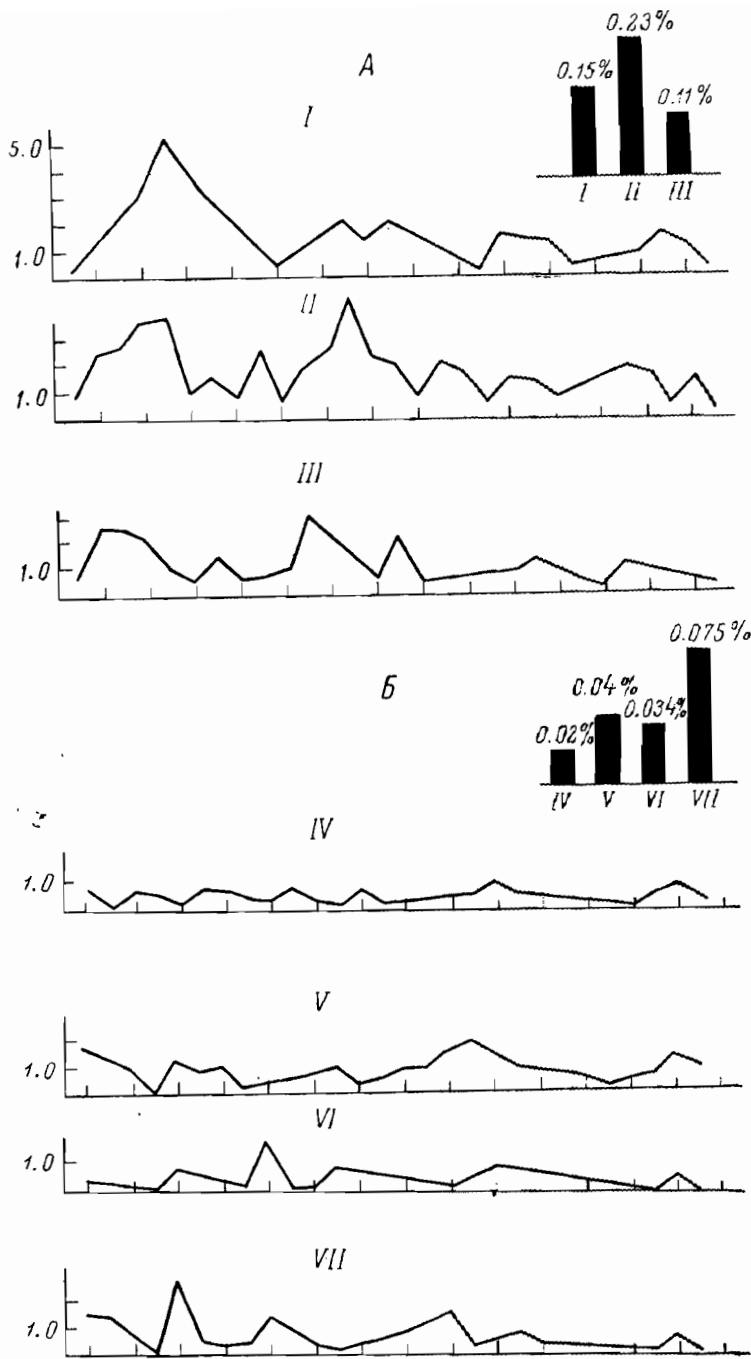


Рис. 2. Динамика численности и размер месячной продукции бактерий в почвах арктических тундр (А) и полярных пустынь (Б).

I—III — различные почвы арктических тундр (бухта Марии Пролетарской); IV—VII — то же полярных пустынь (м. Челюскин).

Остальные обозначения как на рис. 1.

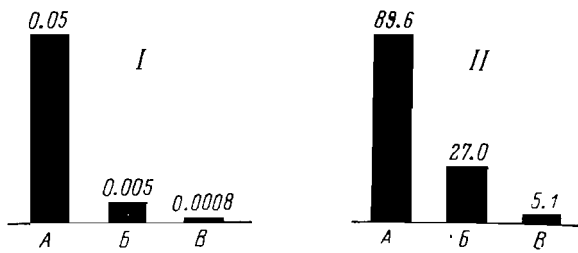


Рис. 3. Сравнение продуктивности бактерий и надземной части цветковых растений. I — месячная продукция бактерий (г/1 г почвы); II — годичный прирост надземной массы цветковых (г/1 м²). А — типичные моховые тундры; Б — арктические тундры; В — полярные пустыни.

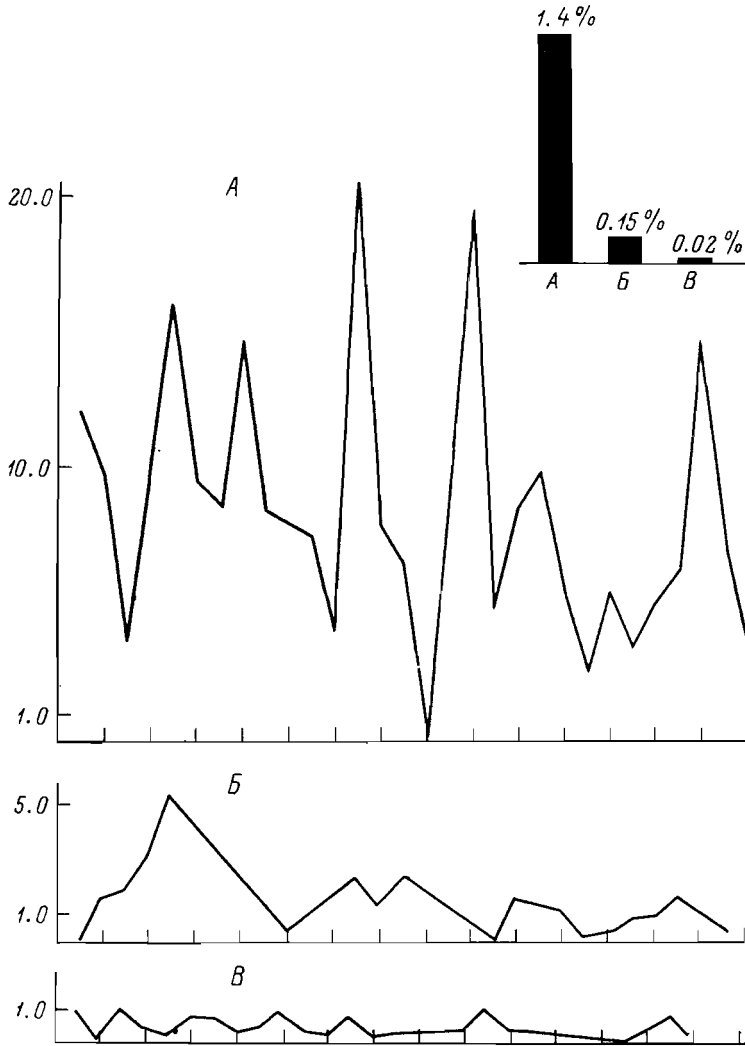


Рис. 4. Сопоставление динамики численности и размера месячной продукции бактерий в различных почвах Таймыра.

Обозначения как на рис. 3.

Аналогично меняется годичный прирост зеленой массы растений (Ходачек, 1969; Матвеева и др., 1975; Матвеева, Чернов, 1976) (рис. 3).

В суровых условиях арктических тундр и особенно полярных пустынь доля ветоши (отмерших, но не опавших частей растений) в общей растительной массе значительно возрастает. Если в типичных тундрах она составляет 18% в общей биомассе надземных частей растений, то в арктических тундрах она возрастает до 90%, а в полярных пустынях равна 430% годичного прироста. Вероятно, это явление не связано исключительно лишь со снижением микробиологической активности. Несомненно защитная функция ветоши по отношению к молодым побегам в суровых условиях Заполярья. Но очевидно, что осуществление этой функции возможно лишь на фоне крайне вяло текущих процессов разложения.

В суровых климатических условиях арктических тундр и полярных пустынь Таймыра экологические различия уже не оказывают существенного влияния на размер продукции бактерий. Если в подзоне типичных тундр максимальные различия бактериальной продукции в 18 раз превышают ее минимальные величины, то аналогичный показатель в подзоне арктических тундр равен 2, а в зоне полярных пустынь — 3. Под воздействием экстремных условий среды в целом и значительном сокращении энергетических ресурсов сильно попирается общий уровень биологической активности почв и постепенно стираются различия в продуктивности микрофлоры разных мест обитания.

Резкое нарастание суровости климата, особенно проявляющееся в летний период, в арктических тундрах и полярных пустынях ведет к значительному падению уровня биологической активности почв, превышающему размеры изменений бактериальной продукции в пределах одной подзоны. Так, если продукция бактерий в почве корки пятна типичных тундр в 18 раз превышает микробную продукцию почвы полигонального болота той же подзоны, то при сравнении с аналогичным показателем почвы полигона зоны полярных пустынь эта разница возрастает до 70—130 раз (рис. 4). Это демонстрирует исключительно сильное влияние географического фактора, значительно превосходящее в экстремных условиях среды влияние экологической обстановки.

ЛИТЕРАТУРА

- (Матвеева Н. В., Париккина О. М., Чернов Ю. И.) Matveeva N. V., Parinkina O. M., Chernov Yu. I. Maria Pronchishcheva Bay. — In: Structure and functions of tundra ecosystems. Ecol. Bull., Stockholm, 1975, 20, p. 61—72.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—312.
- Париккина О. М. К вопросу о продуктивности микробных сообществ в некоторых почвах Западного Таймыра. — В кн.: Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л., 1972а, с. 95—104.
- Париккина О. М. Биологическая активность почв Западного Таймыра. — В кн.: География, генезис и плодородие почв. Л., 1972б, с. 258—270.
- Париккина О. М. Бактериальная продуктивность тундровых почв. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 58—76.
- (Париккина О. М.) Parinkina O. M. Bacterial production in tundra soils. — In: Soils organisms and decomposition in tundra. Stockholm, 1974, p. 65—77.
- Ходачек Е. А. Растительная масса тундровых фитоценозов Западного Таймыра. — Бот. журн., 1969, 54, 7, с. 1059—1073.
- Худяков Я. П. Периодичность микробиологических процессов в почве. — Тр. Ин-та микробиологии АН СССР, 1958, 5, с. 150—160.
- Cutler D. W., Crump L. M., Sandon H. A. Quantitative investigation of the bacteria and protozoa population of soil with an account of the protozoan fauna. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 1922, 211, p. 317—350.
- Taylor C. B. Short-period fluctuations in the numbers of bacterial cells in soil. — Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 1936, 119, p. 814.
- Thornton H. G., Gray P. H. The fluctuations of bacterial numbers and nitrate content of field soils. — Ibid., 1930, 106, p. 399—417.
- Thornton H. G., Taylor C. B. Short-period fluctuations of bacterial numbers in soil. — Transact. Third Intern. Congr. of Soil Sci. London, 1935, 1, p. 175—179.

Ю. И. ЧЕРНОВ, Н. В. МАТВЕЕВА

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗОНАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СООБЩЕСТВ НА ТАЙМЫРЕ

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва и Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград)

П-ов Таймыр — единственное на земном шаре место, где на значительной материковой территории развиты все три подзоны тундр, а также полярные пустыни, представленные в остальных районах лишь на островах. Поэтому зональное деление Таймыра в большей степени, чем каких-либо других районов, должно соответствовать общим принципам типологии тундровой зоны в целом. В течение нескольких лет, с 1965 по 1977 г., авторы исследовали структуру сообществ в различных районах Таймыра: в среднем и нижнем течении Пясины, на побережье озера Таймыр, на северо-востоке полуострова в бухте Марии Прончищевой, на м. Челюскин (Чернов, 1971; Матвеева и др., 1973; Чернов, 1973а, 1973б; Чернов и др., 1971, 1973; Матвеева, Чернов, 1976, 1977, 1978; Матвеева, 1978).

Анализ литературы о зональном делении Арктики, проведенный В. Д. Александровой (1971, 1977), показывает, сколь противоречивы суждения по этому вопросу для различных районов. Разногласия касаются как трактовки объема и практического выделения самых крупных единиц, так и подзонального разграничения. Причину этих разногласий следует искать в отсутствии единых критериев зонально-ландшафтной типологии. Поэтому, прежде чем перейти к обсуждению конкретных материалов, мы считаем целесообразным привести общие принципы, взятые за основу в решении вопроса о зональной типологии сообществ на Таймыре. Эти принципы представляют собой результат сопоставления и анализа различных точек зрения применительно к нашим материалам по сообществам Арктики и Субарктики (Чернов, 1975).

1. Зональное деление территории должно проводиться в первую очередь на основании структуры плакорных сообществ. Особенности интразональных группировок, часто весьма показательных и имеющих большое диагностическое значение, все же должны играть второстепенную роль.

2. Факторы широтной зональности охватывают всю ландшафтную оболочку и проявляются как единая закономерность. Зона — понятие физико-географическое. В природе не существует особых растительных, животных, микробиологических зон. Поскольку сила и характер воздействия климатической среды на разные компоненты ландшафта неодинаковы, те или иные компоненты имеют разное значение при зональной таксономии. Бесспорно, что ведущая роль принадлежит растительному покрову, так как он обладает наибольшей эдификаторной ролью и наибольшей физиономичностью в сравнении с другими компонентами ландшафта.

3. Зональное влияние проявляется далеко не одинаково в разных сферах подразделения живого покрова (флора и фауна, структура сообществ и почвенного покрова, ценогенетические связи, адаптивные особенности

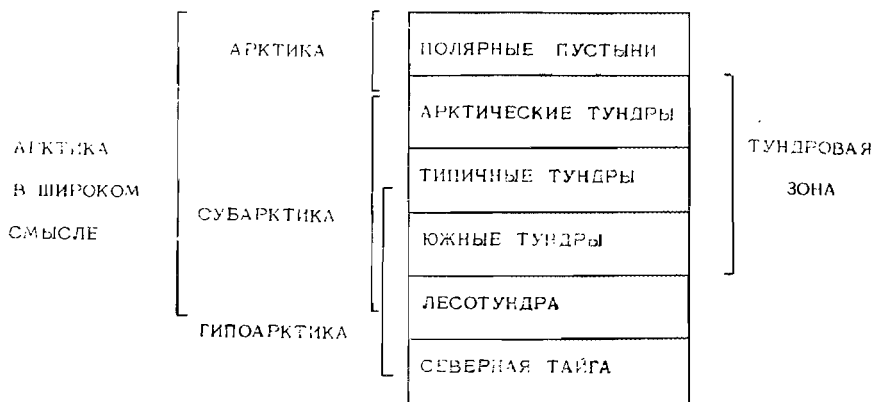


Рис. 1. Соотношение понятий, отражающих широтную дифференциацию географической оболочки в полярных областях.

и т. д.). Так, состав флоры и фауны часто определяется не столько зональными особенностями современного ландшафта, сколько предыдущей историей региона, близостью к очагам видообразования. Ареалы многих видов имеют строгие региональные границы, но в то же время пересекают несколько зон. Главными критериями при зональной типологии должны быть те характеристики, которые определяются в первую очередь особенностями современной ландшафтной оболочки Земли. К таковым прежде всего относятся количественные показатели структуры растительного покрова и животного населения плакорных частей ландшафта.

4. В сфере зональной типологии необходимы различные подходы и понятия, отражающие разные стороны зонального физико-географического процесса. В частности, неизбежно выделение перекрывающихся категорий, отражающих несколько самостоятельных систем, отдельные части которых могут совпадать территориально. Так, «Субарктика» и «тундровая зона» близки, но полностью не совпадают, так как отражают разные стороны дифференциации ландшафтной оболочки (Григорьев, 1970). Первое соответствует понятию типа физико-географической среды, второе имеет прежде всего ландшафто-физиономический смысл. Соотношение некоторых используемых в настоящее время категорий широтного подразделения заполярных территорий показано на рис. 1.

5. Неосослованы, на наш взгляд, однорядные системы районирования, в которых чередуются зонально-типологические и регионально-индивидуальные категории. Гораздо более естественными нам представляются системы районирования, в которых эти категории четко разграничиваются в виде самостоятельных рядов (Армац, 1964; Исаченко, 1965; Чернов, 1975). Мы считаем неправильной замену понятия зоны на область, подзоны — на подобласть или провинцию и т. д., поскольку эти категории базируются на разных критериях. Аналогичным образом флорогенетические категории не должны замещаться зональными и наоборот. Их несоответствие не есть результат недоработки системы, а неизбежное отражение естественных природных закономерностей.

6. Зональные категории следует считать строго типологическими, т. е. они должны выделяться независимо от пространственного положения элементов. Главное не их территориальная близость, а сходство (в противоположность индивидуальному районированию, где на первое место выступает характер генетического единства и пространственной сопряженности территории).

Зональное деление Таймыра приводилось в работах Л. С. Берга (1928), Б. Н. Городкова (1935) и Ф. В. Самбука (1937). В то время растительный покров Таймыра был изучен крайне слабо, особенно в его центральной и северной частях. Геоботанические исследования 30-х годов были сосредото-

точены на юге полуострова (Виноградова, 1937; Самбук, 1937), сведения о растительности Центрального Таймыра имелись во флористических работах А. И. Толмачева (1932, 1935). Данных по северному побережью практически не было, за исключением фрагментарных описаний Ф. Чиль: мапа (Kjellman, 1883) и А. Бирули (1907). Несмотря на недостаток данных, уже в 30-х годах было предложено рациональное зональное деление Таймыра. Более поздние схемы зонального деления Таймыра фактически не внесли ничего принципиально нового. Существенные расхождения имеются лишь в отношении выделения на Таймыре зоны полярных пустынь в районе м. Челюскин и положения южной границы этой зоны. Так, А. И. Лесков (1947) включал в эту зону восточное побережье моря Лаптевых, другие авторы (Сочава, Городков, 1956; Александрова, 1971) проводят границу несколько севернее, относя к полярным пустыням северную часть п-ова Челюскин. В работе Б. Н. Городкова (1935) арктические пустыни и тундры объединены в единую снеговую зону, южная граница которой проведена по северным отрогам гряды Бырранга; в сборнике «Таймыро-Североземельская область» (1970) зона полярных пустынь на Таймыре не выделяется вообще.

Все авторы выделяют три подзоны тундр. Хотя подзоны называются несколько по-разному, из описаний видно, что в общем подразумевается одно и то же: подзона южных кустарниковых (или мохово-кустарниковых) тундр, подзона типичных моховых (или пушицево-моховых) тундр и подзона арктических тундр.

Из всех приводимых схем зонального деления Арктики и Субарктики наиболее удачной нам кажется схема, предложенная Б. Н. Городковым (1935). Принимаем за основу приводимые в этой работе категории, на Таймыре можно выделить зону полярных пустынь и тундровую зону с тремя подзонами: арктических, типичных (осоково-моховых) и южных (кустарниковых) тундр (рис. 2). Основная из них — подзона типичных тундр, центральная, наибольшей протяженности с севера на юг, воплощающая наиболее характерные черты тундровых сообществ. Две крайние — подзона южных и подзона арктических тундр — значительно уже. Центральная подзона может быть поделена на две полосы, северную и южную. Лесотундру мы рассматриваем как переходную полосу между двумя циклами зон (две лесные к югу и тундровая зона и полярные пустыни к северу). Эти пары зон образуют некоторые системы, разделяемые полосой, которая по рангу ниже зоны. Аналогичным образом лесные зоны отделены от степей лесостепью (подробнее см. Чернов, 1975).

Южная граница тундровой зоны проходит на Таймыре приблизительно на широтах 71—72°. Она несколько поднимается на север на востоке полуострова. Подзона южных тундр представлена довольно узкой полосой шириной 100—150 км. Ее границы проводятся всеми авторами одинаково. Более спорно положение границы между типичными и арктическими тундрами. Ее проводят то на широте 73° с. ш., то несколько севернее. Критерии разграничения этих двух подзон, на наш взгляд, разработаны недостаточно. На Таймыре это осложняется горной грядой Бырранга, растительность которой еще не описывалась. Вследствие высотной поясности ее растительность имеет более «арктический» характер. Поэтому и южная граница подзоны арктических тундр проводится по предгорьям Бырранга. Вместе с тем равнинная растительность к северу и югу от нее имеет много общего, особенно в западной части, где и сами горы не слишком высоки. Ниже мы приведем более подробные нами соответствующие данные. Спорность положения границы между типичными и арктическими тундрами определяется не только отсутствием материалов, но разной трактовкой критериев их разграничения.

Следует признать, что не все употребляемые в настоящее время названия подзон вполне удачны. Например, выражение «арктические тундры» иногда употребляется как общее название тундр северного полушария.

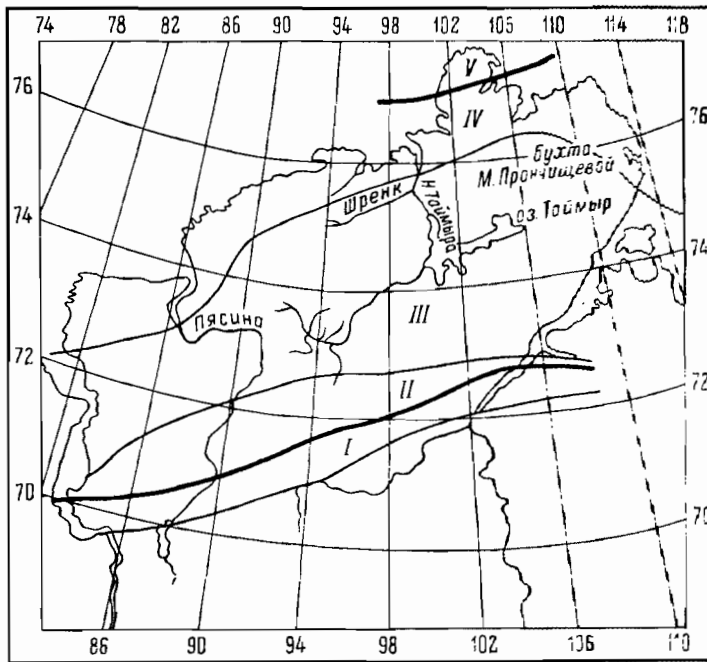
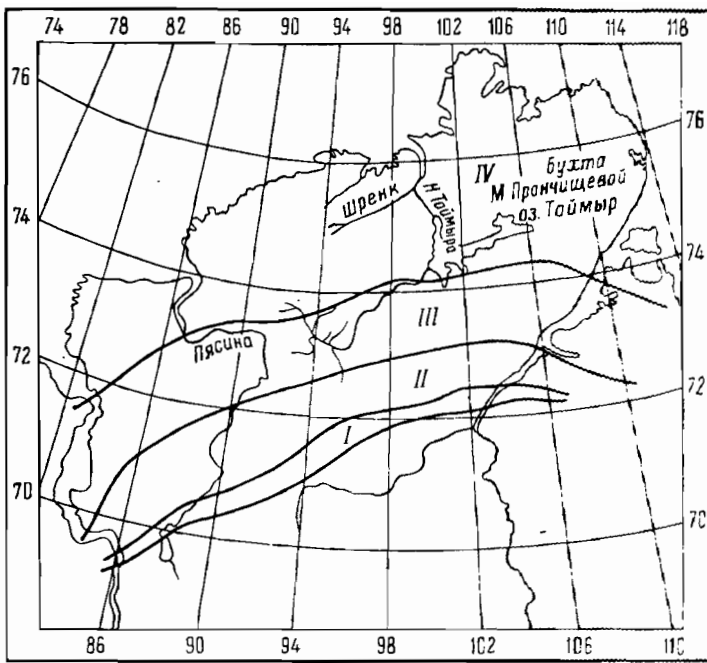


Рис. 2. Схема зонального деления Таймыра. Вверху по Ф. В. Самбуку (1937), внизу по данным авторов.

I — лесотундра; II — подзона южных тундр; III — подзона типичных тундр; IV — подзона арктических тундр; V — зона полярных пустынь.

Кустарниковые (ериковые и ивняковые) тундры широко распространены на юге Субарктики в ее европейском, западно- и среднесибирском секторах, но на востоке замещаются кочкарными (из *Eriophorum vaginatum*) тундрами, образующими там южную подзону. Таким образом, правильнее подзоны именовать северными, типичными и южными тундрами. Однако понятие «арктические тундры» в смысле северной подзоны общеприято и нет надобности заменять его. Термин «южная тундра» очень удобен, он неоднократно использовался разными авторами, хотя до сих пор не привился в широкой литературе. Название «типичные тундры» весьма удачно отражает среднее положение этой подзоны, воплощающей наиболее характерные особенности зоны в целом. Эту подзону часто называют также мохово-лишайниковыми тундрами, что нам представляется неправильным, поскольку лишайники шигде в тундровой зоне не играют роли первостепенных эдификаторов в плакорных сообществах.

Широтная зональность достаточно четко отражается в ландшафтном распределении видов животных и растений Арктики. Этот вопрос наиболее полно может быть разработан именно на материале таймырских фаун и флор, так как только здесь имеется территория с достаточным протяжением одновременно всех трех подзон и лесотундры.

Вопрос о широтных элементах в составе северных флор, в том числе таймырской, рассматривался неоднократно. А. И. Толмачев (1932) во флоре Таймыра различал арктические, гипоарктические, бореальные, аркто-альпийские, аркто-степные виды. Порсилд (Porsild, 1957) на Канадском Арктическом архипелаге выделил высокоарктические, низкоарктические, субарктические, бореальные, высокоарктическо-альпийские, аркто-альпийские, субаркто-альпийские, субаркто-бореальные и т. д. Б. А. Юрцев (1968) использовал следующие широтные элементы при анализе флоры Северо-Восточной Сибири: арктический, арктическо-субарктический, субарктический, субарктическо-южновысокогорный, южновысокогорный, арктическо-субарктическо-южновысокогорный, бореальный. Как видим, в классификациях ботаников большая роль отводится соотношению широтно-зональной и высотно-поясной приуроченности. Применительно к фауне тундровой зоны этот вопрос еще не ставился с достаточной четкостью. Употребляемые зоологами термины «арктический вид», «эваркт», реже — «субаркт» — неопределенные и сборные понятия. Обычно в эти категории включаются крайне разнородные формы: обитатели полярных пустынь, тундр, лесотундры и даже бореальные виды, проливающие в Субарктику (подробнее см. Чернов, 1978).

Понятие «аркто-альпийская фауна» трактуется прежде всего в фауногенетическом смысле, а по характеру ландшафтно-зональной приуроченности в пределах Субарктики представляет крайне неоднородный комплекс.

На основании анализа ландшафтно-зонального распределения разных групп животных на Таймыре один из авторов (Чернов, 1978) выделил четыре широтных элемента арктической (в широком смысле) фауны, в общих чертах соответствующие зональному и подзональному делению полярных районов. Эта типология имеет чисто хронологический смысл, т. е. выявляет комплексы по характеру широтно-ландшафтного распределения, оставляя в стороне фауногенетический аспект. С некоторыми видоизменениями в эту схему укладывается и распределение высших растений на Таймыре, в связи с чем ниже при анализе состава сообществ мы будем использовать именно эти понятия. С учетом особенностей распределения растений эта схема применительно к таймырским фаунам и флорам выглядит следующим образом.

1. Гипераркты, или высокоарктические формы, распространены преимущественно на островах полярного бассейна, в зоне полярных пустынь и в северной части подзоны арктических тундр. Типичные представители имеются среди птиц, тесно связанных с морем: люрик (*Alle alle*), белая

чайка (*Pagophila eburnea*). С некоторыми оговорками к гиперарктам следует отнести куликов — песчанку (*Calidris alba*), исландского (*C. canutus*) и морского (*C. maritima*) песочников, возможно, черную казарку (*Branta bernicla*). На Таймыре эти виды обитают на крайнем севере и северо-востоке полуострова. Типичные сухопутные высокоарктические формы, вероятно, имеются среди насекомых, например среди хирономид (Матвеева, Чернов, 1976). Пока не ясно, есть ли такие виды среди цветковых растений. Из лишайников к гиперарктам условно можно отнести *Cetraria elenkinii*.

2. Эвартки, или собственно арктические виды, наиболее характерные для подзоны арктических и северной части типичных тундр; в равнинных районах не достигают южных границ тундр. Наиболее типичные представители животного мира — краснозобик (*Calidris ferruginea*), белая сова (*Nyctea scandiaca*), пуночка (*Plectrophenax nivalis*), комар-долгоножка *Tipula carinifrons*, паук *Erigone sibirica*; среди растений некоторые виды крупнок (*Draba subcapitata*, *D. oblongata*), камнеломок (*Saxifraga oppositifolia*, *S. caespitosa*, *S. platysepala*), маков (*Papaver polare*), а также *Ranunculus sabini*, *Cochlearia arctica*, *C. groenlandica*. К эварткам рационально отнести виды, не имеющие четкой широтной локализации, как перечисленные виды, а распространенные на всей территории тундровой зоны, но сдающие позиции доминантов на юге Субарктики, переходящие там в локальные интразональные биотопы. Таковы копытный (*Dicrostonyx torquatus*) и обский (*Lemmus obensis*) лемминги, длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus*), подорожник (*Calcarius lapponicus*), шмель *Bombus hyperboreus*, листоед *Chrysolina septentrionalis*, а из растений — *Salix polaris*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula confusa*. С некоторой осторожностью к эварткам можно отнести из лишайников — *Stereocaulon rivulorum* и из мхов — *Ditrichum flexicaule*.

3. Гемнаркты, или типичные субаркты, — ареал не достигает северных пределов тундровой зоны; в подзоне арктических материковых тундр отсутствуют или малочисленны; максимум численности в средней и южной частях подзоны типичных тундр; на юге распространены до лесотундры. Некоторые из них широко распространены по сибирским высокогорьям. Группа включает наибольшее число характерных тундровых видов. Типичные представители — кулик-воробей (*Calidris minuta*), чернозобик (*C. alpina*), шмели *Bombus lapponicus* и *B. balteatus*, жужелицы *Pterostichus costatus*, *P. vermiculosus* и др. Из растений — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Dryas punctata*, *Salix reptans*, *Cassiope tetragona*.

4. Гипоаркты (Юрцев, 1966) — распространены преимущественно в южнотундровых, лесотундровых, северотаяжных (особенно горпотаежных) районах. Заходят в южные части подзоны типичных тундр, но редки или отсутствуют в ее северной полосе. Характерные представители — полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffii*), щеголь (*Tringa erythropus*), малый веретепик (*Limosa lapponica*), азиатский бекас (*Gallinago stenura*), гаршнеп (*Lymnocyptes minima*), пискулька (*Anser erythropus*), овсянка-крошка (*Emberiza pusilla*), белая куропатка (*Lagopus lagopus*), паук *Lycosa hirta*; среди растений — *Betula nana*, *Salix pulchra*, *Ledum decumbens*, *Rubus chamaemorus*.

Естественно, что эта схема, как и всякая классификация столь сложных и относительных категорий, весьма условна. Она учитывает только зонально-широтное распределение, но не принимает во внимание меридиональные градиенты, обусловленные историей ареала, секторными градиентами климата, степенью океаничности и континентальности, накладывающими отпечаток на широтное распределение.

Многие виды занимают явно промежуточное положение между этими категориями, или их распределение перекрывает границы этих категорий. Турухтана (*Philomachus pugnax*) можно с одинаковым успехом считать и бореальным, и гипоарктическим, и даже гемнарктическим видом. Такой вид мха, как *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, доминирует во всех

трех подзонах тундровой зоны, а *Aulacomnium turgidum* к тому же достаточно обилён и в зоне полярных пустынь. Диапазоны специализированных в зональном отношении видов, приуроченных в основном к одной подзоне Субарктики, перекрываются ареалами других, более политопных видов. Это естественно, так как в основе распределения видов по любым шкалам среды лежит индивидуалистический принцип.

ЮЖНЫЕ ТУНДРЫ

Из многочисленных признаков, характеризующих дашную подзону, важнейший — наличие на плакорах кустарниковых сообществ. Именно широкое распространение жизненной формы кустарников (в какой-то степени макрофитов растительного мира, которые далее к северу на плакорах отсутствуют), резко выделяют дашную подзону. Основные виды кустарников, которые на Таймыре формируют сообщества или содоминируют в кустарниковом ярусе, — *Alnaster fruticosus*, *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. reptans*, *S. pulchra*. Границы распространения этих видов проходят значительно севернее пределов подзоны. Далее всех проникает *S. reptans* — единичные находки ее отмечены в арктических тундрах и полярных пустынях. Первым при продвижении на север исчезает *Alnaster fruticosus*, затем *S. lanata*, и, наконец, *Betula nana* и *S. pulchra*. Интересно, что это ряд по уменьшению размеров кустарников. С продвижением с юга на север сначала сокращаются площади, занятые кустарниками на плакорах, затем они совсем уходят из зональных сообществ и остаются лишь в интразональных и, наконец, исчезают вовсе. Из перечисленных видов только *Alnaster fruticosus* и *Betula nana* образуют сомкнутые сообщества на плакорах. *Salix lanata* — типичный обитатель интразональных биотопов, особенно долин рек, ручьев, небольших распадков, неглубоких ложинок, где образуются густые и высокие (до 2 м) заросли. На водоразделах *S. lanata* даже в подзоне южных тундр встречается как примесь к другим видам кустарников. *S. reptans* — обычный содоминант большинства сообществ на водоразделах в южных тундрах, по сообществ с ее доминированием на плакорах мы не встречали, они характерны лишь для интразональных биотопов, таких как поймы рек, заболоченные западины и ложбины. *S. pulchra* не образует самостоятельных сообществ ни в зональных, ни в интразональных местообитаниях, но дает заметную примесь в кустарниковых и кустарниково-моховых сообществах на водоразделах. *Alnaster fruticosus* — самый высокий кустарник, встречающийся на водоразделах, его высота обычно 1.0—2.0 м. Ольшанки не образуют сплошного покрова, а развиваются в виде отдельных куртин или опоясывают невысокие холмы. Самый активный из кустарников — *Betula nana*. Этот вид встречается от луговых сообществ на южных склонах до болот и повсюду формирует достаточно сомкнутый ярус.

Границы подзоны южных тундр проводят: на севере там, где перестают встречаться сплошные кустарниковые заросли на водоразделах, на юге — по последним островкам древесной растительности. Единичные экземпляры *Larix sibirica* можно найти в южных тундрах, но здесь они очень низкорослы или имеют стланиковую форму, встречаются группами не более 2—5 экземпляров. На Таймыре находится самый северный в мире лесной остров Ары-Мас, который расположен на широте около 72°, фактически уже в подзоне типичных тундр. Единичные островки кустарниковых зарослей из *Salix lanata* встречаются далеко на севере. В. Д. Дябнер (1961) описал изолированный участок зарослей *S. lanata* высотой 1.5—2.0 м на Восточном Таймыре на 75°10' с. ш.

Большинство геоботаников считает полосу с преобладанием сплошных кустарников на плакоре одной из равноправных подзон тундровой зоны. Вместе с тем некоторые авторы отмечают ее своеобразие сравнительно с северными подзонами (Самбук, Дедов, 1934; Андреев, 1935, и др.). А. И. Лес-

ков (1947) в понятие «лесотундра» вкладывал более широкое содержание, чем другие исследователи, и выделял особую «кустарниковую область», которую делил на две полосы: лесо-кустарниковую (территория, соответствующая лесотундре большинства авторов) и тундрово-кустарниковую (соответствует подзоне кустарниковых тундр).

Эта точка зрения заслуживает внимания. Кустарниковый тип растительности является основным как в районах с господством на плакоре чистых кустарниковых тундр, так и в областях с разреженными угнетенными древесными насаждениями. Если геоботаническое зональное подразделение проводить по характеру жизненных форм основных эдификаторов, то кустарниковые тундры окажутся значительно ближе к северной лесотундре, чем к типичным (моховым) тундрам.

По общему флористическому и фаунистическому составу и по наборам основных доминантов (хотя и не во всех группах) сообществ подзона южных тундр весьма резко отличается от северной полосы Субарктики. Общее богатство флоры цветковых растений примерно одинаково в южных и типичных тундрах Таймыра (220—250 видов), но соотношение широтных элементов флоры и фауны в них различно. Во флоре цветковых подзоны южных тундр хорошо представлены арктические, аркто-альпийские, бореальные и гипоарктические элементы. Но среди активных видов явно преобладают гипоаркты. Бореальные и гипоарктические виды широко распространены не только в интразональных биотопах, но и на плакорах, входят в состав всех зональных сообществ, часто как доминанты (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum*, *Arctous alpina*).

Кустарниковый ярус играет исключительно большую роль для многих видов животных. Он создает совершенно особый тип среды обитания, не свойственный северным подзонам или встречающийся там только в локальных интразональных биотопах.

Характерные черты состава фауны южных тундр сводятся к следующему. Во-первых, здесь очень велик удельный вес вообще неарктического элемента, т. е. видов широко распространенных (полюзональных) и бореальных в широком смысле. В ряде групп животных эти элементы вообще преобладают по числу видов над собственно тундровыми, но именно в данной подзоне они составляют существенный компонент ценозов, достигая высокой численности в собственно зональных сообществах. В то же время типичные тундровые виды, гемиаркты и особенно эваркты в нашем понимании (Чернов, 1975) редки или отсутствуют. Это можно проследить на примере многих таксономических и экологических групп животных. Например, из воробьиных птиц в кустарниковых тундрах Таймыра весьма широко распределены полюзональные варакушка (*Luscinia svecica*), пеночки весничка (*Phylloscopus trochilus*) и теньковка (*Ph. collybita*), желтая трясогузка (*Motacilla flava*), местами дрозд-белобровик (*Turdus iliacus*) и др. В подзоне типичных тундр эти виды или отсутствуют или связаны с локальными экстразональными или другими вариантами интразональных частей ландшафта и играют незначительную роль в населении птиц. Очень показательны также почвые и дневные хищники. В подзоне кустарниковых тундр Таймыра, например в окрестностях Крестов на Пясине, в некоторые годы чрезвычайно многочисленна болотная сова (*Asio flammeus*), обычен дербник (*Aesalon columbarius*) — полюзональные виды, не проникающие в подзону типичных тундр. В то же время полярная сова здесь не гнездится. Аналогичные примеры дают водоплавающие птицы. В подзоне кустарниковых тундр на Таймыре относительно высока плотность популяций нескольких видов речных уток: шилохвости (*Anas acuta*), чирка-свистушка (*A. crecca*) и клоктуна (*A. formosa*). связы (*A. penelope*), среди которых вообще нет не только гемиарктических и эварктических, но и настоящих гипоарктических видов. На Таймыре они проникают лишь в южные части подзоны типичных тундр. В подзонах аркти-

ческих и типичных тундр среди водоплавающих птиц абсолютно доминируют пырковые утки, среди которых есть гилоаркты (морская чернеть — *Aythya marila*), геммаркты (морянка — *Clangula hyemalis*) и эваркты (гага-гребенушка — *Somateria spectabilis*).

Очень высокий удельный вес бореальных и полизопальных видов в фауне южных тундр Таймыра прослеживается на многих группах насекомых — жукилицях, клоах, цикадах, двукрылых. Особенно яркие примеры дают мухи-журчалки (сем. *Syrphidae*). В окрестностях Крестов многочисленны такие широко распространенные в лесной полосе виды, как *Syrphus ribesii*, *S. lineola*, *S. lundbecki*, *S. torvus*, *S. lapponicus*, *S. cinctellus*, *Sphaerophoria menthastri* и др. Все они отсутствуют или крайне редки в подзоне типичных тундр.

В подзоне южных тундр многие нетундровые элементы фауны распределены биотопически весьма широко. Некоторые входят в число доминантов животного населения. Максимальное их обилие — в интразональных элементах — в поймах рек и ручьев, на склонах с разнотравно-злаковым и разнотравно-кустарниковым растительным покровом, в антропогенных местообитаниях, на болотах и приозерных комплексах.

Не столь четкие закономерности отмечены во флоре цветковых растений. Бореальные виды составляют около 20% всей флоры (в подзоне типичных тундр их доля падает до 10%). Большая часть их приурочена к интразональным биотопам. В кустарниковых зарослях *Salix lanata* в поймах рек и ручьев часто встречаются *Veratrum lobelianum*, *Allium schoenoprasum*, *Trollius asiatica*, *Ranunculus monophyllus*, *Parnassia palustris*, *Archangelica officinalis*, *Viola repens*, *Veronica longifolia*, *Galium boreale*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*; на южных склонах в разнотравно-злаковых группировках обильны *Dianthus repens*, *Sanguisorba officinalis*, *Campánula langsdorffiana*, *Arenaria stenophylla*, *Thymus serpyllum*; для заболоченных местообитаний очень характерны *Carex chordorrhiza*, *C. rotundata*, *Eriophorum angustifolium*, *Salix myrtilloides*, *Comarum palustre*, *Hippuris vulgaris*, *Andromeda polifolia*. Большинство этих видов севернее или совсем выпадает, или встречается единично.

Высокий удельный вес нетундровых элементов в составе фауны и флоры кустарниковых тундр обусловлен двумя обстоятельствами. Во-первых, относительной бедностью арктической фауны и флоры, в результате чего пропикновение даже небольшой части южных видов — бореальных или полизопальных — создает заметное дополнение к видовому составу животных и растений. Во-вторых, широко распространенные бореальные виды более экспансивны, чем арктические. Это связано со степенями специализации, с глубиной адаптации к ландшафтно-зональным условиям. Очевидно, чем суровее климатические условия, тем более глубоки должны быть адаптации к ним, особенно к обитанию в зональных сообществах (Чернов, 1974). В связи с этим арктический органический мир более специализирован, с более суженной экологической амплитудой, с меньшей возможностью к экспансии в другие условия. При этом вследствие очень резких пиротных градиентов среды на территории Субарктики (по сравнению с умеренным поясом) сильна внутризональная локализация видов. Нам представляется, что в тундровой зоне, несмотря на ее небольшую меридиональную протяженность, приуроченность видов к подзонам проявляется сильнее, чем, например, в тайге. Это приводит, в частности, к тому, что в подзоне южных тундр резко ограничено распределение многих геммарктов и эварктов (особенно это относится к животным), по в то же время весьма существенную роль играют представители южных зональных фаун. Иными словами, для южных элементов флоры и фауны пропикновение в Субарктику подчас более характерно, чем для многих типично тундровых видов (эварктов в нашем понимании) распространение за пределы тундровой зоны или даже в другую подзону.

В растительном покрове и животном населении подзоны южных тундр велика ценопоцезная роль гнпоарктических видов т. е. видов, характерных и автохтонных для южпотундровых, лесотундровых и северотаежных (особенно горнотаежных) районов. Некоторые из этих видов в подзоне южных тундр Таймыра, вероятно, находят оптимум экологических условий и обитают с максимальной плотностью. Таковы несомненно *Betula nana*, *Alnaster fruticosus*, *Vaccinium uliginosum* var. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum*, *Arctous alpina*, *Rubus chamaemorus*, *Equisetum arvense* ssp. *boréale*, *Salix pulchra*, *S. lanata*, *Eriophorum vaginatum*. Среди животных — полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffi* Pol.), белая куропатка (*Lagopus lagopus* L.), краснозобый конек (*Anthus cervinus* Pall.), овсянка-крошка (*Emberiza pusilla* Pall.), гаршнеп (*Lymnocyrtus minimus* Brünn.), малый веретенник (*Limosa lapponica* L.), щеголь (*Tringa erythropus* Pall.), паук *Lycosa hirta* Kulcz. В подзоне южных тундр на Таймыре они входят в число важнейших доминантов. Очевидно, именно эти виды следует считать наиболее характерными для данной подзоны, именно они определяют ее фаунистическое лицо. Северная граница распространения гнпоарктов весьма четко совпадает с пределами кустарников на водоразделах (Черпов, 1975).

Для растительного мира характерно заметное участие гминарктов — *Salix reptans*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Dupontia fisheri*, *Arctophila fulva*, которые весьма активны в зональных и интразональных биотопах.

Кроме особенностей фаунистического и флористического состава, сообщества подзоны южных тундр характеризуются многими важными особенностями вертикально-ярусной и горизонтальной структур. Южные тундры, которые на Таймыре с полным основанием можно называть кустарниковыми, — самые сложные по вертикальному сложению.

В сообществах с участием *Alnaster fruticosus* вертикальный профиль 1—2 м, но ольшаники не образуют сплошных зарослей на водоразделах. Второй высокий кустарник — *Salix lanata* — на водоразделах встречается в виде отдельных невысоких (0.5—0.8 м) кустов, но образует густые заросли высотой 1.5—2 м в долинах рек и ручьев. На плакорх господствует *Betula nana*. Средняя высота ерниковых зарослей 0.5—0.8 м. *B. nana* — самый активный вид в подзоне южных тундр на Таймыре и повсюду, включая плакоры, формирует достаточно сомкнутый ярус. Вместе с *B. nana* в этом ярусе активны *Salix pulchra* и *S. reptans*.

Кустарнички также весьма активны на плакорх и представлены *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Ledum decumbens*. Высота кустарничкового яруса 5—20 см.

Травяной ярус высотой 10—20 см слагается в основном *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*. Повсеместно на водоразделах развит мощный, большей частью сплошной моховой покров с доминированием *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum spadicum*, *Ptilidium ciliare*. Толщина моховой дернины 5—10 см. Видов лишайников в зональных сообществах много, но их обилие невелико. Наиболее характерные виды — *Cladina arbuscula* ssp. *beringiana*, *C. rangiferina*, *Cladonia pyxidata*, *C. amaurocraea*, *C. gracilis*, *Cetraria islandica* s. l., *C. cucullata*, *Stereocaulum alpinum*, *Peltigera aphthosa*, *Nephroma expallidum*, *Dactylina arctica*. Все они погружены в моховую дернину. Таким образом, в зональных сообществах в подзоне южных тундр на Таймыре можно выделить следующие надземные ярусы: кустарничковый (0.5—2.0 м), кустарничково-травяной (5—20 см) и лишайниково-моховой (5—10 см).

Из особенностей ярусного распределения животных можно отметить следующие. В отличие от двух северных подзон на водоразделах в южных тундрах лучше развит комплекс обитателей травяного яруса. Среди них есть и характерные хортобионтные формы (т. е. те, у которых имеются

хорошо выраженные адаптации к обитанию в толще травостоя): таковы цикадки *Psammotettix*, *Streptanus*, *Tyrphodelphax*, клопы *Orthotylus*, *Chlamydatus*, *Platypsallus*, коллемболы *Sminthurus*, и т. д. Другая важная особенность вертикальной структуры животного населения — достаточно хорошо развитый подстилочный комплекс, связанный с листовым опадом ив, березки, ольховника. В подзоне типичных тундр представители «подстилочного комплекса» хотя и имеются (особенно много их среди коллембол), но обитают в основном в моховой дернине. Особенно показательны в этом отношении живущие большими колониями-гнездами и питающиеся листовым опадом личинки комаров-бибионид. Эта группа обычна в Крестах на Западном Таймыре, но отсутствует уже в бассейне Агапы.

Для горизонтальной структуры растительного покрова характерна большая пестрота, которая проявляется в мозаичности и комплексности. Мозаичность моховой дернины определяется прежде всего особенностями роста мхов, которые образуют грегации или агрегации небольших размеров, чередующиеся друг с другом. Моховой покров в большинстве зональных сообществ полидоминантен, слагается 3—4 видами; чаще всего это различные комбинации *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum spadiceum*, *Polytrichum alpestre*, *Ptilidium ciliare*. Хорошо развитый нанорельеф также способствует неравномерному распределению мхов и цветковых растений.

К бугоркам чаще тяготеют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Dryas punctata*, *Vaccinium vitis-idaea*, к ложбинкам обычно приурочены *Tomenthypnum nitens*, *Dicranum spadiceum*, *Ptilidium ciliare*, *Betula nana*, *Salix pulchra*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*. Различные криогенные процессы приводят к образованию различных форм микрорельефа и дифференциации растительного покрова, что проявляется в существовании различного типа комплексов. Наиболее характерный тип комплекса — бугристо-мочажинный, когда выпуклые бугры (часто торфяные) с кустарничково-моховой растительностью чередуются с обводненными мочажинами с осоковой, пушицевой или осоково-моховой растительностью. Не менее характерны осоково-пушицево-моховые мочажины на фоне кустарничково-осоково-моховых тундр на водораздельных увалах. Для подзоны южных тундр на Таймыре характерно развитие плоскобугристых болот. В них плоские торфяные бугры округлой формы диаметром 10—20 м и высотой 0.5—1.0 м разбросаны на значительном расстоянии друг от друга среди обводненной топи низинного болота.

На водораздельных увалах преобладают участки с мощной моховой дерниной. Однако достаточно большие площади занимают и пятнистые тундры. Как и в других районах, пятна образуются здесь различными путями, но общим для них является то, что они вторичны по отношению к растительной дернине, т. е. образовались в результате нарушения некогда сплошного покрова. Размеры пятен оголенного грунта в подзоне южных тундр колеблются от 0.8—1.0 до 2—3 м, иногда мы встречали пятна с поперечником до 8 м (на склонах). Несмотря на большие размеры пятен, площадь, занимаемая ими, обычно не больше 20—30%, а их число на 100 м² около 15, что значительно меньше, чем в подзоне типичных тундр (Матвева и др., 1973).

На пятнах идет восстановление растительного покрова и голый грунт занимает не более 20—30%. На средних стадиях сукцессии поверхность покрыта тошкой коркой, слагаемой слоевищами пахисных лишайников, печеночными мхами, нитчатыми и синезелеными водорослями, единичными цветковыми растениями, куртишками мхов. В целом флористический состав цветковых растений на пятнах нельзя считать специфическим, поскольку на них встречается примерно четверть всей флоры района, но имеется небольшая группа растений, приуроченная исключительно к пятнам голого грунта (*Pinguicula villosa*, *Juncus biglumis*, *J. triglumis*,

Sagina intermedia, *Minuartia rubella*, *Epilobium davuricum*). Состав и структура растительного покрова между пятнами сходны с таковыми тундр со сплошной растительной дерпиной. Пятнистые тундры занимают более дренированные и менее укрытые снегом зимой участки водораздельных увалов по сравнению с мелкобугорковыми тундрами, в которых нет разрывов дернины.

Основные типы растительных сообществ в подзоне южных тундр на Таймыре следующие образом располагаются по элементам ландшафтного профиля. Пологие суглинистые увалы со средними увлажнением и заспекаемостью заняты кустарниково-осоково-моховыми тундрами с доминированием *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Betula nana*. На низких увалах с более тяжелыми почвами развиты моховые кочкарные тундры с доминированием *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum* ssp., *Tomenthypnum nitens*. На плосковыпуклых округлых холмах встречаются заросли *Alnaster fruticosus*. Они опоясывают эти холмы в их средних частях на подветренной стороне. Сами же холмы заняты кустарниково-кустарничково-моховыми пятнистыми тундрами с *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens* в моховом покрове и с *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Betula nana*, *Salix reptans*, *S. pulchra*, *S. lanata* в кустарничковом и кустарниковом ярусах. Заросли *Alnaster fruticosus* как бы «накладываются» на пятнистые тундры. Между кустами ольховника остается неизменный покров того сообщества, которое было здесь до их поселения. Он несколько меняется лишь непосредственно под самыми кустами, что вызвано мощной подстилкой из листьев ольховника. Под кустами несколько увеличивается покрытие кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum decumbens*) и трав (*Pyrola grandiflora*, *Stellaria ciliatosepala*), и там отсутствуют другие кустарники. Никаких специфических видов не отмечается даже в самых густых зарослях ольховника. Сообщества с доминированием *Alnaster fruticosus* чередуются с ерниками. Визуально такой ландшафт напоминает полупустынный с зарослями *Spiraea* и *Caragana*.

Редкие щебнистые выходы на водораздельных увалах покрыты дриадовыми (*Dryas punctata*) куртипными тундрами. Для песчаных выходов характерны кустарничковые сообщества, в которых примерно в равной мере представлены одновременно *Dryas punctata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Salix nummularia*, *Arctous alpina*, *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum*.

Долины рек и ручьев заняты ивняками из *Salix lanata*. В зависимости от состава и структуры нижних ярусов различаются ивняки мертвопокровные осоково-моховые (*Drepanocladus uncinatus*—*Carex stans*), пушицево-моховые (*D. uncinatus*—*Eriophorum angustifolium*), хвощово-моховые (*D. uncinatus*—*Equisetum arvense*), разнотравно-хвощовые (*Equisetum arvense*—*Veratrum lobelianum*, *Trollius asiatica*, *Pyrethrum bipinnatum*), разнотравные (*Nardosmia frigida*, *Galium boreale*). В поймах рек и на отмелях развиваются травянистые сообщества с доминированием *Arctophila fulva*, *Dupontia fisheri*, *Poa alpigena*, *Deschampsia glauca*, *D. obensis*, *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*.

Южные хорошо прогреваемые и дренированные склоны, обычно по крутым берегам рек, покрыты разнотравно-злаковыми луговыми группировками, в которых представлены *Festuca cryophila*, *F. brachyphylla*, *Astragalus subpolaris*, *Myosotis asiatica*, *Dianthus repens*, *Valeriana capitata*, *Hedysarum arcticum*, *Campanula langsdorffiana*, *Thymus serpyllum*, *Potentilla stipularis*. Особенность таких луговых сообществ в подзоне южных тундр — заметное участие в них кустарничков *Betula nana*, *Salix lanata* и кустарничков *Dryas punctata*, *Salix nummularia*, *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*. Кустарники здесь очень активны. Часто они более конкурентноспособны, чем травянистые растения, и заглушают последние. Поэтому луговые группировки на береговых обрывах рек раз-

виты хуже, чем в аналогичных условиях в подзоне типичных тундр.

Озерные депрессии, котловины заняты плоскобугристыми болотами с осоково-моховыми мочажинами, в которых доминируют *Carex stans*, *C. chordorrhiza*, *Eriophorum angustifolium*, *Meesia triquetra*, *Drepanocladus revolvens*, и буграми с моховыми ерниками (*Betula nana*, *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum alpestre*, *Dicranum* spp., *Sphagnum* spp.). Межувальпые лощины заняты бугристо-мочажинными болотами с кустарниково-моховыми, кустарничково-моховыми, морошково-моховыми буграми (*Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum decumbens*, *Rubus chamaemorus*, *Aulacomnium turgidum*, *Sphagnum* spp.) и осоковыми и пушицевыми мочажинами (*Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*).

Наибольшей пестроты достигает растительный покров в долинах распадков, в которых можно выделить три микропояса. Верхний — хионофильный — слагается кустарничковыми сообществами с доминированием *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens*, *Empetrum nigrum*, *Dryas punctata*. Средний — нивальный — пояс занят разнотравными группировками из *Equisetum arvense*, *Pachypleurum alpinum*, *Lagotis minor*, *Ranunculus borealis*, *Polemonium acutiflorum*, *Oxyria digyna*, *Parnassia palustris*, а также ивковыми и ивово-моховыми сообществами с доминированием *Salix polaris*, *Drepanocladus uncinatus*, *Stereocaulon alpinum*. Днище распадков занято нивально-гигрофильными группировками: моховыми (*Calliargon richardsonii*), мелкоразнотравными из *Saxifraga cernua*, *S. punctata*, *Ranunculus pugmaeus*.

Таковы основные растительные сообщества, широко представленные в подзоне южных тундр Таймыра.

ТИПИЧНЫЕ ТУНДРЫ

Подзона типичных тундр на Таймыре простирается широкой полосой в 300—350 км. Ее границы в нашем понимании на юге примерно соответствуют изотерме июля 10—11°, а на севере — 4—5°. Приблизительно посередине она делится горной грядой Бырранга, вытянутой в широтном направлении. В составе и структуре плакорных сообществ на юге и севере подзоны имеются некоторые различия, что и было причиной того, что северную полосу подзоны типичных тундр в нашем понимании относили к подзоне арктических тундр (Александрова, 1971, 1977). Мы вернемся к обсуждению критериев проведения границы между типичными и арктическими тундрами несколько позднее.

Главные компоненты зональных сообществ подзоны типичных тундр — осоки и мхи. Мхи — это основные средообразователи, осоки создают основную часть фитомассы, т. е. первичной продукции.

Кустарники, которые определяли лицо растительного покрова подзоны южных тундр, еще продолжают припимать заметное участие в покрове, но на плакорах они не образуют зарослей или сообществ с высокой сомкнутостью кустарникового яруса. Высокие кустарники здесь или вообще исчезают (*Alnaster fruticosa*) или встречаются исключительно в интразональных местообитаниях — по долинам рек, ручьев, в озерных и болотных котловинах (*Salix lanata*). Для зональных сообществ характерны простратные (*S. pulchra*, *S. arctica*) или невысокие полупрямостоячие (*S. reptans*) формы. *Betula nana* встречается на плакорах только в виде простратного стелющегося кустарника (Полозова, 1966) и не образует зарослей. Последние можно встретить лишь в заболоченных полигональных болото-тундровых комплексах (Матвеева и др., 1973), где ерник имеет высоту 0.5—1.0 м. По интразональным биотопам кустарниковые заросли иногда доходят до северной полосы подзоны типичных тундр, где они развиваются по склопам, приозерным понижениям, защищенным долинам рек и горных долин. Самые северные заросли *S. lanata* на Таймыре

отмечены в долине р. Малахай-Тари (75°10'), защищенной крутым сбросовым склоном гряды Бырранга (Дибнер, 1961). В целом кустарниковые заросли в подзоне типичных тундр следует отнести к экстразональному элементу растительности; здесь они уходят в отрицательные элементы рельефа, в то время как в южных тундрах это основной зональный тип сообществ.

Тем не менее вместе с кустарниками в северную полосу Субарктики проникает большое число бореальных и гипоарктических животных, более широко распространенных в подзоне южных тундр. В южной полосе подзоны типичных тундр в ивниках можно встретить варакушку, чечетку, овсянку-крошку, пепочку-весничку. Иногда далеко в пределы типичных тундр проникают дрозд-белобровик, сибирская теньковка, желтоголовая трясогузка, камышовая овсянка, а из насекомых — долгоносик *Dorytomys*, листоблошки *Psylla palmeni* и *P. zaicevi*, журчалки *Platychirus clypeatus*, *P. peltatus*, *Syrphus annulatus*, *S. lundbecki*, *S. ribesii* (Чернов, 1963).

Связи животных с экстразональными кустарниковыми сообществами в подзоне типичных тундр весьма разнообразны. Это и влияние гидротермических факторов, и создание специфического субстрата — подстилки, места обитания богатого комплекса беспозвоночных, и непосредственные трофические связи с кустарниками, и опосредованные — с их обитателями. При этом состав животного населения сильно зависит от вида кустарников. Роль березки в распределении животного населения заключается в основном в запасах листового опада, с которым связан весьма богатый комплекс мелких членистоногих. Достаточно развит и комплекс филофагов, питающихся листьями березки. Гораздо разнообразнее состав консорциумов ив, на которых обитает множество филофагов, карпофагов, антофилов, ризофагов и др. (Чернов, 1973б). В зарослях ив формируются ценоотические группировки с весьма разветвленными пищевыми цепями. На кустарниковых ивах поселяются колонии тлей, с которыми связаны личинки журчалок и божьи коровки. Имаго бореальных журчалок рода *Syrphus* вылетают ранней весной, когда на срезках *Salix lanata* они находят достаточное количество пектара и пыльцы (Чернов, 1966). С ивами связаны также все обнаруженные в северных тундрах листоблошки (*Psylla palmeni*, *P. zaicevi*) и большинство долгоносиков (*Lepyrus*, *Dorytomus*, *Orchestes*, *Rhynchaenus*). В зарослях ив наиболее многочисленны филофаги (в основном личинки шилкильчиков). Все это создает благоприятные трофические условия для лесных и кустарниковых насекомоядных птиц, таких, как пепочка-весничка, пепочка-теньковка, варакушка, которые по ивникам проникают глубоко в тундровую зону.

Редукция кустарникового яруса на водоразделах существенно отражается на составе животного населения. Виды птиц и насекомых, непосредственно связанные с кустарниками, в южной полосе подзоны типичных тундр исчезают с плакоров, а в северной — совсем.

В зональных сообществах в различных группах животных кустарниковые формы замещаются истинными тундровиками, гемарктиками или эвартками в нашем понимании. Это хорошо видно на примере листоедов: многочисленные в южных тундрах *Phratara polaris* и *Phytodecta pallida* тесно связаны с кустарниками, а представленные в типичных тундрах *Chrysolina subsulcata*, *Ch. septentrionalis*, *Ch. tolli* — настоящие тундровые формы, развивающиеся на травянистых растениях. Другой пример — два вида куропаток. Белая куропатка (*Lagopus lagopus*), излюбленные биотопы которой — заросли березки или ив, на Таймыре распространена примерно до середины подзоны типичных тундр (73—74° с. ш.) в долинах ручьев, полигональных заболоченных тундрах, но с водоразделов она исчезает. Здесь же проходит южная граница распространения тундряной куропатки (*L. mutus*) — массового вида в подзоне арктических тундр.

Несмотря на заметные изменения в составе растительного покрова, о чем будет сказано ниже, богатство флоры подзоны типичных тундр,

особенно ее южной полосы, на Таймыре того же порядка, что и подзоны южных тундр. Конкретные флоры насчитывают 200—220 видов в южной полосе и 150—170 — в северной. Отмеченное обеднение происходит в первую очередь за счет выпадения целого ряда семейств (*Pinaceae*, *Parnassiaceae*, *Empetraceae*, *Geraniaceae*, *Violaceae* и др.), уже в подзоне южных тундр представленными единичными видами, встречающимися редко, в локальных интразональных биотопах. Таким образом, скорее можно говорить не об обеднении, а о «чистке» видового состава. При этом количество семейств уменьшается незначительно; так, в Тарее отмечено 37 семейств, а южнее, в Крестах, — 43. Незначительно сокращается и число видов в пределах многовидовых семейств, которые играют большую роль на протяжении всей тундровой зоны — *Gramineae*, *Ranunculaceae*, *Scrophulariaceae*, *Rosaceae*. В ряде семейств (*Cyperaceae*, *Caryophyllaceae*, *Compositae*) такого обеднения не наблюдается, а для *Cruciferae* и *Saxifragaceae* отмечено увеличение числа видов. По-прежнему многовидовыми остаются такие роды, как *Carex*, *Ranunculus*, *Pedicularis*, *Eriophorum*; увеличивается число видов в родах *Saxifraga* и *Draba*; заметно уменьшается число видов только в роде *Salix*.

В животном мире таксономическое обеднение выражено резко. Так, в подзоне типичных тундр, не считая ее самой южной части, отсутствуют или становятся спорадическими представители насекомоядных млекопитающих, наземных моллюсков, комаров-бибионид, жуков-мяжкотелов. Резко уменьшается видовое разнообразие отряда клопов, цикадовых и др. Многие семейства и политипические роды представлены в типичных тундрах гораздо меньшим числом видов, чем в южных. Так, один из крупнейших в составе тундровой фауны родов насекомых *Syrphus* в южных тундрах Таймыра представлен, вероятно, не менее чем 20 видами. В подзоне типичных тундр число их резко сокращается, и у ее северных пределов встречается всего 3 вида, из которых 2 — типичные гемиаркты (Чернов, 1963, 1966, 1978).

Одна из характерных черт видового состава сообщества подзоны типичных тундр — относительно малое участие гипоарктических элементов. Хотя общее число гипоарктических видов цветковых растений может быть еще достаточно значительным (до 20%), они не входят в группу активных видов. Большинство их встречается единично по интразональным биотопам (*Cerastium maximum*, *Delphinium middendorffii*, *Ranunculus lapponicus*, *Ranunculus obtusata*, *Polemonium acutiflorum*, *Pyrethrum bipinnatum* и др.), и лишь некоторые играют еще заметную роль в сложении растительного покрова, но, как правило, на ограниченной территории (*Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix pulchra*, *S. lanata*, *Betula nana*, *Vaccinium vitis-idaea*). Распространение на север гипоарктиков обычно резко обрывается в южных пределах подзоны типичных тундр. Яркие примеры этого дают представители самых разных групп. Например, полевка Миддендорфа — массовый зверек в подзоне южных тундр Таймыра, а также в самых южных районах типичных тундр (бассейн Агапы), но уже в окрестностях Тарее отсутствует (за многие годы работы здесь не встречено ни одного зверька). Кулики малый веретенник и щеголь, паук *Lycosa hirta* — характерные обитатели южных тундр, но уже в бассейнах Агапы и Пуры они малочисленны, а в Тарее отсутствуют. В растительном мире такие же яркие примеры дают *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens*, *Rubus chamaemorus*, *Arctostaphylos alpina*; первые три вида еще встречаются в Тарее, но как очень редкие. Интересно отметить, что все перечисленные виды в подзоне южных тундр активно плодоносят, а в типичных тундрах те из них, которые там еще изредка встречаются, или не плодоносят, или плодоносят мало и не каждый год.

Вместе с тем в подзоне типичных тундр сохраняется значительное количество полизональных форм, которые входят и в число доминантных плакорных сообществ. Это преимущественно представители примитивных групп

наземных организмов. Среди растений — это мхи, для которых вообще характерна полизональность (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*), а среди животных — педобионты — дождевой червь (*Eisenia nordenskioldi*), панцирные клещи (*Liochthonius sellnicki*), ногохвостки (*Isotoma viridis*, *Folsomia diplophthalma*) и т. д. Гораздо меньше полизональных видов, входящих в состав зональных сообществ, среди цветковых растений и высших животных — крылатых насекомых, птиц, млекопитающих. Как правило, это малочисленные виды, играющие явно второстепенную роль в сообществах (жужелица *Notiophilus aquaticus*, *Polygonum viviparum*, *Juncus biglumis*, *Valeriana capitata*).

Другая категория полизональных видов связана с различными внеплакорными интразональными элементами, в том числе и с человеческими поселениями. Сюда относятся многие обитатели разнотравных склонов, берегов ручьев и рек, заболоченных припойменных участков: *Chrysosplenium alternifolium*, *Comarum palustre*, *Eriophorum angustifolium*, прибрежная жужелица *Elaphrus riparius*, листоеды — связанный с калужницей *Hydrothassa hannoverana* и с полынями — *Chrysolina marginata*, из птиц — гнездящиеся в укрытиях каменка (*Oenanthe oenanthe*), белая трясогузка (*Motacilla alba*) и т. д.

В целом во флоре и фауне преобладают арктические и аркто-альпийские виды. На плакорных подзонах типичных тундр господствуют виды, которые мы относим к гемиарктам, — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Salix reptans*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*. Анализ распределения гемиарктов за пределами подзоны типичных тундр дает основание предполагать, что они несколько более интенсивно заселяют подзону южных тундр, чем гипоаркты — подзону типичных. Например, такие обычные для данной подзоны виды, достигающие здесь бесспорного экологического расцвета, как муха-журчалка *Syrphus tarsatus*, жужелица *Amara alpina*, кулик-воробей (*Calidris minuta*) из животных и упомянутые выше растения, широко распространены и в южных тундрах. Довольно слабую роль в покрове типичных тундр играют и эварткты, такие, например, как *Salix polaris*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Alopecurus alpinus*. И гипоаркты, и эварткты, и некоторые полизональные представители более южных флор и фаун заметно обогащают флору и фауну подзоны типичных тундр. В то же время следует отметить, что у типичных представителей срединной подзоны экспансивные возможности в пределах зоны заметно больше, чем у эвартктов и гипоарктов.

Основная тенденция в изменении состава флоры и фауны в пределах подзоны типичных тундр от ее южных границ до северных — уменьшение роли (уход в интразональные местообитания), а затем и почти полное выпадение бореальных и гипоарктических видов. Значительно менее заметно обогащение видами с более северным распространением — *Cochlearia arctica*, *C. groenlandica*, *Saxifraga caespitosa*, *S. oppositifolia*, их число крайне ограничено. Поведение гемиарктов (их распределение по ландшафтному профилю, обилие) остается неизменным на протяжении всей подзоны.

Как отмечалось выше, важнейшее изменение в вертикальной структуре растительного покрова в подзоне типичных тундр по сравнению с южными тундрами — редукция верхнего кустарникового яруса в зональных сообществах. Единственный из кустарников, доходящий до северной границы подзоны, — *Salix reptans* — на водоразделах хотя и встречается довольно часто, имеет проективное покрытие 1—2%. Редукция кустарникового яруса не влечет за собой резких перемен в составе и структуре нижних ярусов в зональных сообществах. Некоторое обеднение флористического состава, выпадение гипоарктических и бореальных видов, с нашей точки зрения, не является прямым следствием редукции верхнего яруса. Характерные черты вертикальной структуры зональных сообществ

в подзоне типичных тундр — близость всех ярусов, небольшая высота всего профиля (не более 20 см) и каждого из ярусов, наличие в пределах одного яруса различных биоморф. В окрестностях Тарем (Матвеева, 1970; Матвеева и др., 1973) мы выделили следующие ярусы: моховой и лишайниково-моховой (с листоватыми формами лишайников), кустарничковый и лишайниково-кустарничковый (с кустистыми формами лишайников), травяной. Основные виды, формирующие эти ярусы, — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenithyrium nitens*, *Ptilidium ciliare*, *Peltigera aphthosa*, *Nephroma expallidum*, *Cladonia amaurocraea*, *C. elongata*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula beringiana*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Salix arctica*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*. Кустарничковый и травяной ярусы довольно разрежены, сомкнутость их не более 20—30%.

Самая важная и характерная ярусная часть зональных сообществ в подзоне типичных тундр — моховая дернина. Ее значение для жизнедеятельности всех организмов хорошо показала в работе Б. А. Тихомирова (1952). Именно мхи обеспечивают полную сомкнутость растительного покрова на подавляющей площади водораздельных пространств, что несомненно в свое время дало основание назвать эту подзону подзоной моховых тундр (Городков, 1935; Самбук, 1937). Мощность моховой дернины в зональных сообществах колеблется от 5 до 10 см; запасы живой массы мхов равны или немного превышают запасы надземных и подземных органов цветковых растений (Ходачек, 1970). Моховая дернина служит средой обитания для многих организмов: именно в ней обитают грибы и лишайники; в нее погружены стебли, корневища, а часто и корни цветковых растений; благодаря развитию мощной моховой дернины на водоразделах в подзоне типичных тундр процветают длиннокорневищные растения (Полозова, 1978). Большое влияние оказывает моховая дернина на температуру верхних горизонтов почвы, режим влажности, динамику и глубину сезонного протаивания почвы, причем это влияние может быть часто противоречивым. Так, с одной стороны, моховой покров задерживает оттаивание мерзлоты и прогревание почвы и тем самым отрицательно действует на развитие всех организмов, обитающих как в моховой дернине, так и в почве. С другой — препятствует термокарсту и тем самым оказывает стабилизирующее действие на растительный покров в целом. Губительные последствия сдирания моховой дернины в результате строительства, движения гусеничного транспорта хорошо известны.

В летнее время моховая дернина препятствует иссушению верхних горизонтов почвы, что крайне важно ввиду малого количества осадков. Весной и осенью, как губка, питаемая водой, создает условия, близкие к болотным. В осенне-зимний период это хорошее хранилище для семян растений, но в летнее время проростки часто гибнут в результате иссушения, а также недостатка питательных веществ. Фактически мхи являются не равноправными компонентами в сообществах, а служат средой обитания многих растений. В этом отношении мхи — настоящие эдификаторы, которые определяют состав и структуру сообществ в подзоне типичных тундр.

Моховая дернина служит средой обитания очень богатого в видовом отношении и самого важного ценоотическом комплексе животных. Этот комплекс обычно называют гемизаофоном (т. е. полуочевным). В него входит большое число видов похлосток (в подзоне типичных тундр Таймыра около 60 видов — Апаньева, 1973), клещей, из которых особенно важны панцирные (Апаньева и др., 1973), пауков сем. *Erigonidae*, жуков-стафилинов и др. Гемизаофические виды характеризуются рядом особенностей морфологии (умеренная редукция пигмента, органов зрения, выростов на теле и т. д.). Вместе с тем в моховой дернине обитают и представители собственно почвенного комплекса, преимущественно виды, связанные с поверхностным слоем почвы, — дождевые черви (*Eisenia nordenskioldi*),

несколько видов энхитреид, личинок комаров-долгоножек, жужелиц. В этом можно видеть широко известное явление смены ярусов: в принципе это обитатели почвы, но вследствие очень неблагоприятного температурного режима в минеральном слое они переселяются в моховую дернину. В самой нижней части моховой дернины, в месте ее контакта с почвой, где формируется тонкая торфянисто-перегнойная прослойка, сосредоточена в этих тундрах основная часть зоомассы, которая обычно не превышает 7—10 г/м² (сырой вес).

Комплекс обитателей надмоховых ярусов очень обеднен, что несомненно связано с уменьшением высоты растительного покрова и его разреженностью (проективное покрытие трав и кустарничков в зональных сообществах 20—30%). Из характерных обитателей травостоя здесь более или менее обычны личинки пилильщиков, коллемболы *Sminthurus* и *Entomobrya*, несколько видов клещей. Иногда встречаются цикадки и тли. Численность всех обитателей надмоховых ярусов очень низка.

Сообщества со сплошной моховой дерниной на водоразделах подзоны типичных тундр весьма стабильны по составу видов животных и растений, однообразны на больших пространствах. Там, где она нарушена, например в пятнистых тундрах, повышается разнообразие таксономического и экологического состава, динамичность и продукционные возможности (Чернов и др., 1974; Матвеева и др., 1973). Пятнистые тундры в подзоне типичных тундр развиты в основном на различных припойменных террасовых частях ландшафта, в условиях, более дрепированных и малоснежных по сравнению с плакорами. Здесь мы имеем в виду значительные по площади участки со строго определенным, характерным для данной подзоны и регулярно повторяющимся соотношением элементов горизонтальной структуры. Отдельные пятна голого грунта, и вообще участки с нарушенной моховой дерниной и оголенным грунтом, развиты на склонах, выпуклых возвышениях с сильной ветровой коррозией, и т. д. Во всех случаях независимо от причин нарушения целостности моховой дернины такие сообщества следует рассматривать как промежуточные стадии сукцессии, конечным этапом которой в данной подзоне должен быть сплошной моховой покров. (Здесь мы исключаем вопрос о вертикальной поясности и инверсии сообществ, аналогичных арктическим тундрам или полярным пустыням на повышепных элементах рельефа).

Пятнистые тундры этой подзоны типичных тундр, по нашим представлениям, — предклимаксовые стадии, которые по мере развития ландшафта в течение длительного времени (соизмеряемого с геологическим временем) переходят в собственно зональный климаксовый тип сообщества, на Таймыре представлен дриадово-осоково-моховыми тундрами (Матвеева, 1968) со сплошным покровом.

Очень важное диагностическое значение в типологии сообществ Арктики имеет комплекс организмов, связанных с поверхностью почвогрунтов. Для их обозначения можно использовать термины, употребляемые иногда в почвенной зоологии: «эпизафон», «эпибионт», «герпетобионт» или «эпизафический комплекс». В подзоне типичных тундр этот комплекс максимально развит на оголенных грунтах в пятнистых тундрах разного типа, а также на выходах коренных пород в виде щебнистых россыпей. В этот комплекс входит ряд растений — таких как виды цветковых (*Juncus biglumis*, *Sagina intermedia*, *Minuartia rubella*, *Epilobium davuricum* — Матвеева и др., 1973), лишайников (*Solorina saccata*, *Lecidea torneoensis*, *Bilimbia sphaeroides*, *Lopadium pezizoideum*, *Toninia lobulata*, *Bacomyces carneus*, *Pertusaria octomela*, *Rinodina roscida*, *R. turfacea*, *Lecanora epibryon*, *Pachyospora verrucosa* — Пийп, Трасс, 1971), мхов (*Psilopilum laevigatum*, *Polytrichum piliferum*, *Ceratodon purpureus*, *Tortula ruralis*, *T. mucronifolia*, *Tortella fragilis*, *Myurella julacea*, *Orthothecium strictum*, *O. chryseum*, *Hypnum bambergeri*, *H. revolutum* — Благодатских, 1973), а также животных — коллемболы родов *Tetracanthella* и *Hypogastrura*, жужелицы под-

рода *Cryobius*, клопы рода *Calacanthia*, комар-долгоножка *Tipula carinifrons* и др. Весь этот комплекс животных и растений приурочен или к поверхности грунта или к самому верхнему (1—2 см) слою почвы. Лишайники здесь образуют корочку, в которой минеральные частицы скреплены живыми и мертвыми слоевищами, мхи (часто только в ювенильном состоянии) образуют очень тонкую (до 0.5 см) дернину, прижатую к поверхности, цветковые растения растут единичными экземплярами, имеют маленькие размеры и поверхностные корневые системы с тонкими и нежными корнями. Для мелких животных, связанных с оголенным грунтом, характерны сильная пигментация, плотные покровы, ухудшение летных качеств или даже редукция крыльев, увеличение мощности пог. Эти пионерные группировки в некотором роде — прообраз или аналог более высокоарктических группировок арктических тундр и полярных пустынь. Но если в зоне полярных пустынь такие группировки являются копочной стадией растительного покрова (Матвеева, Чернов, 1976), то в подзоне типичных тундр это, напротив, — начальные этапы сукцессии, приводящей к восстановлению сплошного покрова (Матвеева, 1968; Чернов, 1978). В целом в подзоне типичных тундр эпизодический комплекс еще не имеет столь большого значения, как в арктических тундрах.

Редукция вертикального профиля затрагивает и подземные ярусы: несколько уменьшается глубина проникновения корней. Заметно сокращаются обилие и разнообразие комплекса ризофагов — животных, питающихся живыми корнями. Это в основном малочисленные личинки двукрылых, преимущественно из сем. *Sciaridae* и *Cecidomyiidae*. На пятнах голого грунта иногда встречаются личинки долгоносиков рода *Lepyrus*.

Максимальное обилие беспозвопочных, как правило, приходится на самый верхний горизонт (1—3 см) и зону контакта нижней мертвой части моховой дернины и почвы. Почти все группы педобиоптов, кроме нематод, практически исчезают на глубине 15—20 см при появлении замстного оглеения. Иногда отмечается несколько перепадов и максимумов численности беспозвопочных по глубине, а в некоторых случаях на пятнах голого грунта увеличение плотности организмов в единице объема почвы, и даже максимум их характерен для надмерзлотных слоев на глубине 30—50 см (Паринкина, 1971; Чернов и др., 1973). Это, вероятно, связано со слоистой структурой почвенного профиля, с перемешиванием почвы вследствие криогенных процессов.

Таким образом, общая тенденция изменения вертикальной структуры зональных сообществ при продвижении на север — постепенное сжатие профиля, сближение ярусов, сосредоточение жизни во все более узком слое почвы и приземном слое воздуха. В подзоне типичных тундр эта тенденция уже заметна на плакорах, но не столь сильно, как в высокоарктических районах.

Однако в подзоне типичных тундр еще имеются сообщества с достаточно мощными и дифференцированными наземными ярусами — различные разнотравно-злаковые и кустарничково-разнотравные сообщества, которые занимают склоны, преимущественно южной экспозиции, по крутым, дрепированным берегам рек, озер, распадков с дерновыми иллювиально-гумусовыми почвами, для которых характерна более глубокая гумусированность (Игнатенко, 1971). Эти сообщества резко контрастируют с плакорными моховыми тундрами. Проективное покрытие цветковых растений достигает здесь 80—90%, высота травяного яруса 30—40 см, моховая дернина отсутствует, флористический состав цветковых растений вдвое богаче, чем в зональных тундрах. Максимального развития достигает комплекс травостойных беспозвопочных (Чернов, 1973б, 1978), масса которых в этих биотопах в десятки раз выше, чем на плакорах. Здесь сосредоточена также основная масса антофильных насекомых, в максимальной степени проявляется их опылительная деятельность. Именно в этих сообществах сконцентрирована основная часть типичных эптомофильных

видов арктической флоры. Здесь обитает весьма богатая, разнообразная таксономически фауна ризофагов; с высокой плотностью, до нескольких десятков на 1 м², встречаются связанные с корнями бобовых клубеньковые долгоносики рода *Sitona*, с мясистыми корнями мытшиков — гусеницы листоверток рода *Olethreutes*, а с полыньями — рода *Epiblema* (Чернов, 1973). Существенные отклонения от общей тенденции редукции почвенного яруса наблюдаются и в характеристиках общего вертикального распределения педобионтов: пематоды встречаются здесь на глубине 90 см, энхитреиды — до 70, дождевые черви — до 50, коллемболы (опихиурусы) — до 60.

Травянистую (разнотравно-злаковую) и кустарниковую растительность в тундровой зоне следует рассматривать как в некотором роде антагонистические типы. Так, в подзоне южных тундр группировки лугового типа часто вытесняются из благоприятных для них местообитаний на южных склонах зарослями ив и березки. В подзоне типичных тундр климатические условия для развития луговых сообществ менее благоприятны, чем в более южных районах, но тем не менее здесь они развиты не хуже, а, может быть, даже лучше, чем в подзоне южных тундр из-за отсутствия конкуренции со стороны кустарников. Далее на север, в подзоне арктических тундр, разнотравные и разнотравно-злаковые группировки вследствие крайне неблагоприятных климатических условий угнетаются и становятся все более фрагментарными (Матвеева, Чернов, 1977). Признаки лугового типа там уже менее отчетливы, напротив, проявляются черты пионерности покрова. Поэтому контрастность между зональными и луговыми группировками южных склонов максимальна именно в подзоне типичных тундр.

Характерная особенность горизонтального сложения растительного покрова в зональных сообществах подзоны типичных тундр — сплошная сомкнутость растительной дернины. Она обеспечивается развитием мощного мохового покрова. Практически всем зональным сообществам свойственна контурная мозаичность. Структурными элементами горизонтального расчленения покрова этих сообществ являются микрогруппировки, приуроченные к различным элементам нанорельефа. В зональных сообществах в подзоне типичных тундр развит мелкобугорковый нанорельеф. Особенности роста мхов усиливают мозаику растительного покрова, так как мхи образуют сменяющие друг друга на небольшом расстоянии агрегации одного вида или агрегации нескольких видов, в связи с чем для зональных сообществ отмечается полидоминантность. Пестрота растительного покрова усиливается в пятнистых тундрах, в которых нарушается целостность дернины. Микрогруппировки, развивающиеся в понижениях, характеризуются полной сомкнутостью покрова, здесь хорошо развит лишайниково-моховой ярус, представители цветковых единичны, доминирующая жизненная форма — мхи. В микрогруппировках повышеней развиты моховой, лишайниково-кустарничковый и травяной ярусы. Для растительности пятен характерна несомкнутость покрова, состав и структура наименее сформированы. Это сукцессионные микросерии, специфичные для каждого типа сообществ. Растительность всех микрогруппировок в пределах одного типа тундры флористически весьма сходна: меняются в основном количественные соотношения и характер размещения видов (Матвеева и др., 1973).

Микрорельеф, обычно обусловленный термокарстом или морозным растрескиванием грунтов, — причина образования различных сочетаний растительных сообществ или их фрагментов, которые в общем плане объединяются в микрокомбинации (по Исаченко, 1969). В подзоне типичных тундр к таким микрокомбинациям относятся крупнопolygonальные комплексы (политональные болота, тундрово-болотные и болотно-тундровые комплексы), термокарстовые комплексы (двучленные с фоновой группировкой и многочленные); экологические ряды на склонах; микропояс-

ные ряды в озерных понижениях (Матвеева, 1978). В целом следует отметить, что в подзоне типичных тундр хорошо выражена «структурированность» покрова, т. е. здесь наиболее полно представлено большинство типов и вариантов пространственной структуры, характерных для тундровой зоны. К северу и к югу от типичных тундр эта структурированность сплывается. Причины этого в южных тундрах — смягчение климатических условий, повышение богатства и экологического разнообразия животного и растительного мира, усиление его средообразующей роли, вследствие чего парушается четкость в биотопическом распределении видов и имеется гораздо больше участков территории со смешанными структурными элементами, располагающимися без строгой закономерности; в арктических тундрах — наоборот, очень малое разнообразие флоры и фауны, своего рода нехватка видов для формирования разнообразных и устойчивых типов структуры, стирание биотопических привязанностей видов, общая сглаженность условий среды (Матвеева, Чернов, 1977).

Зональная растительность на плакорях в подзоне типичных тундр на Таймыре представлена группой кустарничково-травяно-моховых ассоциаций. Для сообществ этой группы характерно доминирование в моховом покрове *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*, а в верхних ярусах — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea*. Самая характерная и наиболее распространенная — дриадово-осоково-моховая ассоциация, в которой кустарнички представлены *Dryas punctata*. В других ассоциациях этой группы в качестве содоминантов могут выступать *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola grandiflora*, *Eriophorum vaginatum*; при этом состав мхов остается постоянным.

На более тяжелых суглинистых почвах в условиях повышенного увлажнения в южной полосе подзоны типичных тундр на водоразделах заметную примесь в покрове составляют кустарнички *Betula nana* и *Salix reptans*, при этом состав кустарничков, трав и мхов тот же самый, что и в зональных сообществах, названных выше. *B. nana* исчезает с плакоров на середине подзоны типичных тундр, примерно на широте 74°, *Salix reptans* встречается еще к северу от хр. Быррапа на широте 75° как содоминант в растительном покрове зональных сообществ и, естественно, в интразональных группировках в долинах рек. Поэтому в целом кустарничково-кустарничково-травяно-моховая группа ассоциаций характерна для южной полосы подзоны.

На более легких почвах в условиях дренированности и малоспежности преобладают сообщества группы кустарничково-моховых ассоциаций с доминированием мхов *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Rhytidium rugosum*, *Hypnum revolutum* и кустарничка *Dryas punctata*. Для этой группы сообществ наличие пятен голого грунта обязательно. В северной полосе (в бассейне р. Шрепк) в качестве содоминанта наравне с *D. punctata* выступает *Salix arctica*.

Озерные понижения, различные котловины, низкие пойменные террасы заняты полигональными болотами, для которых характерна комплексность растительного покрова. Центральные части полигонов, переувлажненные в течение всего лета, заняты осоково-моховыми сообществами с доминированием *Drepanocladus revolvens*, *D. latifolius*, *Meesia triquetra*, *Carex stans*, *C. chordorrhiza*, *Eriophorum angustifolium*. В ложбинах, разделяющих полигоны, обычно обводненных, растительность беднее по составу, доминируют обычно *Carex stans* и *Eriophorum angustifolium*, моховая дернина менее плотная, иногда отсутствует. Валики, приподнимающиеся по краям полигонов, сухие в летний период, заняты кустарничково-травяно-моховыми группировками, в которых состав мхов и кустарничков тот же, что и в зональных сообществах, но *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* замещается *C. stans*. Полигональные болота с таким набором растительных сообществ распространены на протяжении всей подзоны,

только в ее южной полосе на валиках иногда встречается *Betula nana*. Переходными между плакорными тундрами и болотами являются комплексы кустарниково-моховых заболоченных тундр и полигональные болотно-тундровые комплексы, в которых фрагменты болотных и тундровых сообществ чередуются в более или менее регулярном порядке. Подробно такие комплексы описаны нами для района Тарей (Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1978).

Кустарниковый тип растительности представлен моховыми ерниками (*Betula nana*—*Tomenthyllum nitens*—*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*), осоково-моховыми (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*—*Tomenthyllum nitens*) и злаково-моховыми (*Festuca cryophila*+*Poa arctica*—*Drepanocladus uncinatus*) ивняками из *Salix lanata* и осоково-пушицево-моховыми (*Tomenthyllum nitens*+*Calliergon richardsonii*—*Carex stans*+*Eriophorum angustifolium*) ивняками из *Salix reptans*. Все кустарниковые сообщества встречаются в интразональных местообитаниях и не занимают больших площадей. Они характерны только для южной полосы подзоны, в северной остаются только сообщества *S. reptans*.

Переувлажненные местообитания на отменях больших рек, по берегам озер заняты зарослями *Arctophila fulva*, *Carex stans*, *Dupontia fisheri*, *Eriophorum scheuchzeri*.

В распадках сохраняется поясное простираание растительных группировок. Верхний пояс занят кустарничково-моховыми сообществами с доминированием *Tomenthyllum nitens*, *Cassiope tetragona*, средний пояс слагается разнотравно- и ивково-моховыми сообществами с доминированием *Drepanocladus uncinatus*, *Salix polaris*, *Equisetum arvense*, *Ranunculus nivalis*, *Oxyria digyna*; вдоль русла развиты мелкоразнотравно-моховые (*Calliergon* spp., *Ranunculus nivalis*), осоково (*Carex stans*)-, дюпонциево (*Dupontia fisheri*)-, арктофилово (*Arctophila fulva*)-, пушицево (*Eriophorum angustifolium*)-моховые (*Calliergon* spp., *Bryum* sp.) сообщества. Характерно, что изо всех интразональных биотопов в подзоне типичных тундр почти полностью исчезают гипоарктические элементы, столь характерные для таких местообитаний в подзоне южных тундр.

В условиях хорошего дрепажа в верхних частях склопов, особенно на их перегибах, сильно обдуваемых и слабо заносимых снегом, развиты кустарничковые сообщества с доминированием *Dryas punctata* и *Cassiope tetragona*. Отличительная особенность этих сообществ от плакорных тундр — отсутствие в них мохового покрова. Разреженный травяной ярус слагается специфическими для таких биотопов видами злаков (*Koeleria asiatica*, *Festuca brachyphylla*) и разнотравья (*Oxytropis middendorffii*, *O. nigrescens*, *Pedicularis dasyantha*, *P. oederi*, *Saussurea uilesii*). Этим сообществам свойствен весьма богатый фаунистический состав. Обилие эпитофильного разнотравья привлекает сюда основную массу тундровых антофилов. Обилие кустарничков и мезофильного разнотравья в сочетании с хорошим прогревом поверхности почвы способствует концентрации разнообразных групп фитофагов. Характерна большая неравномерность распределения беспозвоночных, что определяется куртинным распределением растений. Хотя такие сообщества в целом занимают небольшие площади, они очень характерны для подзоны типичных тундр.

На южных склонах развиты разнотравно-злаковые сообщества. Эти сообщества лугового типа максимально контрастируют с собственно зональными дриадово-осоково-моховыми тундрами по богатству флористического состава, вертикальной и горизонтальной структуре покрова, продуктивности и запасам биомассы. Наиболее обильны в таких сообществах *Festuca brachyphylla*, *Trisetum sibiricum*, *Koeleria asiatica*, *Salix arctica*, *Cerastium maximum*, *Oxytropis middendorffii*, *Myosotis asiatica*, *Pedicularis verticillata*, *Astragalus subpolaris*, а всего здесь встречается более 100 видов цветковых растений.

В противоположность зональным сообществам луговые группировки наиболее расчленены в вертикальном направлении, что в равной степени относится как к растительному покрову, так и к почве, и к животному населению. В животном населении дерново-луговых почв можно выделить несколько обособленных друг от друга ярусов. В поверхностном рыхлом гумусированном слое мощностью около 5 см обильны гемизадафические похвостки, эузадафические онихиуриды, энхитреиды, личинки листоедов, тишюлид и жужелиц. В этом слое сосредоточена большая часть зоомассы. Следующий слой до глубины примерно 10 см резко уступает предыдущему по численности коллембол и энхитреид. Из первых здесь совсем не встречаются пигментированные прыгающие виды. В этом слое сконцентрирована основная масса крупных почвенных форм: *Eisenia nordenskioldi*, *Lepyrus*. Ниже располагается слой, куда проникают лишь едипичные дождевые черви, онихиуриды, энхитреиды, иногда в большом количестве встречаются *Sciaridae* в прослойках торфа до глубины 30 см. В луговых сообществах с более густым злаковым покровом и рыхлой подстилкой из злакового опада выделяется еще очень богатый папочвенный «подстилочный» ярус, где основную роль играют прыгающие пигментированные коллемболы, личинки и имаго жужелиц (*Pterostichus fastidiosum*, *P. borealis*, *P. erythropus*, *P. strigicollis*, *Amara alpina*, *Notiophilus aquaticus* и др.) и многоножки-литобииды (*Monotarsobius alticus*). Некоторая примесь в травостое кустарничков положительно влияет на численность почвообитающих беспозвоночных. Вообще, как правило, группировки смешанного характера как с признаками луговых, так и тундровых комплексов характеризуются более богатым животным населением.

Луговые группировки резко отличаются от плакорных зональных сообществ, что подчеркивает их интразональный характер. Эти отличия сводятся как к общим количественным характеристикам, указывающим на значительно более высокую интенсивность биологических процессов, так и ко многим особенностям структуры. В целом эти сообщества демонстрируют максимальные продукционные возможности в природных условиях тундровой зоны.

Основные доминанты в растительном покрове зональных биотопов — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomen-thyrium nitens*, *Ptilidium ciliare*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*; в интразональных биотопах с повышенным увлажнением — *Drepanocladus revolvens*, *Calliergon sarmentosum*, *C. richardsonii*, *Meesia triquetra*, *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *Salix reptans*; в дренажно-вапняных местообитаниях — *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*; в нивальных — *Drepanocladus uncinatus*, *Salix polaris*.

Заключая обзор состава и структуры органического мира подзоны типичных тундр на Таймыре, следует подчеркнуть, что в целом климатические режимы этой подзоны можно определить как умеренно экстремные, поэтому качественное и количественное обеднение животного и растительного мира тоже умеренное. Видовой состав таксономически и экологически достаточно разнообразен, чтобы могли формироваться стабильные и достаточно обособленные ценоотические комплексы, биотопические группировки, охарактеризованные выше. Именно в этой подзоне, кроме того, максимально выражены характерные для тундровой зоны ценоотические комплексы, в которых ведущая роль принадлежит гемияркам.

АРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ

Арктические тундры на Таймыре простираются узкой полосой вдоль северного и северо-восточного побережий Ледовитого океана. Южная граница подзоны арктических тундр в нашем понимании соответствует изотермам среднеиюльской температуры от 4° в центре полуострова до 5° на его восточной и западной окраинах (Матвеева, Чернов, 1977).

В. Д. Александрова (1971, 1977) относит к арктическим тундрам, включая Таймыр, более широкую полосу, ограниченную с юга примерно изотермой июля 6°. Сведения о составе животного населения и растительного покрова этой подзоны на Таймыре крайне скудны и касаются в основном северо-западного побережья (Бируля, 1907; Толмачев, Пятков, 1930; Тихомиров, 1948; Ребристая, Полозова, 1975). Для восточного побережья такие сведения вообще отсутствовали до 1972—1973 гг., когда была организована экспедиция БИН АН СССР в окрестности бухты Марии Провчищевой, результаты которой и приводятся в настоящем сборнике в соответствующих статьях. Некоторые общие особенности состава и структуры растительности и животного населения, особенности ландшафтного распределения видов отмечались нами ранее (Матвеева, Чернов, 1977, 1978), поэтому здесь мы ограничимся лишь краткими выводами.

По сравнению с подзоной типичных тундр отмечается значительное обеднение флоры цветковых растений, которое проявляется в уменьшении не только числа видов, но и надвидовых таксонов — семейств и родов. Конкретные флоры насчитывают около 100 видов, что почти вдвое меньше, чем в подзонах южных и типичных тундр. Отмечено также резкое обеднение видового состава фауны, в результате которого каждый из крупных таксонов или каждая экологическая группа представлена единичными видами. Характерная черта как флоры, так и фауны — чрезвычайно высокий удельный вес арктических видов. Ядро видов, играющих наиболее существенную роль в сложении зональных сообществ, состоит главным образом из эвартков, к которым из растений принадлежат *Salix polaris*, *Luzula confusa*, *Alopecurus alpinus*, *Cochlearia arctica*, *Papaver polare*, *P. pulvinatum*, а из животных — кулик-краснозобик, белая сова, пуночка, комар-долгоножка *Tipula carinifrons*, жук-стафилин *Tachinus arcticus* и др.

В результате отсутствия или слабой представленности некоторых жизненных форм растений, играющих заметную роль в сложении покрова в подзоне типичных тундр, изменяется структура растительности зональных сообществ. Так, отсутствие кустарников ведет к упрощению вертикальной структуры: уменьшается высота вертикального профиля и почти исчезает деление на ярусы. Изменения в растительном покрове влекут за собой упрощение вертикальной структуры животного населения: редукцию комплексов обитателей травяного яруса, ризофагов, обитателей глубоких слоев почвы. Наиболее высокая плотность беспозвоночных — на поверхности почвы, в ее верхнем слое и нижней части моховой дернины.

Несмотря на обеднение флоры и фауны, характерны относительно высокое флористическое богатство зональных сообществ, высокая плотность обитания отдельных видов животных, птиц и беспозвоночных. Как следствие высокой плотности популяций доминантных форм и замедленности продукционно-энергетических процессов суммарная зоомасса беспозвоночных относительно высока (табл. 1). Из адаптивных приспособлений у растений наиболее заметно изменение форм роста у ряда видов: усиление дернистости, формирование подушек, плотных куртин, спалер, много-

Т а б л и ц а 1

Суммарная зоомасса (сырой вес, г/м²) в различных элементах ландшафта на Таймыре (по Чернову, 1978)

Широтная категория	Голые грунты с лишайника- ми	Моховые перемычки	Тундры со сплошным моховым покровом	Луговые сообщества
Подзона арктических тундр . . .	14	20	—	29
Подзона типичных тундр	12	10	7	100
Подзона южных тундр	9	12	15	60

В подзоне типичных тундр основные черты климакса — стабильность состава на больших площадях, высокая автономность и сила средообразующего влияния, относительно низкая продуктивность и др. — свойственны плакорным осоково-лишайниково-моховым, осоково-ивово-лишайниково-моховым, осоково-дриадово-моховым и другим сообществам. Предклимаксовыми в тундровой зоне следует считать различные пятнистые тундры, располагающиеся на верхних падпойменных террасах. Для них характерны большее разнообразие видового и экологического состава и высокая количественная дифференцированность компонентов. При этом процесс зарастания пятен голого грунта можно рассматривать как модель общего тундрового сукцессионно-ландшафтного ряда (Матвеева, 1968; Черпов и др., 1971). Максимальные величины разнообразия, как правило, получаются на средних этапах сукцессии, на стадии зарастающего пятна с куртинным растительным покровом. Индекс разнообразия климаксовых группировок также достаточно высок, по ниже, чем на предшествующих стадиях (Черпов, 1978). Очень высокое значение индекса разнообразия можно рассматривать как показатель конгломератности, смешанности состава и высокой интенсивности продукционных процессов. Не слишком высокое значение индекса, напротив, свойственно стабильным и устойчивым группировкам.

Итак, в подзоне типичных тундр общий сукцессионный ряд на плакорах завершается сообществами со сплошной моховой дерпиной и весьма стабильным составом растительности и животного населения. Пятнистые тундры там представляют собой предклимаксовый тип и характеризуются повышенным разнообразием растительности и животного населения и более интенсивными продукционно-энергетическими процессами.

В подзоне арктических тундр на плоских и пологоувалистых поверхностях водоразделов, которым должны соответствовать собственно зональные типы растительности и животного населения, развиты полигонально-пятнистые сообщества, в которых оголенные группы занимают до 40% площади. В этих климатических условиях они являются конечным этапом пространственно-временной серии. Они характеризуются теми же чертами, что и предклимаксовые сообщества подзоны типичных тундр. В них сравнительно высока плотность и биомасса животного населения (выше, чем в климаксовых сообществах южной подзоны). При относительно однообразном таксономическом составе в них формируется весьма пестрый набор микрогруппировок, различающихся количественными соотношениями компонентов. Создается впечатление, что в подзоне арктических тундр общая сукцессия не доходит до конечной климаксовой стадии, а останавливается на предклимаксовой. Вероятно, именно это лежит в основе существенного повышения общей зоомассы и пестроты животного населения вопреки ухудшению климатических условий.

Эта тенденция продолжается и в полярных пустынях, где растительный покров уже утрачивает связность и имеет куртинный характер. Несмотря на крайнее обеднение таксономического состава, общая биомасса животного населения полярных пустынь относительно высока. Для почвенных беспозвоночных там оптимален куртинный тип сообществ (покрытие около 20%), аналогичный ранним и средним стадиям зарастания грунта в пятнистых тундрах. В более продвинутых полярнопустынных сообществах со значительным покрытием растительности (около 60%) наблюдаются отчетливые признаки деградации, что говорит о несоответствии климатическим условиям. Эти закономерности четко согласуются с общим положением теории сукцессии о том, что в экстремных условиях сукцессии укорочены и обрываются на ранних этапах.

Изложенные в настоящей статье данные показывают, что проблемы зональной типологии арктических сообществ должны решаться методом комплексного сравнительного анализа различных компонентов. Животные, растения или их различные группы подчас дают весьма различающиеся

направления изменений структуры сообществ. Лишь их совокупность позволяет выявить основные тенденции зональных преобразований структуры сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Растительность южного острова Новой Земли между 70°56' и 72°12' с. ш. — в кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. 2. М.—Л., 1956, с. 187—360.
- Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики. — Бот. журн., 1971, 56, 1, с. 3—21.
- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с. (Комаровские чтения, ХХІХ).
- Анапьева С. И. Погохотки (*Collembola*) Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 152—165.
- Анапьева С. И., Кривошук Д. А., Чернов Ю. И. Пащирные клещи *Oribatei* подзоны типичных тундр Западного Таймыра. — Там же, 1973, с. 148—151.
- Апдреев В. П. Растительность по природные районы восточной части Большеземельской тундры. — Тр. Полярной комиссии АН СССР, 1935, 22, с. 97.
- Апдреев В. П. Обследование тундровых пастбищ с помощью самолета. Л., 1938. 172 с.
- Арманд Л. Д. Логичность географических классификаций и схем районирования. — В кн.: Развитие и преобразование географической среды. М., 1964, с. 33—53.
- Берг Л. С. Зона тундры. — Изв. Ленингр. ун-та, 1928, 1, с. 191—233.
- Зируля А. Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири. — Зап. Акад. наук, сер. VIII, физ.-мат. отд-ние, 1907, XVIII, 2, с. 1—153.
- Злагодатских Л. С. Листостебельные мхи района Таймырского стационара Западный Таймыр. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 107—119.
- Зиноградова А. П. Геоботанический очерк оленьих пастбищ района реки Пясины. — Тр. Аркт. инст., 1937, 63, с. 5—45.
- Зворухин В. С. Пятнистые тундры и пликативные почвы Севера. (К 50-летию теории пятнистых тундр В. Н. Сукачева). — Землеведение, 1960, 5, с. 123—144.
- Зордков Б. П. Растительность тундровой зоны СССР. М.—Л., 1935. 142 с.
- Зордков Б. П. Растительность и почвы о. Котельного. — В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. 2. М.—Л., 1956, с. 7—132.
- Тригорьев А. А. Типы географической среды. М., 1970. 468 с.
- Цибнер В. Д. Заросли ивы мохнатой за 75-й параллелью. — Изв. ВГО, 1961, 93, 4, с. 334—336.
- Гматепко И. В. Почвы основных типов тундровых биогеоценозов Западного Таймыра (на примере стационара Ботанического института АН СССР). — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 57—107.
- Гсаченко А. Г. Основы ландшафтоведения и физико-географического районирования. М., 1965. 327 с.
- Гсаченко Т. И. Сложение растительного покрова и картографирование. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., 1969, с. 20—33.
- Гесков А. И. Арктическая тундровая область: Б. Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) область; В. Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область. — В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.—Л., 1947, с. 14—17.
- Гатвеева Н. В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр). — Бот. журн., 1968, 14, 53, с. 1588—1601.
- Гатвеева Н. В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр). — Автореф. канд. дис. Л., 1970. 23 с.
- Гатвеева Н. В. Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Структура и функция биогеоценозов таймырской тундры. Л., 1978, с. 72—113.
- Гатвеева Н. В., Полозова Т. Г., Злагодатских Л. С., Дорого-стайская Е. В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 7—49.
- Гатвеева Н. В., Чернов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—311.
- Гатвеева Н. В., Чернов Ю. И. Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1977, 62, 6, с. 938—953; 1978, 63, 3 с. 313—325.

топ, весьма насыщенный жизнью, с относительно высокой ценотической активностью организмов. Об этом говорят весьма высокие показатели количественного развития животного населения почв. Даже на самых оголенных, сплошь покрытых щебнем группах величина зоомассы около 1—2 г/м². Под лишайниковыми или водорослевыми тонкими корочками она возрастает до 6—10 г/м². Примерно такая же зоомасса отмечена на зарастающих пятнах в подзоне типичных тундр (Чернов, 1973а). Плотность населения беспозвоночных и их биомасса в мохово-лишайниковых подушках даже выше, чем в моховых тундрах, — около 20 г/м²; в среднем с учетом соотношения площадей элементов сообщества ее можно оценить в 6 г/м², в некоторых же группировках она достигает 15 г/м². Примерно такая же зоомасса в зональных сообществах подзоны типичных тундр, однако там ее основу составляют крупные формы — дождевые черви, личинки типулид, а здесь — представители мейофауны, в частности хирономиды, поэтому суммарный метаболизм животного населения в полярных пустынях должен быть относительно высоким. Вместе с тем очевидно, что столь высокая биомасса — одно из следствий замедленности метаболической активности, растянутости жизненного цикла, т. е. результат накопления массы.

В автотрофном звене сообществ полярных пустынь первостепенную роль играют микроскопические водоросли. В связи с этим в полярных пустынях своеобразны трофо-энергетические отношения. По составу компонентов пищевых цепей они сходны с водными экосистемами, т. е. относятся к более примитивному типу, чем развитые типичные паземные (Матвеева, Чернов, 1976). Доминанты животного населения полярных пустынь — это в основном группы, которые следует причислять к микрофитофагам. Такое питание характерно для личинок хирономид, коллембол, многих нематод и, вероятно, в значительной степени для энхитреид. Эти особенности трофики определяют специфические, характерные для сообществ полярных пустынь с большими площадями голых грунтов соотношения зоомассы и прироста цветковых растений, обычно составляющих основу фитомассы. В районе м. Челюскин годичный прирост падцельной части цветковых растений составляет примерно 4 г/м², а зоомасса в среднем, с учетом соотношения фрагментов в наиболее характерных сообществах — около 3.5 г/м². Отношение зоомассы к приросту фитомассы (около 0.9) следует считать очень высоким. Оно относительно высоко также и в подзоне арктических тундр. Так, в окрестностях бухты Марии Прончищевой в полигонально-пятнистых тундрах оно равно 0.3. В типичных тундрах отношение зоомассы к приросту цветковых растений почти в 10 раз меньше — около 0.04.

Общее обеднение флоры и фауны приводит к уменьшению разнообразия типов растительных сообществ и животного населения. В районе м. Челюскин господствуют сообщества, которые относятся к моховому и лишайниковому типам растительности. Здесь отсутствуют представленные в подзоне арктических тундр сообщества кустарничкового и травяного типов. Цветковые растения редко входят в состав даже содоминантов и нигде не доминируют. По сравнению с тундровой зоной меняется состав доминантов мхов. Только здесь лишайники образуют самостоятельные сообщества не в интразональных биотопах, а на плакорах, и, таким образом, лишайниковый тип растительности является здесь зональным наравне с моховым. Характерная особенность зоны полярных пустынь — исчезновение различий между зональной и интразональной растительностью. Это справедливо и для сообществ животного населения.

Основные черты, по которым мы отнесем район м. Челюскин к зоне полярных пустынь, следующие: 1) сильная разреженность растительного покрова, разорванность растительной дернины, первичность голых грунтов; 2) замедленность процессов разложения, отсутствие торфонакопления и вообще слабый процесс почвообразования; 3) сосредоточенность жизни

в узкой плелке у поверхности грунта, отсутствие вертикальной дифференциации; 4) общая «миниатюризация» жизни: уменьшение особей растений и животных, замещение более крупных видов более мелкими; 5) резкое обеднение флоры и фауны во всех группах, отсутствие кустарничков в растительном покрове; 6) смена доминантов по сравнению с тундровой зоной: в растительном покрове абсолютно преобладают мхи и лишайники, роль цветковых растений минимальна; в составе животного населения отсутствуют крупные сапрофаги, преобладают микрофаги; 7) образование подушечных форм во всех группах растений, особенно у мхов и лишайников; 8) отсутствие интразональных группировок.

Пока мы еще не можем достаточно объективно оценить уровень различий между подзонами. Дело осложняется тем, что в разных подзонах ведущими, отражающими наиболее важные особенности структуры, являются разные показатели. Сейчас пока ясно одно: различия между всеми тремя подзонами тундр гораздо более глубоки, чем между подзонами в умеренном климатическом поясе, например в системе лесных зон. Очень резкие широтные градиенты и различия в структуре сообществ — характерная черта ландшафтов экстремных типов климата. Это касается также и видовых ареалов, и приспособительных особенностей доминантов.

В процессе зональных преобразований тундровых сообществ существенно меняется их ярусность. По сравнению с южными тундрами в зональных сообществах типичных тундр происходят существенные изменения вертикальной структуры: выпадает кустарничковый ярус. При этом вертикальный профиль оставшейся части не претерпевает каких-либо заметных изменений. Состав доминантов мохового и надмохового травяно-кустарничкового яруса остается прежним.

При продвижении к северу в пределах подзоны типичных тундр постепенно обедняется флора при сохранении основного типа морфологии растительного покрова. Выпадают кустарники средней высоты (*Salix lanata*, *Betula nana*). При этом вначале исчезают формы прямостоячих кустов, стелющиеся же кустарники (*Salix arctica*) не исчезают до самых северных границ подзоны, а *Salix reptans* встречается в зональных сообществах еще на широте 75°. Стелющаяся форма *Betula nana* в северной части подзоны исчезает и с плакоров, и из интразональных местообитаний. Этому факту многие авторы (Андреев, 1938; Александрова, 1971, 1977) придают главенствующее значение при разграничении подзон арктических и типичных тундр и проводят границу между ними по северному пределу распространения *Betula nana* на плакорах. Но на Таймыре по обе стороны от этой границы растительный покров сходен не только по флористическому составу, но и по составу доминантов, вертикальной и горизонтальной структуре. Например, в окрестностях Тарее (73°) и в бассейнах р. Шренк (75°), р. Нижняя Таймыра в районе оз. Энгельгардт на водоразделах развиты весьма сходные дриадово-осоково-моховые мелкобугорковые тундры со сплошным покровом, с доминированием *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*. *Betula nana* действительно отсутствует севернее оз. Таймыр, но и в Тарее в аналогичных условиях (на плакорах) она встречается как небольшая примесь. Можно считать, что зональный тип растительности в обоих районах одинаков.

В. Д. Александрова (1977) территорию к северу от оз. Таймыр относит к подзоне арктических тундр, при этом она делит ее на две полосы — северную и южную. Мы полагаем, что граница между этими двумя полосами гораздо существеннее, чем между подобластями субарктических и арктических тундр в понимании В. Д. Александровой. По нашим представлениям, граница между северной и южной полосами арктических тундр

по В. Д. Александровой (1977) — это граница между подзонами типичных и арктических тундр. Попутно отметим, что замена терминов — подзона на подобласть — в данном аспекте неправомерна, так как речь идет о сугубо типологических категориях.

На протяжении подзоны типичных тундр происходит постепенное обеднение флоры за счет выпадения тех ее элементов, которые уже и на юге подзоны являлись представителями более южных районов. К тому же исчезают в большей мере те виды, которые не играют существенного значения в сложении основных растительных сообществ данной подзоны. Рубеж между арктическими и типичными тундрами представляется нам более значительным, чем граница между подзоной типичных и южных тундр, так как здесь происходит заметная смена в составе и структуре зональных сообществ.

Самым ярким, бросающимся в глаза даже непосвященному, отличием подзоны арктических тундр от типичных является несомкнутость покрова на плакорах. Если в более южных районах пятнистые тундры и встречаются, то они занимают там вышуклые или наиболее возвышенные участки склопов, перегибы от водораздела в долины рек, на несравненно меньших площадях по сравнению с зональными сообществами с сомкнутым покровом. Важно и то, что в типичных тундрах такие пятна обычно вторичного происхождения, т. е. возникают путем разрыва сплошной моховой дернины. В подзоне арктических тундр полигонально-пятнистые тундры относятся преимущественно к пликативному типу (Говорухин, 1960), т. е. пятна образуются в результате того, что растительность заполняет трещины, смыкаясь по ним в виде сети, иными словами, голые грунты здесь преимущественно первичны. В этом принципиальное различие между южными пятнистыми и арктическими тундрами. В этом и основное отличие в горизонтальной структуре зональных сообществ подзоны арктических тундр: несомкнутость покрова как результат нехватки растительных ресурсов для формирования сплошного покрова. Следует оговорить, что в подземной части, несмотря на некоторую разреженность на полигонах, корневые системы цветковых растений образуют сплошной слой. В вертикальной структуре по сравнению с подзоной типичных тундр принципиальных изменений не происходит. Только благодаря несомкнутости покрова не образуется сплошных ярусов-слоев.

Т а б л и ц а 2

Участие некоторых групп цветковых в сложении растительных сообществ на Таймыре

Группа растений	Южные тундры	Типичные тундры	Арктические тундры	Полярные пустыни
Злаки	+++	+	+++	+++
Осоки	++++	++++	+	—
Ожки	+	+	++++	—
Ивы кустарниковые	++++	++++	—	—
Ивы кустарничковые	+++	+++	++++	—
Березы	++++	+	—	—
Гвоздичные	+	+	+	+++
Маки	+	+	+++	+
Крестоцветные	+	+	+++	+
Камнеломки	+	+	++++	+++
Розоцветные	+++	++++	++	—
Бобовые	+++	+++	+	—
Эрикоидные	++++	+++	—	—
Поричниковые	+	++	+	—
Сложноцветные	+	++	+	—

П р и м е ч а н и е. «++++» — виды широко распространены, доминируют в зональных сообществах; «+++» — виды часто встречаются в зональных сообществах, но не в большом обилии; «++» — виды встречаются нечасто, но в игравональных сообществах могут доминировать; «+» — виды встречаются редко и единично; «—» — виды отсутствуют или встречаются крайне редко.

Зато происходят очень заметные изменения в составе видов и жизненных форм, а также их роли в сложении растительного покрова. При общем обеднении флоры арктических тундр главенствующую роль в формировании подмохового яруса начинают играть совершенно другие группы (табл. 2, 3); изменения в моховом ярусе менее существенны: доминантами остаются те же виды мхов, что и в типичных тундрах (табл. 4), отмечается лишь некоторое обеднение флоры мхов и некоторых черт их экологии.

Т а б л и ц а 3

Участие некоторых видов цветковых в сложении растительных сообществ в различных подзонах на Таймыре

Вид	Южные тундры	Типичные тундры	Арктические тундры	Полярные пустыни
<i>Salix reptans</i>	+ + + +	+ + + +	+	—
<i>S. pulchra</i>	+ + + +	—	—	—
<i>S. lanata</i>	+ + + +	+ + + +	—	—
<i>Salix arctica</i>	+	+ + + +	+	—
<i>S. polaris</i>	+ + + +	+ + + +	+ + + +	—
<i>Betula nana</i>	+ + + + +	+ + + + +	—	—
<i>Dryas punctata</i>	+ + + + +	+ + + + +	+ + +	—
<i>Cassiope tetragona</i>	+ + + + +	+ + + + +	—	—
<i>Alopecurus alpinus</i>	+	+	—	—
<i>Arctagrostis latifolia</i>	+	+	—	—
<i>Deschampsia glauca</i>	+ +	+	+ + + +	+ + + +
<i>Phippsia algida</i>	+	+	—	+ + + +
<i>Dupontia fisheri</i>	+	+ + + +	—	—
<i>Arctophila fulva</i>	+ + + +	+ + + +	+	—
<i>Eriophorum angustifolium</i>	+ + + + +	+ + + + +	—	—
<i>E. scheuchzeri</i>	+ + + + +	+ + + + +	—	—
<i>E. vaginatum</i>	+ + + +	+ + + +	+	—
<i>Carex stans</i>	+ + + + +	+ + + + +	+ + + +	—
<i>C. ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i>	+ + + + +	+ + + + +	+	—
<i>Luzula nivalis</i>	+	+	+ + + + +	—
<i>L. confusa</i>	+	+	+ + + + +	—
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	+	+	—	—
<i>Cerastium regelii</i>	+	+	—	—
<i>C. bialynickii</i>	+	+ + + +	+ + + +	—
<i>Saxifraga hirculus</i>	+	+	—	—
<i>S. platysepala</i>	—	+	—	—
<i>S. cernua</i>	+ +	+	—	+ + + +
<i>S. caespitosa</i>	—	+	—	—
<i>S. oppositifolia</i>	—	+	—	—
<i>S. serpyllifolia</i>	—	+	—	—
<i>Novosieversia glacialis</i>	—	+ + + +	—	—
<i>Vaccinium uliginosum</i>	+ + + + +	+ + + +	—	—
<i>V. vitis-idaea</i>	+ + + +	+ + + +	—	—

Итак, при продвижении с юга на север происходит не просто замена на плакорах одних типов сообществ другими, но и их обеднение: снижение флористического и фаунистического разнообразия, уменьшение биомассы, упрощение вертикальной структуры, разреженность покрова. На крайнем северном пределе существования растительные сообщества уже не просто обеднены, а падают в пионерной стадии. Таким образом, мы имеем как бы аналог сукцессионного ряда сообществ от пионерных в полярных пустынях до более зрелых на юге тундровой зоны. «Зрелость» сообществ в подзоне южных тундр проявляется прежде всего в сомкнутости и видовой насыщенности растительного покрова на плакорах. Уже у северных границ типичных тундр и особенно в подзоне арктических характерная черта горизонтальной структуры сообществ — отсутствие сомкнутого покрова. В полярных пустынях нарушается и связность покрова, характерны разрозненные мелкие фрагменты, доминирующим становится куртинно-подушечное распределение растений. Пятнистые тундры встреча-

Т а б л и ц а 4

Участие некоторых видов мхов в сложении растительных сообществ
в различных подзонах на Таймыре

Вид	Южные тундры	Типичные тундры	Арктические тундры	Полярные пустыни
<i>Sphagnum</i> spp.	+ + +	+	+	—
<i>Polytrichum</i> spp.	+ + +	+	+	+
<i>Ditrichum flexicaule</i>	+	+	+ + +	+ + + + +
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	+	+	+	+ + + + +
<i>Dicranum</i> spp.	+ + + + +	+ + + + +	+	+
<i>Rhacomitrium</i> spp.	+ + + + +	+ + + + +	+	+ + + + +
<i>Bryum</i> spp.	—	+	+ + +	+ + + + +
<i>Aulacomnium turgidum</i>	+ + + + +	+ + + + +	+ + + + +	+ + + + +
<i>Meesia</i> spp.	+ + +	+ + +	—	—
<i>Campylium</i> spp.	+	+	+	+
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	+ + +	+ + +	+	+
<i>D. revolvens</i>	+ + +	+ + +	+ + +	+
<i>Calliergon</i> spp.	+ + +	+	+	+
<i>Tomenthypnum nitens</i>	+ + + + +	+ + + + +	+ + + + +	+
<i>Orthothecium chryseum</i>	+	+	+	+ + + + +
<i>Hypnum</i> spp.	+ + +	+ + +	+	+
<i>Rhytidium rugosum</i>	—	+	—	—
<i>Hylacomium splendens</i>	+ + + + +	+ + + + +	+ + + + +	+
<i>Ptilidium ciliare</i>	+ + + + +	+ + + + +	+	—
<i>Gymnomitrium corallioides</i>	—	—	+ + +	+ + +

ются и в южных тундрах, и даже в лесотундре, но там паличие голого грунта не есть результат неспособности растений образовать сомкнутый покров, а напротив — следствие разрыва некогда сплошной дернины под воздействием неблагоприятных факторов, таких как солифлюкция, морозное растрескивание, водная и ветровая эрозия и т. д. В северных же районах, особенно в зоне полярных пустынь, голые грунты первичны, а растительные группировки налагаются на них, формируясь прежде всего вдоль трещин, в западинках. Кроме этого важнейшего различия генезиса голых грунтов, заметна разница в занимаемой ими площади в зональных сообществах в разных подзонах (от 20—30% в типичных, 50—60% в арктических тундрах до 80—90% в полярных пустынях), в размерах пятен и полигонов, их количестве на единицу площади (рис. 3): к северу размеры полигонов уменьшаются, а количество их на единицу площади увеличивается.

Различия в степени сомкнутости растительного покрова в плакорных сообществах, на наш взгляд, могут служить одним из существенных признаков при разграничении зональных категорий, поскольку это внешнее, физиономически хорошо заметное проявление средообразующей роли растительности. Так, давно отмечалось влияние моховой дернины на температурный режим, влажность почвы, глубину сезонного оттаивания мерзлоты, характер почвообразовательных процессов (например, формирование торфянистых горизонтов), семенное возобновление и т. д. Одинаковая глубина сезонного протаивания на плакорах в подзонах типичных и арктических тундр, несмотря на разное количество тепла, может быть объяснена большим содержанием оголенных грунтов в последней, что и способствует лучшему прогреванию почвы. Возрастание роли цветковых, в частности группы арктического разнотравья, на плакорах в арктических тундрах и лишайников в полярных пустынях (табл. 5) также, вероятно, — следствие меньшей конкуренции с мхами.

В типичных тундрах сплошная моховая дернина оказывает отрицательное влияние на деятельность почвенных беспозвоночных, в полярных же пустынях изолированные моховые подушки или не влияют на температурный режим в почве, или играют в этом отношении положительную роль.

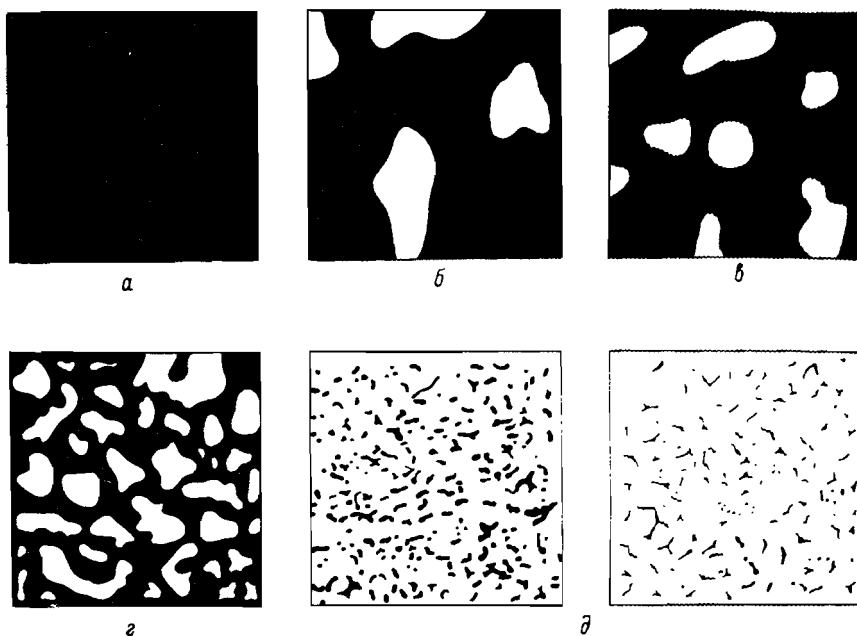


Рис. 3. Различные типы распределения растительности в разных зональных подразделениях Таймыра.

а — сплошной покров в зональных сообществах южных и типичных тундр; б — покров в пятнистых тундрах в подзоне южных; в — типичных тундр; г — полигонально-сетчатый покров в зональных сообществах в арктических тундрах; д — куртино-подушечный тип покрова в полярных пустынях.

Примеры можно продолжать, но все они говорят о том, что степень покрытия растительности далеко не такой формальный признак, как это может показаться на первый взгляд.

Т а б л и ц а 5

Участие некоторых видов лишайников в сложении растительных сообществ в различных подзонах на Таймыре

Вид	Южные тундры	Типичные тундры	Арктические тундры	Полярные пустыни
<i>Sphaerophorus globosus</i>	+	—	+	++
<i>Psoroma hypnorum</i>	+	—	+	+++
<i>Nephroma ex pallidum</i>	—	+++	—	—
<i>Peltigera aphthosa</i>	+	+++	+++	—
<i>P. canina</i>	—	+++	+	—
<i>Solorina saccata</i>	+	+	—	+
<i>S. crocea</i>	+	+	—	++
<i>Cladina arbuscula</i> ssp. <i>beringiana</i>	+	+++	—	—
<i>Cladonia elongata</i>	+	+++	—	+
<i>C. amaurocraea</i>	+	+++	—	+
<i>C. pyxidata</i>	+	+++	+++	+
<i>Stereocaulon</i> spp.	+++	+	+	+++
<i>Cetraria cucullata</i>	+++	+++	+++	+++
<i>C. delisei</i>	+++	+	+	+++
<i>C. islandica</i> s.l.	+++	+	+	+++
<i>Dactylina arctica</i>	+	+++	+++	+
<i>D. ramulosa</i>	—	—	+	+++
<i>Thamnolia vermicularis</i> s.l.	+	+++	+++	+++

Ряд плакорных сообществ от подзоны южных тундр до полярных пустынь можно рассматривать как аналог сукцессионного ряда. С позиций теории сукцессии особенно важна проблема климакса в тундровой зоне.

В подзоне типичных тундр основные черты климакса — стабильность состава на больших площадях, высокая автономность и сила средообразующего влияния, относительно низкая продуктивность и др. — свойственны плакорным осоково-лишайниково-моховым, осоково-ивово-лишайниково-моховым, осоково-дриадово-моховым и другим сообществам. Предклимаксовыми в тундровой зоне следует считать различные пятнистые тундры, располагающиеся на верхних надпойменных террасах. Для них характерны большее разнообразие видового и экологического состава и высокая количественная дифференцированность компонентов. При этом процесс зарастания пятен голого грунта можно рассматривать как модель общего тундрового сукцессионно-ландшафтного ряда (Матвеева, 1968; Чернов и др., 1971). Максимальные величины разнообразия, как правило, получают на средних этапах сукцессии, на стадии зарастающего пятна с куртинным растительным покровом. Индекс разнообразия климаксовых группировок также достаточно высок, но ниже, чем на предшествующих стадиях (Чернов, 1978). Очень высокое значение индекса разнообразия можно рассматривать как показатель конгломератности, смешанности состава и высокой интенсивности продукционных процессов. Не слишком высокое значение индекса, напротив, свойственно стабильным и устойчивым группировкам.

Итак, в подзоне типичных тундр общий сукцессионный ряд на плакорах завершается сообществами со сплошной моховой дерниной и весьма стабильным составом растительности и животного населения. Пятнистые тундры там представляют собой предклимаксовый тип и характеризуются повышенным разнообразием растительности и животного населения и более интенсивными продукционно-энергетическими процессами.

В подзоне арктических тундр на плоских и пологоувалистых поверхностях водоразделов, которым должны соответствовать собственно зональные типы растительности и животного населения, развиты полигонально-пятнистые сообщества, в которых оголенные грунты занимают до 40% площади. В этих климатических условиях они являются конечным этапом пространственно-временной серии. Они характеризуются теми же чертами, что и предклимаксовые сообщества подзоны типичных тундр. В них сравнительно высока плотность и биомасса животного населения (выше, чем в климаксовых сообществах южной подзоны). При относительно однообразном таксономическом составе в них формируется весьма пестрый набор микрогруппировок, различающихся количественными соотношениями компонентов. Создается впечатление, что в подзоне арктических тундр общая сукцессия не доходит до конечной климаксовой стадии, а останавливается на предклимаксовой. Вероятно, именно это лежит в основе существенного повышения общей зоомассы и пестротности животного населения вопреки ухудшению климатических условий.

Эта тенденция продолжается и в полярных пустынях, где растительный покров уже утрачивает связность и имеет куртинный характер. Несмотря на крайнее обеднение таксономического состава, общая биомасса животного населения полярных пустынь относительно высока. Для почвенных беспозвоночных там оптимален куртинный тип сообществ (покрытие около 20%), аналогичный ранним и средним стадиям зарастания грунта в пятнистых тундрах. В более продвинутых полярнопустынных сообществах со значительным покрытием растительности (около 60%) наблюдаются отчетливые признаки деградации, что говорит о несоответствии климатическим условиям. Эти закономерности четко согласуются с общим положением теории сукцессии о том, что в экстремных условиях сукцессии укорочены и обрываются на ранних этапах.

Изложенные в настоящей статье данные показывают, что проблемы зональной типологии арктических сообществ должны решаться методом комплексного сравнительного анализа различных компонентов. Животные, растения или их различные группы подчас дают весьма различающиеся

направления изменений структуры сообществ. Лишь их совокупность позволяет выявить основные тенденции зональных преобразований структуры сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Растительность южного острова Новой Земли между $70^{\circ}56'$ и $72^{\circ}12'$ с. ш. — в кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. 2. М.—Л., 1956, с. 187—360.
- Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики. — Бот. журн., 1971, 56, 1, с. 3—21.
- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с. (Комаровские чтения, XXIX).
- Анапьева С. И. Ноговостки (*Collembola*) Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 152—165.
- Анапьева С. И., Криволюцкий Д. А., Черпов Ю. И. Паширные клещи *Oribatei* подзоны типичных тундр Западного Таймыра. — Там же, 1973, с. 148—151.
- Андреев В. Н. Растительность и природные районы восточной части Большеземельской тундры. — Тр. Полярной комиссии АН СССР. 1935, 22, с. 97.
- Андреев В. Н. Обследование тундровых пастбищ с помощью самолета. Л., 1938. 172 с.
- Армапд Л. Д. Логичность географических классификаций и схем районирования. — В кн.: Развитие и преобразование географической среды. М., 1964, с. 33—53.
- Берг Л. С. Зона тундры. — Изв. Ленингр. ун-та, 1928, 1, с. 191—233.
- Бируля А. Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири. — Зап. Акад. наук, сер. VIII, физ.-мат. отд-ние, 1907, XVIII, 2, с. 1—153.
- Благодатских Л. С. Листостебельные мхи района Таймырского стационара Западный Таймыр. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 107—119.
- Виноградова А. П. Геоботанический очерк оленьих пастбищ района реки Пясинь. — Тр. Аркт. инст., 1937, 63, с. 5—45.
- Говорухин В. С. Пятнистые тундры и пликативные почвы Севера. (К 50-летию теории пятнистых тундр В. П. Сукачева). — Землеведение, 1960, 5, с. 123—144.
- Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.—Л., 1935. 142 с.
- Городков Б. Н. Растительность и почвы о. Котельного. — В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. 2. М.—Л., 1956, с. 7—132.
- Григорьев А. А. Типы географической среды. М., 1970. 468 с.
- Дибнер В. Д. Заросли ивы мохнатой за 75° -й параллелью. — Изв. ВГО, 1961, 93, 4, с. 334—336.
- Игнатьенко И. В. Почвы основных типов тундровых биогеоценозов Западного Таймыра (на примере стационара Ботанического института АН СССР). — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 57—107.
- Исаченко А. Г. Основы ландшафтоведения и физико-географического районирования. М., 1965. 327 с.
- Исаченко Т. И. Сложение растительного покрова и картографирование. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., 1969, с. 20—33.
- Лесков А. И. Арктическая тундровая область; Б. Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) область; В. Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область. — В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.—Л., 1947, с. 14—17.
- Матвеева Н. В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясинь (Западный Таймыр). — Бот. журн., 1968, 11, 53, с. 1588—1601.
- Матвеева Н. В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясинь (Западный Таймыр). — Автореф. канд. дис. Л., 1970. 23 с.
- Матвеева Н. В. Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Структура и функция биогеоценозов таймырской тундры. Л., 1978, с. 72—113.
- Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 7—49.
- Матвеева Н. В., Черпов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, 61, 3, с. 297—311.
- Матвеева Н. В., Черпов Ю. И. Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1977, 62, 6, с. 938—953; 1978, 63, 3 с. 313—325.

- Паривкина О. М. К микробиологической характеристике некоторых почв Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 108—115.
- Шийн Т. Х., Трасс Х. Х. Напочвенные лишайники окрестностей Тарей (Западный Таймыр). — Там же, с. 151—160.
- Полозова Т. Г. К биологии и экологии карликовой березки (*Betula nana* L.) в восточноевропейской лесотундре. — В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. Л., 1966, с. 166—225.
- Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978, с. 114—144.
- Ребристая О. В., Полозова Т. Г. Флористические находки на острове Диксон (Западный Таймыр). — Новости систематики высших растений, 1975, 12, с. 280—281.
- Самбук Ф. В. Краткий очерк растительности Таймыра. — В кн.: Проблемы Арктики. I. Л., 1937, с. 127—153.
- Самбук Ф. В., Дедов А. А. Подзоны припечорских тундр. — Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 1934, 4, с. 29—52.
- Сочава В. Б., Городков Б. Н. Арктические пустыни и тундры. — В кн.: Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М. 1: 4 000 000. М.—Л., 1956, с. 61—138.
- Таймыро-Североземельская область. Под редакцией Р. К. Сиско. Л., 1970. 373 с.
- Тихомиров Б. А. К характеристике флоры западного побережья Таймыра. Петрозаводск, 1948. 85 с. (Тр. Карело-Финск. ун-та, 2).
- Тихомиров Б. А. Значение мохового покрова в жизни растений Крайнего Севера. — Бот. журн., 1952, 37, 5, с. 629—638.
- Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. 1—3. — Тр. Полярной комиссии АН СССР, 1932, 8, с. 5—126; 13, с. 5—75; 1935, 25, с. 5—80.
- Толмачев А. И., Пятков Н. П. Обзор сосудистых растений острова Диксон. — Тр. Бот. музея. Л., 1930, 12, с. 147—179.
- Ходачек Е. А. Растительная масса тундровых фитоценозов Западного Таймыра. — Бот. журн., 1969, 54, 7, с. 1059—1073.
- Ходачек Е. А. Семейная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра. — Бот. журн., 1970, 55, 7, с. 995—1010.
- Черпов Ю. И. Материалы по фауне сирфид тундровой зоны. — Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та, 1963, 124, зоология, с. 101—107.
- Черпов Ю. И. Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР. — В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М., 1966, с. 52—91.
- Черпов Ю. И. Геозоологическая характеристика территории Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973а, с. 187—200.
- Черпов Ю. И. Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Западного Таймыра. — Там же, 1973б, с. 166—179.
- Черпов Ю. И. Некоторые закономерности приспособления наземных животных к ландшафтно-зональным условиям. — Журн. общ. биол., 1974, 35, 6, с. 563—570.
- Черпов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Черпов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с.
- Черпов Ю. И., Анапьева С. И., Кузьмин Л. Л., Хаярова Е. П. Некоторые особенности вертикального распределения беспозвоночных в почвах тундровой зоны. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 180—186.
- Черпов Ю. И., Анапьева С. И., Хаярова Е. П. Комплекс почвообитающих беспозвоночных в пятнистых тундрах Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 198—211.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.—Л., 1966. 94 с. (Комаровские чтения, XIX).
- Юрцев Б. А. Флора Сухар-Халта. Л., 1968. 236 с.
- Kjellman F. G. Die Phanerogamenflora der Sibirischen Nordküste. Die Wissenschaftlichen Ergebnisse der Vega-Expedition. 1. 1883, S. 94—139.
- Porsild A. E. Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago. — Bull. Nat. Mus. Canada, 1957, 146. 209 p.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
<i>Предисловие</i>	3
<i>П. В. Матвеева</i> . Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин)	5
<i>О. М. Паринкина</i> . Микрофлора почв полярных пустынь мыса Челюскин	28
<i>Ю. И. Чернов, Б. Р. Стриганова, С. И. Ананьева, Л. Л. Кузьмин</i> . Животный мир полярной пустыни мыса Челюскин	35
<i>И. Н. Сафронова</i> . Сосудистые растения мыса Челюскин	50
<i>Л. С. Благодатских, А. Л. Жукова, И. В. Матвеева</i> . Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин	54
<i>Т. Х. Пийл</i> . Напочвенные лишайники мыса Челюскин	61
<i>М. В. Чугунова</i> . Некоторые химические свойства почв мыса Челюскин	74
<i>И. В. Матвеева</i> . Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр)	78
<i>О. М. Паринкина</i> . К характеристике микрофлоры почв арктических тундр северо-восточной части Таймыра	110
<i>О. И. Сумина</i> . Растительность байджарахов в окрестностях бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр)	118
<i>Л. С. Благодатских, А. Л. Жукова, И. В. Матвеева</i> . К флоре листостебельных и печеночных мхов окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр)	133
<i>Т. Х. Пийл</i> . Напочвенные лишайники окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр)	140
<i>С. И. Ананьева, Д. А. Кривошукский, Ю. И. Чернов</i> . Панцирные клещи (<i>Oribatei</i>) в подзоне арктических тундр на северо-востоке Таймыра	144
<i>С. И. Ананьева, Ю. И. Чернов</i> . Ногохвостки (<i>Collembola</i>) в подзоне арктических тундр на северо-востоке Таймыра	148
<i>Т. Г. Голозова</i> . Широтные изменения соотношений жизненных форм сосудистых растений на Таймыре	154
<i>О. М. Паринкина</i> . Продуктивность микрофлоры почв Таймыра как критерий их биологической активности	160
<i>Ю. И. Чернов, И. В. Матвеева</i> . Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре	166

АРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ И ПОЛЯРНЫЕ ПУСТЫНИ ТАЙМЫРА

Утверждено к печати

*Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР*

Редактор издательства М. А. Белкина
Художник И. П. Кремлев
Технический редактор Н. А. Кругликова
Корректоры Л. М. Бова,
Н. И. Журавлева и М. А. Стрелетова

ИБ № 8908

Сдано в набор 13.02.79. Подписано к печати
05.07.79. М-27206. Формат 70×108^{1/16}. Бумага
типографская № 2. Гарнитура обыкновенная.
Печать высокая. Печ. л. 13+8 вкл. (1 печ. л.)=
19.60 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 21.31. Тираж 1050.
Изд. № 7135. Тип. зак. 121. Цена 3 р.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.533 (571.511)

Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин). М а т в е с в а И. В. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 5—27.

Главная черта горизонтальной структуры растительности — несомкнутость покрова. Основные типы распределения растительной дернины — куртинно-подушечный и полигонально-сетчатый. По принципу доминирования жизненных форм все сообщества в районе м. Челюскин можно отнести к моховому и лишайниковому типам растительности. Для выходов алевритов и кварца характерны лишайниковые и мохово-лишайниковые группировки почти без участия цветковых растений. На редких выходах доломитов располагается серия группировок с различной степенью задернованности растением: от почти лишенных высших растений полигональных каменных пустынь до группировок с проективным покрытием 60%. На четвертичных отложениях также формируются различные группировки, представляющие серии от пустынь с единичными растениями до сообществ с полигонально-сетчатой структурой. Основные доминанты среди мхов — *Aulacomnium turgidum*, *Orthotrichum chryseum*, *Ditrichum flexicaule*, среди лишайников — *Cetraria delisei*, *C. islandica* var. *polaris*, *C. cucullata*, *Thamnia vermicularis*. Адаптивных возможностей цветковых растений не хватает, чтобы участвовать в сложении растительного покрова наравне со споровыми. В полярных пустынях они полностью утрачивают свое доминирование. Среодообразующая роль растительности в целом резко снижается из-за низкой продуктивности, незначительного поступления органики в почву, слабого развития корневых систем, общей разреженности покрова и т. д. Лит. — 15 назв., ил. — 20, табл. — 1.

УДК 576.8 : 631.46 (571.511)

Микрофлора почв полярных пустынь мыса Челюскин. П а р н к и н а О. М. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 28—34.

Излагаются некоторые результаты микробиологических наблюдений, проведенных на нескольких стационарных участках м. Челюскин. На примере уменьшения общего количества микроорганизмов, сокращения размера бактериальной продукции и резкого обеднения флористического состава микробного ценоза показано снижение биологической активности полярнопустынных почв. Отмечается, что в микрофлоре изучавшихся почв преобладают олиготрофные и олигонитрофильные виды и микроорганизмы, использующие минеральный азот. Рассматривается характер развития бактериальных сообществ в почвах полярных пустынь. Обсуждается роль растительного покрова в рассматриваемом регионе Таймыра в процессе почвообразования и отсутствия стимулирующего влияния доминантов растительного покрова на микрофлору почвы. Лит. — 17, ил. — 8, табл. — 2.

УДК 591.553 (571.511)

Животный мир полярной пустыни мыса Челюскин. Чернов Ю. И., Стриганова В. Р., А н а н ь е в а С. И., Кузьмин Л. Л. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 35—49.

В составе животного мира полярной пустыни на м. Челюскин отсутствуют многие крупные группы наземных животных, составляющие важную часть сообществ тундровой зоны, в том числе ее северной подзоны (*Tipulidae*, *Araneina*, *Staphylinidae*, *Lumbricidae* и др.). Основные доминанты среди беспозвоночных — группы относительно низкого филогенетического уровня, относящиеся к категориям микро- и мейофауны: *Nematoda*, *Enchytraeidae*, *Tardigrada*, *Collembola*, *Chironomidae*, *Mycetophilidae*. Отсутствуют крупные сапрофаги, преобладают микрофитотрофные формы. Полностью отсутствуют в составе фауны типичные тундровые (гемиарктические) и гипоарктические виды, но сохраняются некоторые полизональные. Наиболее характерные элементы фауны — эварткты и гиперарткты (по Чернову, 1977). Плотность популяций беспозвоночных относительно велика, что определяет большую зоомассу, которая примерно такая же, как и в тундровой зоне. Биотопические привязанности животных ослаблены, большинство видов заселяет любые элементы ландшафта полярной пустыни. Лит. — 16 назв., ил. — 4, табл. — 3.

УДК 582.35 (571.511)

Сосудистые растения мыса Челюскин. С а ф р о н о в а И. И. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 50—53.

Приводится список сосудистых растений для самой северной точки материка Евразия, включающий 57 видов с указанием их распространения и экологии. На основании краткого анализа флоры м. Челюскин относится к высокоарктическим флорам. Лит. — 7 назв.

УДК 582.232 (571.511)

Лишестебельные и печеночные мхи мыса Челюскин. Б л а г о д а т с к и х Л. С., Жук ова А. Л., М а т в е е в а Н. В. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра, Л., «Наука», 1979, с. 54—60.

На м. Челюскин обнаружено 75 видов листостебельных и 24 видовых и внутривидовых таксона печеночных мхов. Наиболее богаты в видовом отношении семейства листостебельных мхов — *Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, *Bryaceae*. Полностью отсутствуют представители сем. *Sphagnaceae*, *Mniaceae*. Основные доминанты в растительном покрове — *Ditrichum flexicaule*, *Orthotrichum chryseum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Aulacomnium turgidum*. Большинство видов образует полусферические подушки. Печеночные мхи встречаются часто, но обычно в виде незначительных примесей к листостебельным мхам, только *Gymnomitrium coralloides* и *Cephalozieella arctica* образуют заметные скопления. Лит. — 7 назв., ил. — 1.

УДК 582.29 (571.511)

Папочечные лишайники мыса Челюскин. П и й н Т. Х. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 61—73.

Систематический список папочечных лишайников полярных пустынь м. Челюскин содержит 125 видов; в нем приводится новая комбинация вида *Xanthoria subfruticulosa* (Flenk.) Piiп. Таксономический анализ 136 видов (из 28 семейств и 54 родов) показывает некоторое обеднение папочечной лишайнофлоры по сравнению с равнинными тундрами Таймыра, при этом у многих видов наблюдаются пониженная жизнеспособность и низкая встречаемость. Географический анализ показывает господство арктоальпийских (53.6%) и арктических (16%) видов. Далее следуют мультирегиональные (12.8%), гипоаркто-монтанные (7.2%) виды и др. Почти все часто встречающиеся виды — аркто-альпийские. Обсуждается группа активных видов папочечной лишайнофлоры. Приводятся данные о приуроченности папочечных лишайников к различным местообитаниям. Сравняется флористическое богатство зональных группировок и петрофильных вариантов в зависимости от кислотности грунта и некоторых других факторов. Лит. — 8 назв., ил. — 3, табл. — 3.

УДК 631.4 (571.511)

Некоторые химические свойства почв мыса Челюскин. Чугунова М. В. В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 74—77.

Дается краткая характеристика химических свойств арктических почв района м. Челюскин. Исследованные почвы отличаются тяжелым механическим составом, близкой к нейтральной реакцией среды, сравнительно высоким содержанием гумуса, узким отношением С : N, высокой степенью насыщенности основаниями, малым содержанием азота, подвижных форм фосфора и калия. Лит. — 11 назв., табл. — 1.

УДК 582.35; 581.553 (571.511)

Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). М а т в е в а П. В. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 78—109.

Флора сосудистых растений окрестностей бухты Марии Прончищевой насчитывает 96 видов, принадлежащих к 17 семействам, 47 родам. Ведущие семейства — *Cruciferae*, *Gramineae*, *Saxifragaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*. Характернейшая особенность флоры — высокий удельный вес собственно арктического и аркто-альпийского элементов. Главная черта растительного покрова — его несомнненность, обусловленная суровостью климата. Доминирующий тип распределения растительности — полигонально-сетчатый. Зональный тип растительности — моховой, представленный группой травяно-кустарничково-моховых ассоциаций с доминированием в моховом покрове *Hylacomium splendens* var. *alaskanum* и *Tomenthypnum nitens*, в травяно-кустарничковом ярусе — *Salix polaris*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Alopecurus alpinus*. Приводится схема типологической классификации растительных сообществ и их описание. Лит. — 24 назв., ил. — 7, табл. — 3.

УДК 576.8 : 631.46 (571.511)

К характеристике микрофлоры почв арктических тундр северо-восточной части Таймыра. П а р и к и н а О. М. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 110—117.

Представлены основные результаты изучения микрофлоры почв арктических тундр в районе бухты Марии Прончищевой. Отмечается, что характерной особенностью микрофлоры почв арктических тундр, равно как и остальной части тундровой зоны Таймыра, является интенсивное ее развитие в период конца июля—начала августа. Рассматриваются данные по общему количеству микроорганизмов и размеру бактериальной продукции, распределению микроорганизмов по почвенному профилю, трофическим потребностям микрофлоры, степени развития основных физиологических и систематических групп почвенных микроорганизмов и скорости разложения целлюлозы в арктических тундрах. Показано различное влияние на микрофлору почвы отдельных компонентов растительного покрова. Изучение микробного пейзажа почв позволило обнаружить смену местообитаний с максимально выраженным для арктических тундр количеством и разнообразием микрофлоры. Лит. — 4 назв., ил. — 9, табл. — 5.

Растительность байджарахов в окрестностях бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). Сумина О. И. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 118—132.

Байджарахи — специфический арктический термокарстовый рельеф. Массивы байджарахов (группы сравнительно крупных бугров, разделенных ложбинами) широко распространены в окрестностях бухты Марии Прончищевой. Приводится подробный анализ видового состава растительности массивов; описана горизонтальная структура растительного покрова байджарахов и ложбин; для растительных группировок, приуроченных к буграм, установлено 4 типа, для группировок ложбин — 2, и дана их характеристика; на основе классификации, ранее разработанной для байджарахов о-ва Котельного, в окрестностях бухты Марии Прончищевой выделено по растительности 3 типа массивов. Приведены конкретные описания массивов разных типов. Отмечается сходство растительности байджарахов побережья бухты Марии Прончищевой и о-ва Котельного, особенно на уровне целых массивов. Лит. — 7 назв., ил. — 3, табл. — 4.

К флоре листостебельных и печеночных мхов окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). Благодарских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», с. 133—139.

В окрестностях бухты Марии Прончищевой обнаружено 65 видов листостебельных и 46 видовых и внутривидовых таксонов печеночных мхов. Полученные сведения дают представление о наиболее обильных и часто встречающихся видах. Листостебельные мхи сохраняют ведущую роль в сложении растительных сообществ. Основные доминанты — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*. Почти полностью исчезают сфагновые мхи, найдено всего 2 вида — *Sphagnum plathyphyllum* и *S. fimbriatum*. Роль печеночных мхов заметно уменьшается по сравнению с подзоной типичных тундр. Из печеночных мхов лишь *Gymnomitrium coralloides* бывает обилён, выступая пионером зарастания различных грунтов. Лит. — 9 назв.

Напочвенные лишайники окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). Пийп Т. Х. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 140—143.

Предварительный список напочвенных лишайников арктических тундр окрестностей бухты Марии Прончищевой содержит 142 вида из 29 семейств и 57 родов. Основная часть напочвенных лишайников относится к аркто-альпийскому (52.1%) и арктическому (11.3%) элементам. По сравнению с полярными пустынями м. Челюскин здесь несколько выше доля мультирегионального (17.6%) и гипоаркто-монтажного (9.2%) элементов. Лишайники не входят в состав доминантов зональных сообществ в исследуемом районе, но видовая насыщенность ими конкретных биотопов довольно высока. Лит. — 1 назв.

Панцирные клещи (Oribatei) в подзоне арктических тундр на северо-востоке Таймыра. Апаньева С. И., Кривошук Д. А., Чернов Ю. И. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 144—147.

На побережье бухты Марии Прончищевой обнаружено 9 видов панцирных клещей, из которых самые многочисленные — типичные арктические виды (*Hermannia gigantea*, *Diapleobates variables*, *D. notatus*, *Melanozetes orientalis*). Остальные, широко распространенные в различных зонах виды встречены в небольшом числе экземпляров. Почти все виды — типичные поверхностные формы с прочным панцирем, хорошо приспособленные к обитанию на поверхности оголенных грунтов. Лит. — 15 назв., табл. — 1.

Ногохвостки (Collembola) в подзоне арктических тундр на северо-востоке Таймыра. Диньева С. И., Чернов Ю. И. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 148—153.

В арктических тундрах таксономический состав коллембол примерно вдвое беднее, чем в типичных. Однако численность сохраняется на том же уровне, что и в южных подзонах. Основные доминанты группировок коллембол зональных сообществ — типичные арктические виды. Полизональные виды достаточно обильны только в интразональных частях ландшафта, например в лугах. Лит. — 11 назв., табл. — 1.

Широтные изменения соотношений жизненных форм сосудистых растений на Таймыре. Полозова Т. Г. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 154—159.

Приводятся данные о количественных соотношениях различных жизненных форм во флоре типичных тундр, арктических тундр и полярных пустынь. С юга на север обедняется состав кустарников и кустарничков, в группе травянистых многолетников увеличивается доля стержнекорневых и короткокорневищных и уменьшается доля длиннокорневищных растений. Сходно изменяется состав биоморф в плакорных сообществах и в группах доминирующих видов указанных подзон. Широкие изменения состава жизненных форм связаны с подзональными особенностями структуры растительного покрова — уменьшением его сомнитности, упрощением вертикального строения, снижением доминирующей роли мхов. Лит. — 6 назв., табл. — 2.

УДК 576.8 : 631.46 (571.511)

Продуктивность микрофлоры почв Таймыра как критерий их биологической активности. Парникова О. М. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 160—165.

На примере изменения продукционной способности бактерий в различных почвах т-ова Таймыр показана смена биологической активности почв под влиянием экологических условий и климатических факторов среды. Отмечается, что в подзоне типичных тундр экологические различия местообитаний находят отражение в размере бактериальной продукции, определяемой интенсивностью развития микрофлоры. В более суровых условиях арктических тундр и полярных пустынь постепенно стираются различия в продуктивности микрофлоры разных мест обитания и наблюдается значительное падение уровня биологической активности почв. В экстремальных условиях влияние географического фактора значительно превосходит воздействие экологической обстановки. Лит. — 12 назв., ил. — 4, табл. — 1.

УДК 581.524.42; 591.553 (571.511)

Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., «Наука», 1979, с. 186—200.

Рассмотрены основные черты структуры сообществ подзон южных, типичных и арктических тундр, а также полярных пустынь Таймыра. С продвижением от южных тундр к полярным пустыням резко уменьшается таксономическое и экологическое разнообразие сообществ, меняется состав доминантов, характер их ландшафтно-зонального распределения, упрощается вертикальное сложение, преобразуется горизонтальная структура. Южные и типичные тундры существенно различны по характеру лрусности, но весьма сходны по строению основной части растительного покрова — моховой дернины. В подзоне типичных тундр — наибольшее разнообразие вариантов структуры сообществ. Различия между типичными и арктическими тундрами более существенны, чем между типичными и южными. В арктических тундрах весьма специфичны набор доминантов и горизонтальная структура; для таксономического состава характерна единичная видовая представительность многих групп животных и растений. Для полярных пустынь характерно общее таксономическое обеднение, выпадение крупных групп животных и растений, нарушение связности покрова из макрофитов, резкое повышение эдификаторной роли мелких организмов; основной средой обитания и ценологических связей всех групп организмов являются оголенные грунты. Отмечены наиболее существенные широтно-зональные рубежи на Таймыре. Лит. — 56 назв., ил. — 3, табл. — 5.

КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»
МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО ЗАКАЗАТЬ
В МАГАЗИНАХ КОНТОРЫ «АКАДЕМКНИГА»

Адреса и почтовые индексы магазинов:

- 480091 **Алма-Ата**, ул. Фурманова, 91/97
- 370005 **Баку**, ул. Джапаридзе, 13
- 320005 **Днепропетровск**, пр. Гагарина, 24
- 734001 **Душанбе**, пр. Ленина, 95
- 375009 **Ереван**, ул. Тумабяна, 31
- 664033 **Иркутск**, ул. Лермонтова, 289
- 252030 **Киев**, ул. Ленина, 42
- 252142 **Киев**, пр. Вернадского, 79
- 252030 **Киев**, ул. Пирогова, 4
- 277001 **Кишинев**, ул. Пирогова, 28
- 343900 **Краматорск** (Донецкой обл.), ул. Марата, 1
- 660049 **Красноярск**, пр. Мира, 84
- 443002 **Куйбышев**, пр. Ленина, 2
- 192104 **Ленинград**, Д-120, Литейный пр., 57
- 199164 **Ленинград**, В-164, Таможенный пер., 2
- 199004 **Ленинград**, В-4, 9 линия, 16
- 220072 **Минск**, Ленинский пр., 72
- 103009 **Москва**, ул. Горького, 8
- 117312 **Москва**, ул. Вавилова, 55/7
- 630076 **Новосибирск**, Красный пр., 51
- 630090 **Новосибирск**, Академгородок, Морской пр., 22
- 142292 **Пушино** (Московской обл.), «Академкнига»
- 620151 **Свердловск**, ул. Мамина-Сибиряка, 137
- 700029 **Ташкент**, ул. Ленина, 73
- 700100 **Ташкент**, ул. Шота Руставели, 43
- 700187 **Ташкент**, ул. Дружбы народов, 6
- 634050 **Томск**, наб. реки Ушайки, 18
- 450059 **Уфа**, ул. Р. Зорге, 10
- 720001 **Фрунзе**, бульв. Дзержинского, 42
- 310003 **Харьков**, Уфимский пер., 4/6