

А.В. Галанин

Флора и ландшафтно-экологическая структура растительного покрова



Ю.П. Кожевников. Чукотка, Иультинская трасса, перевал через хр. Искатень

**Владивосток: Дальнаука
2005**

УДК (571.1/5)/ 581/9/08

Галанин А.В. **Флора и ландшафтно-экологическая структура растительного покрова.** Владивосток: Дальнаука, 2005. 272с.

Рассматриваются теоретические вопросы структурной организации растительного покрова. Дается обоснование двух аспектов организации: таксономического и эколого-ценотического, анализируются основные понятия геоботаники, флористики и фитоценологии, сформулированы геохимические принципы оптимальной организации экосистем, показаны роль и место растительного покрова в биосфере в свете этих принципов. Выявлена флористическая структура растительного покрова ряда конкретных ландшафтных районов в разных природных зонах и флористических провинциях СССР. Показано, что графы флористического сходства фитогеохор отражают экологическую структуру ландшафтов и позволяют решать ряд конкретных вопросов, связанных с организацией растительного покрова. Использована оригинальная методика анализа степени равномерности флористической структуры растительного покрова, показано разнообразие структур, обычно рассматриваемых как континуум. Разработан метод сопряженного анализа таксономической, эколого-ценотической и ареалогической структур конкретных флор, обсуждаются вопросы генезиса этих флор. Книга рассчитана на флористов, геоботаников и ландшафтоведов.

Издано по решению Научно-издательского совета Дальневосточного отделения АН СССР (1991)

Издание второе, дополненное по решению Ученого совета Ботанического сада-института ДВО РАН (2005)

Ответственный редактор первого издания д.б.н. Ю. П. Кожевников

Ответственный редактор второго издания д.б.н. А.В. Беликович

Рецензенты:

д.б.н. А. Г. Крылов,

к.б.н. Л.С. Благодатских

©Автор, 2005 г.

©БСИ ДВО РАН, 2005 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

Со дня выхода первого издания этой книги прошло 15 лет. Это были не простые годы для ботаники в России. Политическая и экономическая катастрофы, постигшие нашу страну, отбросили ее на задворки развитого мира. Причем произошло это так быстро, что граждане не успели сообразить, куда же мы движемся. Страна двигалась назад, но с помощью зеркал политического обмана, установленных вместо лобового стекла, у нас возникало ощущение движения вперед в светлое будущее, где каждый непременно будет богат.

Научное сообщество для горбачевской «перестройки и ускорения» оказалось структурой весьма инертной. Вплоть до конца 80-х годов мы ботаники продолжали работать на достойном уровне, нисколько не отставая от своих зарубежных коллег, а кое в чем и опережая их. Глоток свободы слова, который дала перестройка, позволил нам исследователям «развязать языки» и написать много хороших статей и монографий, - что называется откровенно высказаться.

Геоботаника и флористика в России в 20-м веке были сильны теоретически и организационно. Это позволило издать многотомную сводку по флоре сосудистых растений огромной территории СССР, шло к завершению издание многотомных флористических сводок по советской Арктике, Дальнему Востоку, Центральной Сибири, Европейской части СССР. Флористическая школа А.И. Толмачева и Б.А. Юрцева работали на уровне мировых стандартов. Метод конкретных флор позволил оптимизировать флористические исследования на два порядка. Этим методом группа ботаников из 5-7 человек за 10-15 лет могли изучить биоразнообразие растительного покрова территории размером с Францию. Прежними методами на это требовалось несколько сотен лет.

В 1992г. финансирование научных исследований в России прекратилось. Ученые имели в виде зарплаты некое скудное пособие, на которое невозможно было организовать полевые исследования даже в окрестностях города, где располагался институт или лаборатория. Сотрудники старшего поколения обрабатывали свои прежние материалы, публиковали по ним статьи и монографии, защищали диссертации, а вот молодые ученые, не имея прежних материалов, попросту уходили в бизнес и в безмерно раздувшиеся весьма «кормные» чиновничьи конторы. Ботаника начала хиреть в кадровом плане. Целое десятилетие продолжалось это падение российской ботаники.

За десять лет постарели ученые старшего поколения, многие из них ушли в мир иной, старшими стали средние, к которым принадлежит и автор этой монографии. А вот за нами хиазм в 10-15 лет, а за этим хиазмом поколение молодых. Средних почти нет. Молодые ученые читают статьи и книги, изданные за последние 10 лет, они чаще ориентируются в своих исследованиях на зарубежных ученых. Ведь там за рубежом не было такого хиазма поколений, не было такого спада финансирования. Статьи и книги отечественных ботаников, изданные в период с 1985 по 2005 гг. в отечественных изданиях очень малыми тиражами, сегодня недоступны нашей молодежи. Я видел как в подвалах наших академических и неакадемических институтов лежат тиражи изданных в этот период книг, так как денег на рассылку их по библиотекам страны и Мира не было ни у институтов, ни у авторов.

Данная монография вышла в свет в конце 1991 г. Примерно 30 экземпляров было разослано издательством в виде обязательной рассылки, еще штук 50-60 я разослал друзьям и знакомым и 20-30 разослал в центральные библиотеки. Оставшиеся 350 экземпляров тиража от случая к случаю, в основном во время конференций, раздавал и рассылал в течение 10 лет. Сегодня у меня на руках осталось не более 10 экземпляров. Не раз убеждался, что эта моя книга вызывала интерес у молодых ученых, некоторые из них удивлялись, почему она осталась в тени и мало известна, находя в ней кое-что полезное и в теоретическом и в методическом плане.

Сегодня есть прекрасная возможность сделать наши научные публикации доступными ученым всего мира, даже если они опубликованы в заштатном городе Урюпинске. Для этого есть сеть Интернет, есть сайты институтов, личные сайты исследователей. Мое поколение ученых обязано разместить в этой сети все свои лучшие статьи и монографии и доказать таким образом молодому поколению в нашей стране и ученым за рубежом, что «слухи о смерти ботанической науки в России» слишком преувеличены.

При подготовке электронного варианта монографии я не мог не внести в нее некоторую корректировку и по части теоретической, и по части нового материала, собранного за эти 15 лет мной и моими учениками аспирантами и соискателями. Для того чтобы книга не была скучной, в ее Интернетом варианте помещены цветные фотографии тех объектов и тех районов, о которых идет речь в данной монографии.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение структуры конкретных флор было начато мной в 1969г. на Чукотском полуострове под руководством Б.А. Юрцева. Была поставлена вполне конкретная задача выявить эколого-ценотическую структуру двух конкретных флор Чукотской тундры, сравнить эти флоры между собой на предмет уточнения ранга различий между флорами Западной и Восточной Чукотки, получить новую информацию об их генезисе в связи с историей Берингии. По мере выполнения этой задачи мы столкнулись с рядом методологических и методических трудностей. Часть из них удалось решить практически сразу, а некоторые остались нерешенными и на сегодняшний день.

Из решенных проблем можно назвать методику выделения эколого-ценотических элементов путем статистического анализа характера распределения видов конкретной флоры по совокупности типов местообитаний, выделенных при визуальных наблюдениях и обработке геоботанических описаний, составленных в пределах района конкретной флоры. Экспериментальным путем был найден объем выборки геоботанических описаний, достаточный для выделения эколого-ценотических элементов конкретных флор тундры. Было установлено также, что эколого-ценотическая структура конкретных флор не дискретна, а имеет континуальный характер.

Дальнейшие исследования показали, что между эколого-ценотической структурой конкретных флор и эколого-ценотической структурой растительного покрова не существует принципиальных различий, точнее, они адекватны друг другу. Работа на стыке флористики и геоботаники заставила вплотную заняться анализом понятий, используемых в этих науках, устранением существующих противоречий и дублирований. Мне пришлось работать в разных районах страны: на Чукотке и в Коряжском нагорье, на Полярном и Приполярном Урале, в бассейне рек Печоры и Вычегры, в Калининградской области, на Восточном Алтае, на Хэнтей-Чикойском нагорье, в горных районах южной части Магаданской области, в горах Сихотэ-Алиня и в Даурии. Результаты этой работы легли в основу данной монографии. Часть из них ранее была опубликована в статьях и тезисах докладов, часть же ранее не публиковалась, хотя и обсуждалась на научных конференциях и в многочисленных беседах с коллегами.

Разумеется, в получении используемых в данной монографии результатов участвовали многие сотрудники, в том числе мои ученики студенты Калининградского и Сыктывкарского университетов Н. А. Васильева, М. З. Носов, Е. И. Горюнова, В. В. Осипова, С.В. Дегтева, сотрудники кафедры ботаники Калининградского университета Е. Т. Киреева, Г. Г. Кученева, З. Е. Семенова, Н. Н. Андропова и М. И. Коробкова, сотрудники Алтайского и Сохондинского заповедников Л. В. Марина, Н. И. Золотухин, И.С. Ефимова, Н.С. Проскурина, А.В. Беликович, Е.Э. Малков, сотрудники Института биологических проблем Севера Г.Л. Антропова, Л.С. Благодатских, Е.А. Тихменев, сотрудники Научно-исследовательского центра «Чукотка» ДВО РАН О.Д. Трегубов, А.А. Галанин, Д.А. Галанин, В.С. Кривошеков, сотрудники Биолого-почвенного института ДВО РАН В.П. Верхолат, П.В. Крестов, С.В. Осипов, Н.А. Василенко, Т.А. Кузнецова, И.А. Галанина, сотрудники Ботанического сада-института ДВО РАН. Всем им выражаю искреннюю признательность.

Теоретические и методические проблемы неоднократно обсуждались с Б. А. Юрцевым, В. И. Василевичем, В. М. Шмидтом, Ю. П. Кожевниковым, Л. И. Малышевым, В. Ю. Разживиным, А. В. Беликович, Н. С. Проскуриной, Т. Элайсом, Д. Мюрреем, А. Г. Крыловым и С. С. Харкевичем, В.А. Недолужко, А.Н. Прилуцким, А.П. Добрыниным, Б.С. Петропавловским.

Первоначальный вариант рукописи этой книги был прочитан Б. А. Юрцевым, Б. Н. Нориним, В. И. Василевичем. Второе издание книги готовилось при помощи А.В. Беликович. Им я особенно признателен за ценные замечания и предложения по улучшению структуры работы, особенно за критические замечания по теоретическим положениям и определениям основных понятий. Многие из этих замечаний были учтены при дальнейшей работе над рукописью, некоторые помогли по-новому взглянуть на существующие проблемы.

Буду считать основную цель работы выполненной, если данная книга привлечет внимание молодых исследователей к теоретическим вопросам науки о растительном покрове и поможет выявить противоречия в системе понятий, используемых в этой науке. Далеко не все в этой работе удалось хорошо, не всегда выбор районов исследования диктовался логикой исследования, порой этот выбор определялся перипетиями судьбы, наличием вакансий в заповедниках и университетах. По мере работы совершенствовалась, а, следовательно, изменялась методика полевых исследований, что также можно рассматривать как недостаток самой работы, избежать которой мы не могли, так как в 1969 г. подобных методик просто не существовало. В процессе работы было установлено, что использование при ординации растительности не типов местообитаний, а конкретных фитогеохор имеет ряд преимуществ, в частности увеличивает разрешающую способность метода ординации.

На мои теоретические представления очень сильно повлияли работы В. Б. Сочавы, Л. Г. Раменского, А. И. Толмачева, П. Грейг-Смита, В. И. Василевича, Б. А. Юрцева, Е. Одума, Б. Б. Полюнова, Б. А. Тихомирова, Я. Брея и Я. Кертиса, А. А. Уранова, А. А. Ниценко, В. С. Ипатова, Б. М. Миркина, с которыми я познакомился еще в студенческие годы. Однако мои теоретические поиски были бы невозможны вне учения В. И. Вернадского о биосфере и роли живого вещества. Впервые теорией растительного покрова как части

биосферы я стал заниматься под влиянием М. М. Ермолаева, с которым посчастливилось сотрудничать, работая в Калининградском университете.

Было бы несправедливо не отметить, что завершение первого издания монографии проходило в лаборатории эколого-биосферных проблем Института биологических проблем Севера ДВО АН СССР. В обсуждении основных положений этой книги принимали участие и ботаники и зоологи института. Я в равной степени благодарен как за поддержку в работе, так и за жесткую критику ряда развиваемых мною теоретических положений всем сотрудникам ИБПС, а также Ю. И. Чернову и В. Л. Кантримавичусу, участвовавшим в обсуждении моего доклада по теме монографии. Второе издание готовилось в Ботаническом саду-институте ДВО РАН, предоставившем мне возможность разместить монографию на своем сайте.

ГЛАВА 1

БИОСФЕРА

Теоретические и методологические проблемы экологии в последние десятилетия привлекают все большее внимание исследователей. Великие экологические обобщения, такие, как понятия биосферы, биологического круговорота вещества, природных популяций, растительного покрова и животного населения, позволяют в хаосе фактов отыскивать закономерности и таким образом сводить бесконечное разнообразие Природы в изящную теорию ее организации. Раздвигая границы понимания, теория непременно расширяет и тот круг явлений, которыми человек может управлять. А это особенно актуально сейчас в связи с угрозой глобального экологического кризиса. Именно в экологии сегодня наиболее справедливо высказывание о том, что нет ничего более практического, чем хорошая теория.

Наше исследование посвящено одному из аспектов организации растительного покрова - его флористическому разнообразию в пространстве в пределах одного ландшафтного района. Такой предмет исследования не нов, это традиционный подход геоботаники, изучающей изменение растительности в связи с влиянием эдафических и ценотических фактов. Однако мы попытаемся рассмотреть внутриландшафтную хронологическую неоднородность растительного покрова с позиций флористики, т.е. с позиции таксономического, а не ценотического разнообразия. Разумеется, работа на стыке трех наук (флористики, геоботаники и ландшафтоведения) потребует использования понятийного аппарата этих наук. Нам придется использовать их понятия, соотносить их друг с другом, иногда вступать в противоречия с уже сложившимися представлениями о предмете флористических исследований.

Для того чтобы максимально уменьшить непонимание и раздражение читателей, считаю необходимым дать определение основных понятий и трактовку терминов, которые используются в настоящей работе. Большинство понятий и терминов применяются в традиционном, устоявшемся смысле, но ряд понятий поясняются более подробно, так как в литературе разными авторами они используются для обозначения разных сущностей. В отдельных случаях применение одного и того же понятия разными авторами прямо противоположно. Отчасти этим можно объяснить теоретические споры разных ботаников. Они происходят не по существу, а оттого, что те же термины разными учеными применяются в разном смысле.

В последнее время, особенно в американской и японской ботанической литературе наметилось пренебрежение вопросами теории растительного покрова и разработкой системы понятий науки о растительном покрове. Все больше появляется статей узко прагматического содержания. Этот уход от теории стал характерен и для нашей отечественной научной литературы. Журналы ботанического направления, кажется, намеренно стараются не касаться теоретических вопросов геоботаники и флористики, дабы быть похожими на таковые, выходящие за рубежом.

Под биосферой нами понимается глобальная экологическая система биогенной миграции химических элементов, способная к сохранению и поддержанию подвижного биогеохимического равновесия между литосферой, атмосферой, гидросферой и биотой. Центральное место в цепи перехода химических элементов из одного состояния в другое принадлежит биоте. Обеспечивая круговорот элементов, биота получает из внешней среды не только вещество и энергию, но и негэнтропию, или разнообразие в широком смысле. Увеличение в биосфере негэнтропии и составляет, по-видимому, сущность процесса биологической эволюции. В процессе эволюции происходит превращение негэнтропии экосистем в информацию генетических структур.

Сказанное выше требует некоторого пояснения. Биосфера здесь понимается как вещественная система, включающая живые организмы (живое вещество), а также погибшие организмы, не полностью разложившиеся (мертвое органическое вещество биогенного происхождения), неорганические вещества атмосферы, гидросферы и литосферы, вовлеченные в биологический круговорот (углерод, кислород, азот, кальций, калий и др.) Биосфера возникла и функционирует как система химического и энергетического взаимодействия атмосферы, гидросферы и литосферы в постоянно циклически изменяющихся условиях.

Циклы изменения физических и химических параметров на Земле бывают суточными, годичными, одиннадцатилетними, вековыми и т.д. вплоть до галактического года длительностью примерно в 200 миллионов лет. За 200 млн. лет Солнечная система обращается вокруг центра нашей Галактики.

Главная причина постоянно идущих химических процессов на Земле – это наличие градиентов концентрации веществ, всевозможных неоднородностей в распределении атомов разных химических элементов, неоднородности температуры и давления, неравномерного притока солнечной энергии и т.д. Причем эти неоднородности, согласно второму началу термодинамики, в результате химических взаимодействий, ветров и течений постоянно выравниваются. Казалось бы, что за многие миллионы лет все неоднородности должны исчезнуть, - таков закон возрастания энтропии. Однако они не исчезают. Почему? Потому что в природе происходит постоянное воспроизводство неоднородностей, в результате ряда процессов энтропия на поверхности планеты снижается, а негэнтропия, напротив, увеличивается.

Негэнтропия в биосферу постоянно поступает в результате эндогенных геологических процессов, формирующих на планете многочисленные термодинамические градиенты, связанные с неоднородностью в распределении атомов различных химических элементов, минералов и горных пород, с разными агрегатными состояниями вещества. Негэнтропия возрастает также благодаря неравномерности потока солнечной энергии на единицу поверхности, разной высоте самой поверхности относительно уровня мирового океана.

В известной степени биосфера работает как обычная термодинамическая машина с коэффициентом полезного действия менее 1%. С работой этой термодинамической машины связано возникновение миграции и рассеяние химических элементов, так что термодинамические градиенты постепенно разрушаются и структурная энтропия возрастает. В геоморфологии эти процессы известны как процессы денудации. Известно, что состояние химического элемента в форме рассеяния резко отличается от его нахождения в химических соединениях.

Переход атомов из состояния рассеяния в упорядоченное состояние совершается в исключительных случаях, например посредством живого вещества (Вернадский, 1978), так как этот период связан с возрастанием негэнтропии системы. Биота, или живое вещество, по В. И. Вернадскому (1978), тормозит возрастание в биосфере структурной энтропии и не только способствует сохранению ее термодинамических градиентов, но и усиливает их. Например, некоторые морские организмы способны концентрировать рассеянные в воде химические элементы в 600 000 раз (Марков и др., 1978), а растительный покров суши может почти полностью остановить твердый и эоловый сток вещества с материков в моря и океаны и резко снизить ионный сток (Бондарев, 1974).

Установлено, что выдвигание дельты р. Миссисипи в течение последних 3-5 тыс. лет составило по 22-24 м/год (Бернард, Лембланк, 1968). В настоящее же время в результате разрушения естественной растительности дельта этой реки выдвигается ежегодно на 100 м. Мутность р. Одер в створе Медони в 1955 г. составила 70 г/м, а в 1960 г. - 267 г/м. Твердый сток с застраиваемых земель в 2-5 раз выше, чем даже в сельскохозяйственных районах, а со строительных площадок в 10 раз превышает таковой на полях с пропашными культурами (Бондарев, 1974). Согласно М.Н.Страхову (1960), средняя интенсивность смыва с освоенных земель в Европе и Северной Америке в 3-5 раз превышает естественный смыв. В настоящее время свыше 50% твердого стока с материков Земли в моря и океаны обусловлено антропогенным нарушением растительного покрова.

Следует обратить внимание на то, что биосфера Земли состоит из двух весьма различных подсистем, связанных друг с другом исторически и функционально. Такими подсистемами являются биосфера океана и биосфера суши. По сравнению с биосферой суши биосфера океана обладает большей массой живого вещества и, вероятно, выполняет большую биогеохимическую работу и в ряде случаев выступает как мощная буферная система, обеспечивающая глобальное геохимическое, климатическое и экологическое равновесие. Второе важное отличие биосферы океана от биосферы суши в том, что у них резко различен источник минеральных химических элементов. В океане это вода, химический состав которой включает 88,64% хлоридов, 10,80% сульфатов, 0,34% карбонатов. На суше источником минеральных химических элементов служат почвенные растворы с совершенно иным химическим составом: 5,2% хлоридов, 9,9% сульфатов, 60,1% карбонатов (Богданов и др., 1978).

Таким образом, биосфера нами понимается по В. И. Вернадскому. Ее функциональные части, взаимодействующие друг с другом: атмосфера, гидросфера, кора выветривания и биота. Экосфера (Вальтер, 1975), географическая оболочка Земли (Марков и др., 1978), ландшафтная сфера (Демек, 1977) и биосфера (Вернадский, 1978, 1987) обозначают одну систему явлений и должны рассматриваться как синонимы. Такое утверждение разделяется немногими исследователями, большинство же считает их различными понятиями и находит целый ряд отличающих нюансов, которые, при самом ближайшем рассмотрении оказываются именно незначительными нюансами, скорее запутывающими понимание явления, чем облегчающими его.

Биота рассматривается нами как особая дискретная система, состоящая только из особых живых организмов. Это - живое вещество по В. И. Вернадскому, или биосфера, понимаемая в узком смысле (Григорьев, 1948;

Арманд, 1975). Использование термина "биосфера" для обозначения биоты представляется нецелесообразным, так как в этом случае явление, открытое В. И. Вернадским и названное им биосферой, должно быть переименовано, например, в экосферу, что противоречит принципу приоритетности. К тому же термин "экосфера" не оттеняет особой ведущей роли живого вещества или биоты. Термин "живое вещество" для обозначения совокупности живых организмов биосферы, несмотря на его приоритетность, не совсем пригоден, так как не отражает главного свойства биоты – ее дискретности и высокой организованности на уровне особей и видов. Биота – это не аморфная биомасса, а высоко и многоаспектно организованная система, способная, в свою очередь, организовывать внешнюю среду, превращая ее в биосферу.

Важной особенностью биоты является ее способность к воспроизводству в результате смены поколений особей и передаче наследственной информации от предыдущего поколения к последующему. При этом носителями наследственной информации являются особые наследственные вещества – дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) и рибонуклеиновая кислота (РНК).

Существует принципиальное различие в характере биогеохимической миграции химических элементов в биосфере океана и биосфере суши. Миграция вещества в океанических экосистемах не циклическая, а однонаправленная, причем направлена она на осаждение растворенных в воде элементов путем перевода их в форму нерастворимых или мало растворимых в воде соединений. Перевод атомов и ионов в нерастворимую форму может осуществляться как биогенным, так и абиогенным путем. Длинная цепь трофических уровней перехода вещества и энергии в океанической экосистеме направлена на более полное использование вещества и энергии, захваченных в результате своей жизнедеятельности продуцентами. Энергия, накопленная продуцентами, максимально используется для осаждения как можно большего количества растворенных в воде химических элементов: углерода, кальция, кремния и др.

В океане на биомассу фитопланктона приходится только 3% (Суетова, 1973), в то время как на суше фитомасса составляет около 99% от общего запаса биомассы (Марков и др., 1978). Таким образом, по характеру живого вещества биота океана более гетеротрофна, а биота суши более автотрофна. В океане общая масса биоты обновляется примерно каждые 25 дней, а на суше – каждые 15 лет (Богданов и др., 1978). Это связано с тем, что в океане основная биомасса приходится на одноклеточные организмы, а на суше – многоклеточные высокоорганизованные растения, онтогенез которых растягивается на десятилетия. В океане общая масса биоты обновляется за счет притока в нее из внешней среды новых атомов, на суше же при обновлении биомассы повторно используются атомы, из которых состояли отмершие организмы. В океане возврат осажденных химических элементов в биологическую цепь превращений не правило, а исключение, и возможен такой возврат только за счет особых течений – апвеллингов (Айзекс, 1981).

Есть основание предполагать, что древнейшие экосистемы суши работали так же, как и современные океанические экосистемы – на осаждение вещества – и имели незамкнутый, нециклический тип миграции химических элементов. В таком ациклическом состоянии биосфера суши Земли, вероятно, находилась с девона до середины каменноугольного периода. В это время происходила повсеместная олиготрофизация экосистем суши, резко снизилась их продуктивность, так как почти все подвижные химические элементы оказались осажденными в толщах мертвой органики, покрывавшей не только заболоченные равнины, но и склоны холмов и гор. Экологический кризис карбона, вероятно, привел к значительному снижению в атмосфере содержания углекислого газа, образованию и накоплению в огромных количествах торфов, каменных углей, возможно, это привело к резкому снижению парникового эффекта атмосферы, похолоданию и оледенению.

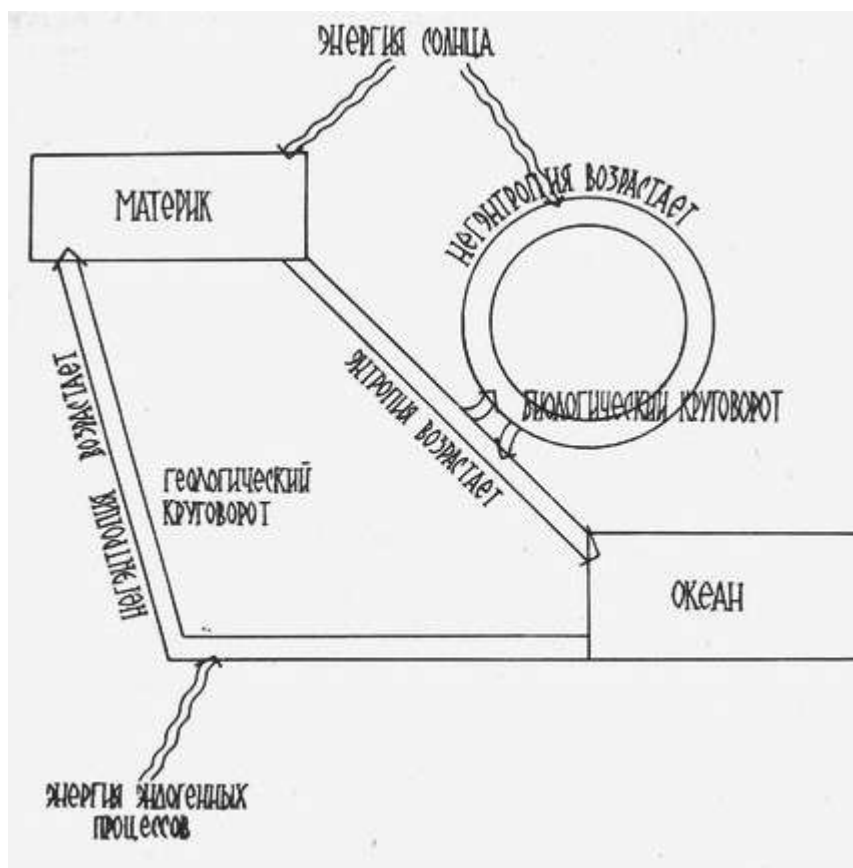
Именно поэтому в мезозое началась, а в кайнозое продолжалась существенная перестройка биосферы суши, переход ее в принципиально новое биогеохимическое соединение. Поскольку растительный покров суши превратился в своеобразную ловушку для углерода и элементов минерального (почвенного) питания, их содержание во внешней среде снизилось, продуктивность покрова в связи с этим понизилась. Вероятно, сильно снизилась тогда и зольность фитомассы. Общая же стратегия развития биосферы суши в мезозое и кайнозое, вероятно, состояла в том, чтобы обеспечить цикличность биогеохимических превращений элементов в биологическом круговороте, максимально уравновесив этот круговорот с термодинамическим потенциалом местообитаний.

В качестве основного принципа организации и эволюции биосферы суши необходимо рассматривать постоянную тенденцию к увеличению объема и ускорению биологического круговорота химических элементов в биосфере. Интенсификация биогеохимических процессов достигается самыми различными путями, например дискретностью жизни и увеличением разнообразия форм живых организмов, совершенствованием фотосинтезирующего аппарата и совершенствованием физиологии организмов гетеротрофов. Так, увеличение разнообразия форм жизни обеспечивает включение в биогеохимический процесс самых разных местообитаний, а дискретность жизни на уровне особей обеспечивает такое ее важное свойство, как быстрое "растекание" по поверхности земли и возможность сочетания в одних биоценозах организмов с самыми разными генетически обусловленными свойствами. Смешанные многовидовые популяции живых организмов (биоценозы) более оптимально используют экологические ресурсы местообитаний в условиях суточных, сезонных и разногодичных колебаний ресурсов этих

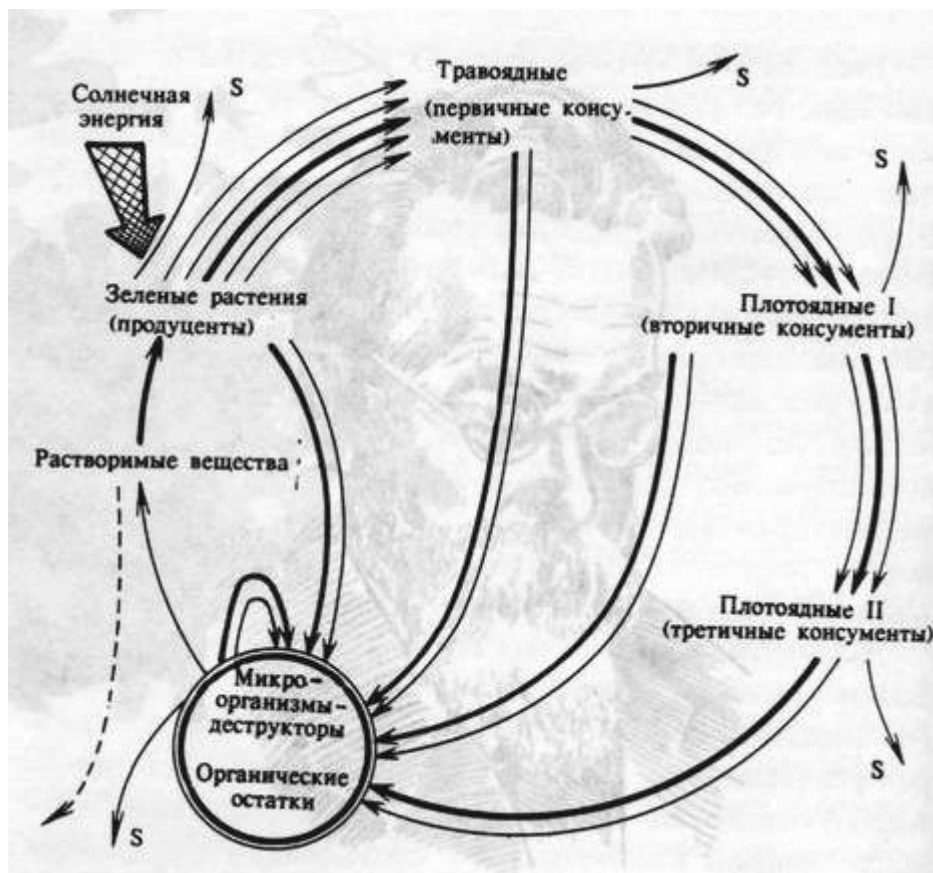
участков, так как системы, состоящие из большего числа разнообразных элементов, менее подвержены колебаниям, более устойчивы.

Чрезвычайно интересно, что при прочих равных условиях КПД использования солнечной энергии на продукционный процесс в растительном покрове зависит не столько от интенсивности освещения, сколько от совокупности так называемых эдафических факторов и в первую очередь от объема и скорости большого геологического круговорота химических элементов, от так называемого эдафического, или, точнее, термодинамического потенциала местообитания. Известно, что КПД использования солнечной энергии в растительном покрове редко превышает 2% (Ничипорович, 1971).

Таким образом, солнечная энергия сама по себе еще не главный фактор, лимитирующий жизнь на суше, она мало определяет неоднородность растительного покрова в пространстве и его изменения во времени. На рис. 1 показано соотношение между большим геологическим и малым биологическим круговоротами химических элементов на Земле. Основным, естественно, является геологический круговорот. Его составные части: разрушение материков, вынос вещества в моря и океаны, процессы пепеленизации; в морях и океанах идет осадконакопление, со временем осадочные толщи подвергаются метаморфизации, при этом участвуют эндогенные силы Земли; наконец, в результате эндогенных процессов вещество вновь может участвовать в образовании материков, гор и всевозможных вещественных и энергетических градиентов. По всей вероятности, один цикл геологического круговорота длится около 200 млн. лет – один Галактический год.



Биологический круговорот (рис. 1) - это элемент большого геологического круговорота, он задерживает процесс возрастания структурной энтропии на поверхности планеты, служит как бы ловушкой не только для солнечной энергии, которая его и движет, но и для неэнтропии, которая постепенно накапливается в биоте, биосфере и определяет сущность процесса эволюции. К сожалению, мы все еще очень мало знаем о биологическом круговороте, о его вариациях в разных природных зонах планеты, в разных типах локальных экосистем. Исследования в этом направлении (биогеоценоотические исследования) очень бурно развивались в нашей стране в 60-е – 80-е годы, они требовали участия больших коллективов ученых разного профиля, длительной работы на стационарах, больших финансовых затрат. В последующем, при переходе на так называемое конкурсное финансирование грантов, в экологических, зоологических и ботанических исследованиях стали превалировать мелкие темы и «темки», которые можно и должно завершить в 1-2(3) года. Естественно, что бывшие коллективы, способные к комплексным исследованиям, при этом рассыпались.



Основные особенности структуры малого, или биологического, круговорота химических элементов изображены на рис. 2. Мы считаем, что обобщенной характеристикой состояния (объема и скорости) большого геологического круговорота, а точнее, показателем степени вероятности потери конкретным местообитанием подвижных форм химических элементов может служить эдафический, или термодинамический, потенциал местообитания. Здесь имеется в виду в первую очередь вынос химических элементов поверхностными и грунтовыми водами. Именно эдафический потенциал местообитаний, изменяясь в пространстве и времени, определяет изменение растительного покрова и животного населения в пределах ландшафтного района. Так, снижение продуктивности сенокосного луга по мере его использования происходит не потому, что отчуждается энергетический материал, а в результате обеднения почвы элементами минерального питания, которые отчуждаются с каждым урожаем сена (Роботнов, 1973). На решающую роль ресурсов

влаги и питательных
веществ в
функционировании
экосистем южной тайги
Валдайской
возвышенности
указывали В.Г. Карпов и
Г.Ф. Патриевская (1970).

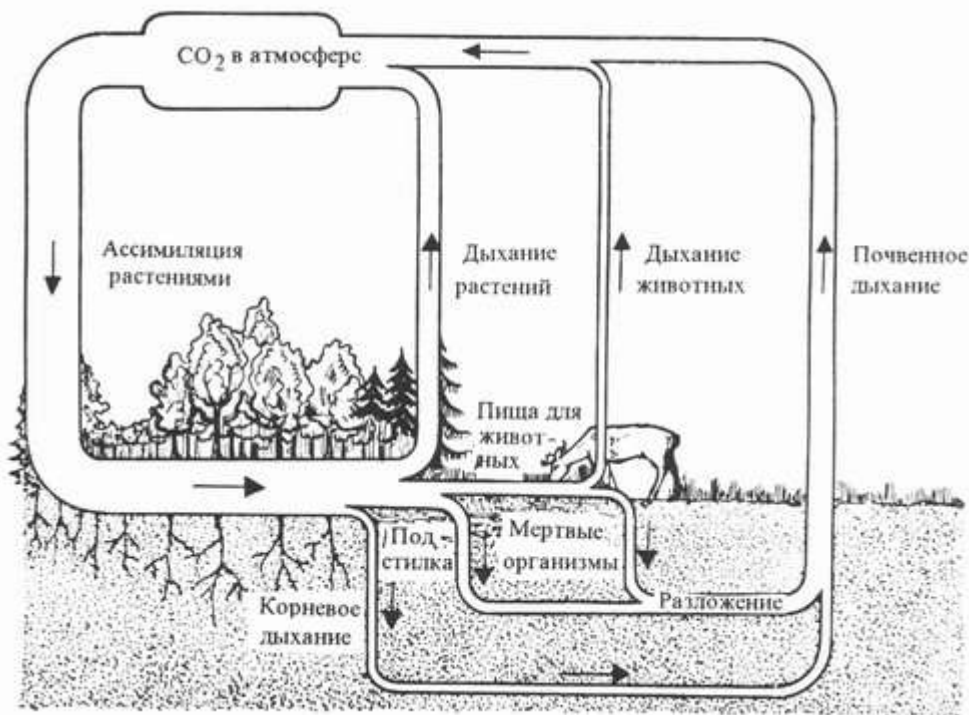
Резкое снижение эдафического потенциала местообитаний происходит в экваториальной зоне при уничтожении тропических дождевых лесов. В этом случае вместе с фитомассой удаляется почти весь запас подвижных химических элементов, участвующих в биологическом круговороте, так как латеритные почвы тропиков обладают низкой поглощающей способностью. Таким образом, говоря об эдафическом потенциале, правильнее соотносить его все же не с почвой, а с экосистемой в целом. Наиболее отчетливо это видно на примере экологических систем, развивающихся в условиях теплого и влажного климата, где угроза потери химических элементов экосистемой за счет их выноса очень велика. Незначительные запасы подстилки в тропических лесах при весьма высокой продуктивности этих экосистем свидетельствуют об очень интенсивном круговороте вещества.

Растения – эпифиты следует рассматривать как средство для быстрого включения вещества в новый цикл биологического круговорота химических элементов, освобождающихся при разрушении коры и древесины деревьев и кустарников, минуя их поступления в почву. Следует заметить, что эпифитов больше там, где влажнее климат, где больше выпадает осадков и где больше вероятность выноса химических элементов из почвы за пределы конкретной экосистемы. На севере в хвойных и лиственных лесах эпифитами являются мхи, печеночники и лишайники, а на юге к ним в качестве эпифитов добавляются высшие сосудистые растения. Во влажных тропиках, например, видов эпифитов много среди представителей семейства орхидных.

Возникновение в результате эволюции растений лиан также можно объяснить биогеохимически тем, что сообщество крупных деревьев не может использовать эдафический потенциал местообитания полностью и включить в биологический круговорот все подвижные элементы. Однако этих элементов недостаточно для того, чтобы обеспечить онтогенез деревьев. Кустарники, имея малый габитус, могли бы реализовать этот остаточный эдафический потенциал, но их развитие под пологом деревьев лимитировано ресурсами световой энергии. Это экологическое противоречие и было разрешено Природой в результате эволюции путем возникновения экобиоморфы лиан, у которых ассимилирующая поверхность вынесена в кроны деревьев на уровень древесного полога, но достигнуто это минимальными вещественными затратами - без формирования мощного ствола.

Это тем более важно, так как в древесине стволов деревьев и кустарников сосредоточена большая масса химических элементов, «выключенных» из ежегодного обращения в биологическом круговороте. При наличии в сообществе лиан биогеохимическая работа экосистемой производится при меньших «вещественных затратах», т.е. более оптимально. По мере эволюции экосистем в них, вероятно, происходило снижение запаса биомассы на единицу биогеохимической работы, поэтому отношение продуктивности экосистемы (первичной продуктивности) к запасу биомассы этой системы является одной из самых важных характеристик биологического круговорота. Это отношение можно назвать коэффициентом оборачиваемости вещества в биологическом круговороте в конкретной экосистеме.

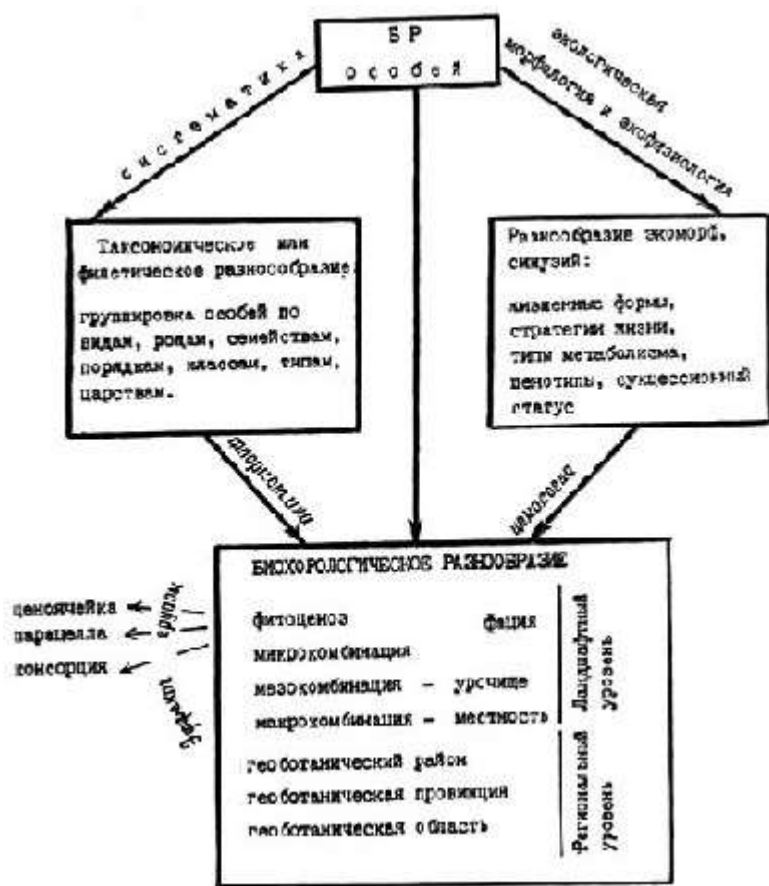
С.С.Шварц (1973) отмечал, что взаимосвязанность или сопряженность эволюции видов, слагающих биоту, наиболее отчетливо проявляется в сходстве их наиболее общих физиологических реакций на изменение условий среды. При этом свойства экосистемы как целого в той или иной степени отражаются в свойствах составляющих ее популяций.



Принцип интенсификации биологического круговорота химических элементов наиболее ярко проявляется в экологической роли травоядных животных, или консументов 1 (рис. 2). На это указывали многие исследователи, в частности Б.А.Тихомиров (1970) писал, что растительная масса, накопленная автотрофами (растениями) идет в пищу млекопитающих, которые своими экскрементами и трупами удобряют почву и тем самым ускоряют продукционный процесс у растений и способствуют повторному использованию в течение одного вегетационного периода элементов минерального питания. Например, во время массового размножения насекомых вредителей происходит обогащение опада и почвы фосфором, азотом и калием. При этом усиливается активность обитателей почвы, происходит

растворов, повышение содержания CO₂ в приземном воздухе. В результате этого продукционный процесс в растительном покрове интенсифицируется. Весьма примечательно, что период наиболее интенсивного минерального питания у гусениц сибирского шелкопряда, например, совпадает с максимумом накопления сухого вещества в хвое (Коломиец, 1958).

Исследуя влияние различных групп животных (автотрофный цикл биологического круговорота, Р.И.Злотин и К.С.Ходашева (1973) пришли к выводу, что основная роль животных в экосистеме заключается не в рассеивании энергии, накопленной продуцентами, и переработке первичной продукции, а в участии в процессах биологического круговорота, прежде всего во влиянии на его автотрофный цикл. Животные выступают в качестве своеобразных катализаторов и способствуют большей эффективности функционирования экосистем и их большей устойчивости. В этом смысле расходование первичной продукции есть уже не потеря, а одно из свойств биологического круговорота. При участии консументов интенсификация круговорота происходит за счет ускорения процессов, а не за счет увеличения количества вещества в потоке круговорота. Так, полевки при численности 100 особей на 1 га. Отчуждают около 4% чистой первичной продукции лугового растительного покрова на среднем Урале (Давыдов, 1978). При этом с экскрементами в среднем за 1 сутки от них поступает около 30 г азота, 2 г фосфора и 40 г калия на 1 га. Палевки ускоряют миграцию практически всех элементов, находящихся в поедаемых растениях. Это способствует неоднократной реассимиляции элементов в течение одного вегетационного сезона.



Установлено, что определенная нагрузка травоядных животных на фитоценоз способствует большему выходу фитомассы, чем ее разовое изъятие в период максимальной продукции (Давыдов, 1978). Эффект стравливания особенно отчетливо проявляется на следующий вегетационный период. Повышается продуктивность, изменяется видовой состав сообщества растений, так как животные подвергают большей депрессии поедаемые растения, у непоедаемых же биомасса на следующий год после стравливания возрастает в 2-4 раза (Давыдов, 1978). Следовательно, роль животных консументов сводится не только к увеличению интенсивности биологического круговорота, но и к поддержанию высокой численности видов и экоморф растений в фитоценозах (Галанин, 1980).

Мы считаем, что особенно актуальными в настоящее время являются исследования локальных экосистем, направленные на количественную оценку объемов и скорости оборота вещества, проходящего через разные компоненты растительного покрова: древесину, листья, кору, траву, мхи и лишайники. При этом должны раздельно оцениваться потоки разных химических элементов, в первую очередь углерода, азота, фосфора, серы, калия и кальция.

ГЛАВА 2

МЕХАНИЗМЫ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Разнообразие биотического покрова – одно из основных условий его оптимального функционирования в биосфере. Существуют различные механизмы поддержания этого разнообразия, но главным из них несомненно является дискретность жизни на уровне особей, способность особей к размножению и передача наследственной информации от предыдущего поколения следующему. При этом очень важны механизмы, обеспечивающие устойчивость наследственного вещества – ДНК и РНК – к воздействию разных факторов в процессе онтогенеза особей. Эти механизмы не абсолютны, генотип в процессе онтогенеза может изменяться, такие изменения хорошо известны и называются мутациями. Мутации возникают в результате воздействия на ДНК и РНК жестких излучений, резких химических и температурных воздействий и т.д., но они весьма редки. В стабильных условиях особи-мутанты имеют мало шансов выжить. Они элиминируются в процессе стабилизирующего отбора и не имеют шансов передать свой мутировавший генотип потомству. Иное дело, когда условия существования резко изменяются. Тогда шансов выжить и оставить потомство у мутантов станет больше.

Таким образом, в стабильных условиях устойчивость генотипа обеспечивает сохранение биоразнообразия биотического вообще и растительного покрова в частности, а в резко изменившихся условиях возможность мутирования наследственного вещества создает возможность для возникновения новых форм жизни, адекватных новым условиям. Диплоидность и разделение полов – это тоже механизм, обеспечивающий биоразнообразие. При половом размножении в популяциях диплоидных организмов в рецессивных генах могут накапливаться мутации. Генофонд популяции диплоидных организмов хранит резерв генетического материала на случай резкого изменения условий существования популяции. В этих случаях мутировавшие гены из рецессивных могут стать доминантными. В популяциях гаплоидных организмов такое накопление мутировавших генов невозможно, поэтому скорость видообразования у гаплоидов на 2-3 порядка меньше, чем у диплоидов.

Очень важным механизмом сохранения и увеличения биоразнообразия является способность живых существ к миграциям. В.И. Вернадский называл этот процесс растеканием жизни по поверхности планеты. Изменяются условия существования, они становятся непригодными для особей данного вида, и вид в этой местности вымирает. Однако он сохраняется в другой части своего географического ареала, где условия остались в пределах его толерантности. Кроме того, вид расселяется, и его особи проникают в новые районы, условия в которых стали пригодны для существования особей данного вида. Благодаря способности к миграции в новые районы виды живых существ получают шанс пережить резкую смену условий, уйдя из прежних районов и мест обитания в новые, ставшие пригодными. Благодаря способности к миграциям происходит обогащение флоры и фауны новыми видами. Миграции животных происходят благодаря их активной подвижности. Миграции растений обеспечиваются специальными приспособлениями у плодов и семян к переносу ветром, водными потоками и животными (на шкурах и в желудках). Все эти механизмы выработались в процессе длительной эволюции, а в случае переноса животными сопряженной эволюции растений и животных.

Сегодня хорошо известны и другие механизмы поддержания таксономического разнообразия конкретных биоценозов и фитоценозов. Например, массовое развитие листо- и хвоегрызущих насекомых может вызвать значительные изменения в лесном фитоценозе, которые в некоторых случаях приводят даже к смене типов леса (Рафес, 1980). Повышенное потребление зеленой массы хвои и листвы делает леса более сквозистыми. Тем самым увеличивается освещенность нижних ярусов, изменяется фитоклимат. В таких условиях большую роль в продукционном процессе начинают играть растения нижних ярусов, которые не имеют мощных многолетних стволов и, таким образом, способны резко ускорять биологический круговорот. Выедавая преимущественно доминирующие виды растений, травоядные животные тем самым препятствуют их безграничному лидерству в сообществе и способствуют развитию тех видов, которые в обычных условиях (без выедания) не смогли бы выдержать конкуренцию со стороны лидера и выпали бы из состава сообщества. Таким образом, консументы 1 уровня увеличивают видовое разнообразие фитоценозов, чем способствуют повышению стабильности экосистем.

Например, в Южной Сибири мне неоднократно приходилось наблюдать массовые вспышки непарного шелкопряда, который способен полностью уничтожить хвою у лиственницы. При этом происходит осветление полога леса, замедляется работа корневых систем особей лиственницы, создаются благоприятные условия для роста и развития травянистых растений, кустарников и возобновления березы плосколистной. Если бы нашествий непарного шелкопряда на юге Забайкалья не случилось, то участие березы в сложении древостоя лиственничных и березово-лиственничных лесов резко снизилось, вместо травяного покрова в таких лесах сформировался бы мохово-лишайниковый.

Участие животных в распределении семян, плодов и спор растений также обеспечивает большое разнообразие видов в фитоценозах. При этом общий генофонд растительного покрова ландшафтного района

используется более полно, фитоценозы становятся более богатыми в видовом отношении. При формировании фитоценоза экологический подбор подходящих компонентов осуществляется в этом случае из большего числа «претендентов», диаспаты которых попали в данное местообитание. Таким образом, вероятность формирования экологически оптимального растительного сообщества увеличивается. Благодаря многообразию и большому совершенству способов распространения спор, семян и плодов растений на большие расстояния мы можем рассматривать элементарную флору ландшафтного района как некий потенциал и можем соотносить этот потенциал с каждым конкретным местообитанием, каждой конкретной экосистемой (Галанин, 1981).

Геоботаники давно заметили, что в каждом конкретном растительном сообществе – фитоценозе – есть виды, представленные большим количеством особей (находятся здесь в состоянии близком к эколого-ценотическому оптимуму), есть виды, представленные меньшим количеством угнетенных особей (в этом фитоценозе условия для них не оптимальны) и есть виды, представленные очень малым числом особей (в данном фитоценозе находятся на пределе своей экологической толерантности). Мало обильные виды в фитоценозе практически не принимают участия в биогеохимической работе, совершаемой данным фитоценозом, они создают его сверхразнообразие. Сверхразнообразие фитоценоза – это его таксономическое разнообразие на случай, если резко изменятся условия, и виды доминанты этого фитоценоза окажутся за пределами своей экологической толерантности.

Так в лиственных лесах в нижнем лесном поясе в Хэнтэй-Чикойском нагорье часто можно встретить в возобновлении особи кедра сибирского. Они в этом поясе не могут выйти в полог древостоя и гибнут в состоянии подростка. Однако кедровки постоянно заносят орехи кедра в эти леса и возобновление кедра здесь встречается очень часто. При гумидизации климата, которая случается здесь каждые 600 лет, особи кедра в таких лиственных лесах получают шанс выйти в полог и используют его. При этом за 100-150 лет нижняя граница кедровых и лиственно-кедровых лесов снижается на 200-300 м н.у.м. Таким образом, сверхразнообразие фитоценоза в данном случае позволяет ему очень быстро перестроиться при резком изменении климатических условий.

Однако для поддержания стабильности экосистем и биогеохимической оптимизации биоценозов важно не таксономическое разнообразие само по себе, а разнообразие функциональное или биоморфологическое. Мерилом функционального разнообразия растительного покрова может служить число экобиоморф, синузий, ценоценозов и микрокомбинаций. Разумеется, между таксономическим и функциональным разнообразием элементов растительного покрова имеет место пропорциональная зависимость типа: «чем больше... тем больше». В конечном счете, таксономический процесс – это главный процесс формирования функционального разнообразия элементов растительного покрова, хотя и далеко не единственный. Несмотря на то что таксономическая структура, в конечном счете, подчинена функциональному или биогеохимическому аспекту организации биоты, она несомненно обладает высокой автономностью (Любищев, 1982). На многоаспектность структурной организации растительного покрова указывают и геоботаники, например Б.Н. Норин (1980, 1987).

Различия между таксономическим и функциональным разнообразием элементов растительного покрова можно иллюстрировать следующим примером. Таежные леса Канады таксономически весьма сильно отличаются от таежных лесов Европы. Однако с функциональной биогеохимической стороны они очень сходны и не только в общих чертах, но и в деталях. Сходны они и ценотически по набору экобиоморф. Таким образом, для познания экологической функциональной структуры растительного покрова необходима разработка не только филогенетической, но и экобиоморфологической классификации растений, классификации не по филогенетическому родству, а по сходству их роли и значения в экологических системах.

Поистине изумительна повторяемость жизненных форм в самых разных таксономических группах и в разные эпохи истории биосферы (Мазинг, 1973). К сожалению, изучение и классификация жизненных форм как элементов экологической и ценотической структур растительного покрова привлекли серьезно внимание ботаников недавно (Серебряков, 1962). Да и в настоящее время изучению и классификации жизненных форм как элементов эколого-ценотической структуры растительного покрова не уделяется должного внимания. В связи с этим не развиваются теория синузий и теория синузимального сложения биотического покрова. А ведь именно синузии интересны как группы особей сходной экобиоморфы, выполняющие в экосистеме определенную работу по накоплению органического вещества и его преобразованию.

Карл Линней в середине 18-го столетия создал столь блестящую таксономическую парадигму, что многим ученым тогда и сегодня тоже кажется, что выделение в природе видов, родов, семейств и классов живых организмов – единственная цель и задача. Разобравшись в таксономическом разнообразии животного и растительного мира, мы сможем познать его разнообразие полно и окончательно. Геоботаники приняли виды растений как элементарные составляющие растительных сообществ и посчитали, что достаточно разложить фитоценоз на ценопопуляции, и ты получишь ключ к познанию этого фитоценоза и этой экосистемы.

Особенно ярко абсурдность такого подхода в геоботанике проявляется при классификации растительности по видам доминантам. Например, конкретные фитоценозы при классификации геоботаниками объединяются в ассоциации, а ассоциации в формации. Формация – это совокупность фитоценозов, в которых доминантом и эдификатором является один и тот же вид. Следовательно, сколько может быть доминантов в данном районе, столько и формаций может быть выделено в этом районе. В лесах это еще как-то работает, так как видов деревьев не много. А вот на лугах, где видов доминантов может быть очень много, формационный подход приводит к полному абсурду. Мало того, состав доминантов от года к году может меняться в зависимости от погодных условий.

Классификация растительности, особенно выделение высших единиц классификации растительности, по моему, должно осуществляться не на таксономической основе, а на основе классификации жизненных форм. Например, ель сибирская и ель аянская имеют столь сходную жизненную форму, что относить ельники из ели сибирской и ели аянской к разным категориям растительности не имеет экологического и биогеохимического смысла. Биологический круговорот вещества в тех и других лесах очень сходный. То же можно сказать и о лиственничниках из лиственницы даурской, лиственницы Каяндера и лиственницы сибирской. Мне представляется, что классификация растительности по Браун-Бланкэ, без соотнесения выделенных единиц с биоморфологическими характеристиками доминантов и эдификаторов изучаемых растительных сообществ, может быть полезна при флористических исследованиях и должна относиться к области флористики, а не геоботаники и фитоценологии.

В литературе неоднократно высказывалась мысль о том, что флористическое (суть таксономическое) и геоботаническое (суть экологическое) разнообразие растительного покрова, выраженное в его районировании, не должны совпадать. Несовпадение между флористическим и геоботаническим районированием Земли тем больше, чем крупнее масштаб выделов (Тахтаджян, 1978). Тем не менее, на практике ряд исследователей стремятся к тому, чтобы систему флористического районирования растительного покрова Земли трактовать геоботанически. В этом случае нарушаются основные принципы экологического районирования, когда крупные экологические подразделения растительного покрова выделяются не по сходству экобиоморф растений, а по таксономическому сходству.

По всей вероятности, экобиоморфологическая классификация растений не должна быть слишком детальной, и не следует бояться объединять в одну экобиоморфу растения из разных видов, родов, семейств и порядков. Экобиоморфы следует выделять как экологические категории в широком смысле, учитывая соотношение между массой многолетних побегов - стволов и сучьев - и ежегодно обновляемой фитомассой листьев, учитывая общий габитус растений, сроки активной вегетации, способы экспансии на свободную территорию, форму перенесения неблагоприятных условий и т.п. Весьма перспективен способ экобиоморфологической характеристике участков растительного покрова путем нахождения положения этих участков в многомерном пространстве, координатами которого служат определенные биоморфологические признаки растений. Положение фитоценоза в такой системе координат по каждой оси определяется числом особей, обладающих данным признаком. Вместо числа особей можно использовать их суммарную биомассу. В этом случае собственно классификации экобиоморф можно избежать, однако необходимо четко определить систему экобиоморфологических координат.

По всей вероятности, светлохвойные леса из лиственницы сибирской и лиственницы даурской экологически значительно более сходны, чем флористически, и в некотором приближении их можно рассматривать как экологические аналоги. Березка круглолистная в горах Южной Сибири экологически аналогична березке стелющейся на европейском Севере и березке тощей на Северо-Востоке СССР. Купальницу европейскую, купальницу азиатскую и купальницу китайскую можно смело объединить в одну экобиоморфу.

Действительно, объединение особей в виды и в категории жизненных форм различается в принципе. В первом случае мы получаем системы, элементы которых взаимодействуют друг с другом генетически (обмениваясь наследственной информацией), во втором – группы особей, сходных морфологически и функционально. (точнее, онтогенетически) и Особи одной жизненной формы в экосистеме выполняют сходную биогеохимическую и фитоценотическую функцию. Эволюция экобиоморф осуществляется в процессе видообразования, биоморфы формировались в рамках определенных таксонов. Особенности биоморф закодированы в генотипе и казалось бы биоморфы и виды суть одно и то же. Но разнообразие экобиоморф растений на Земле значительно (на несколько порядков!) меньше, чем разнообразие таксонов. Это связано с явлением конвергенции в эволюционном процессе. Экобиоморфы растений – это своего рода их различные адаптивные стратегии в растительном покрове, число таких стратегий, вероятно, ограничено. Ценогенез и экогенез лишь опосредованно связаны с филогенезом. Так, становление кислицы обыкновенной (*Oxalis acetosella*) наверняка происходило под тенистым пологом широколиственных лесов. Однако особи этого вида, благодаря характерной для них жизненной форме, могут расти и в хвойно-широколиственных, и в темнохвойных, и в тенистых мелколиственных лесах. Виды в процессе эволюции изменяются сопряженно друг с другом, но при этом приспосабливаются не персонально друг к другу, а к той интегральной среде (экологической нише), которую занимают в экосистемах. Сходные экологические ниши могут возникать в экосистемах таксономически несходных.

Виды, не связанные тесно с определенными биоценозами, а способные существовать в разных ценозах, имели ряд преимуществ по сравнению с видами, узко приспособленными к определенному экологическому градиенту внешней среды. Такие универсальные виды по мере эволюции должны были накапливаться в биосфере и широко распространяться по земному шару, особенно в эпохи с нестабильными климатическими условиями. Процессом видообразования охватываются многочисленные ценопопуляции вида в пределах его обширного географического ареала. Панмиксия удерживает их в рамках одной генетической системы, поэтому вид с обширным ареалом эволюирует как единая генетическая (таксономическая) система. При этом, чем устойчивее генетический аппарат у вида, тем большим по протяженности может быть его географический ареал, так как панмиксия в этом случае может «цементировать» весьма удаленные друг от друга ценопопуляции.



Лагерь ботаников в Северной Корьякии

Разные ценопопуляции вида часто обитают в разных экологических условиях, порой особи в этих ценопопуляциях имеют даже разную экобиоморфу. Следовательно, вектор естественного отбора в этих ценопопуляциях тоже разный. Данный феномен несовпадения генетических и эколого-ценотических векторов изменения вида как системы является одним из механизмов, препятствующих сужению по мере эволюции экологической амплитуды видов. Это, несомненно, один из механизмов поддержания определенного биотического разнообразия и стабильности биосферы в целом.



Именно благодаря достаточно высокой экологической пластичности видов, их широкой экологической амплитуде в природе возможно совместное обитание в одних био- и фитоценозах особей разных видов, – возможно разновидовое население фитоценоза. Объединение в одном ценозе видов, различающихся экологически, делает экосистему более устойчивой к различным флуктуациям среды и обеспечивает более оптимальное протекание биологического круговорота химических элементов в таких нестабильных условиях. Если условия среды становятся более стабильными на длительное время, например на 300-400 лет, то в фитоценозе происходит снижение таксономического разнообразия.

Сбор растений в гербарий - важный этап инвентаризации флоры

Сверхразнообразие фитоценозу в такой ситуации становится как бы ни к чему. Таким образом, правило Л. Г. Раменского (1971) об экологической индивидуальности видов растений соответствует основному принципу организации растительного покрова и биосферы в целом. Совмещение особей разных видов и разных экобиоморф в одном фитоценозе приводит к их экологическому и ценотическому взаимодействию.

Каналом взаимодействия в этом случае служит внешняя среда. При этом формируются системы особой функциональной интеграции – ценоэлементы. В настоящее время собран достаточный фактический материал, позволяющий говорить о ценоэлементах как высоко организованных системах. Взаимодействие совместно произрастающих особей разных видов приводит к их упорядоченному распределению в пространстве относительно друг друга, в результате чего в фитоценозе возникают группы положительно сопряженных друг с другом видов, особи которых в непосредственной близости друг к другу встречаются чаще, чем это следует из теории вероятностей, предполагающей их случайное распределение.



Исследованиями Н.А. Василенко (2001) было доказано, что даже в том случае, когда население фитоценоза состоит из особей одного вида, происходит их дифференциация по мощности на вполне дискретные группы и закономерное распределение особей разной фитоценотической мощности относительно друг друга. В этом случае фитоценотическая система «творит» биологическое разнообразие, дифференцируя особи одного и того же вида на экотипы, классы толщины, классы высоты и т.д. Такое явление мы называем самоорганизацией фитоценотической системы, благодаря которому она не только поддерживает биоразнообразие, но и создает его.

Биологическое разнообразие растений сконцентрировано в ботаническом саду

Ошибка современной

экологии отчасти состоит в том, что изучение экосистемы очень жестко связывается с изучением видов как таксонов. Выявив таксономическое разнообразие фитоценоза, геоботаник считает свою задачу выполненной. Экосистемы при этом практически не выделяются из таксономической организации биосферы. В Мире сегодня огромные средства расходуются на флористическую классификацию растительности по методике Браун-Бланке, на публикацию этих материалов в журналах и монографиях. Классификационные построения в этом случае превращаются в самоцель. Они не позволяют создавать ни карты растительности, ни карты растительных ресурсов. По крайней мере, я не видел ни одной карты растительности, построенной по системе Браун-Бланке. Оценка эколого-ценотического разнообразия растительного покрова таким методом также весьма сомнительна. Тем не менее мода на подобные изыски в геоботанике держится уже более 50 лет.



Изучение разнообразия растительного мира на горе Сохондо (Южное Забайкалье)

Успехи одумовской экологии были связаны с тем, что в основу изучения экосистемы были положены не виды (таксоны), слагающие эту экосистему, а крупные обобщенные категории экобиоморф такие, как продуценты, консументы 1, консументы 2, редуценты (рис. 2). К сожалению, вместо того чтобы детализировать структуру экосистем на основе выделения более тонких категорий экобиоморф растений и животных, экологи обратились к изучению экосистем через ценопопуляции видов. За элементарную составляющую биоценоза была принята не сингузия, не иной тип ценоэлементов, и даже не особь, а одновидовая ценопопуляция. Столь сильна магия таксономической парадигмы!

Мы считаем, что функциональная (вместо таксономической) стратификация фито- и биоценозов – важнейшая задача геоботаники и экологии. Здесь хочется отметить, что классическая российская геоботаника, основанная на доминантном подходе к растительному покрову, была

значительно ближе к истине, чем геоботаника в духе швейцарской школы Браун-Бланке.

ГЛАВА 3

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ

Растительный покров рассматривается нами как совокупность особой зеленых автотрофных растений, населяющих сушу и акваторию нашей планеты. Это функциональный блок биотического покрова Земли, накапливающий в биосфере световую энергию в форме энергии химических связей продуктов фотосинтеза, потребляющий из атмосферы и гидросферы углекислый газ и обогащающий атмосферу и гидросферу кислородом. Зелеными растениями в биологический цикл превращений из внешней среды (из почвенных растворов для сухопутных организмов и их воды для водных организмов) захватываются и элементы минерального питания. Растительный покров - это начало биологического круговорота, его автотрофная стадия.



*Северная часть
Корякского нагорья
в истоках реки
Чирынай.*

*Растительный
покров Арктики и
Субарктики прост
для изучения. Это
отмечали еще
классики. Здесь нет
многоярусных
растительных
сообществ.
Растения прижаты
к субстрату, и
поэтому ландшафт
хорошо
просматривается.
Флора не столь
богата, как в
южных регионах.
Здесь в период с
1969 по 1997 гг.
автор
разрабатывал и
совершенствовал
методику
сопряженного
изучения флоры и
растительности
модельных
ландшафтных
районов.
Конкретные флоры
в этом регионе
насчитывают до
350-400 видов
сосудистых
растений.*

Вместе с тем растительный покров рассматривается нами как некоторая структура, или упорядоченное разнообразие. Эта структура не является ни совершенно случайной, ни чрезвычайно жесткой и определенной. Регулярность этой структуры носит сложный многоуровневый характер типа иерархического ансамбля состояний. При построении теории организации растительного покрова мы следуем нескольким основным принципам: 1- выделяются элементарные составляющие объекта исследования (в нашем случае такими составляющими служат особи); 2 – свойства объекта исследования не должны сводиться только к свойствам его элементарной составляющей (в нашем случае такими свойствами растительного покрова являются: конкуренция между своими компонентами, континуальность, многоаспектность организации и др.); 3 – дискретность элементарных составляющих в пространстве и времени; 4 – упорядоченность элементарных составляющих в пространстве бинарных отношений сходства – различия (принцип неравномерности сходства – различия) элементарных составляющих (в нашем случае в соответствии с этим принципом особи делятся на виды, экобиоморфы и другие категории); 5 – комбинаторный принцип, или ассоциативность объединений элементарных составляющих; 6 – интерпретируемость комбинаций элементарных составляющих (в нашем случае объединения особей интерпретируются как видовые популяции, экобиоморфы, ценоэлементы, фитоценозы и т. д.); 7 – многоуровневость регулярной структуры, или ее иерархичность, предполагающая наличие между комбинациями элементарных составляющих отношений включения (в нашем случае иерархичность можно проиллюстрировать объединением особей в виды, видов в роды, родов в семейства и т. д.); 8 – многоаспектность бинарных отношений элементарных составляющих (в нашем случае это могут быть отношения генетического родства, отношения пространственной смежности или близости произрастания, отношения сходства адаптивных морфологических признаков и т. д.); 9 – стохастичность структуры (в нашем случае она проявляется в

некоторой неопределенности распределения элементарных составляющих (особей) по структурным категориям).

Принятое нами определение растительного покрова, хотя и не совпадает со многими классическими определениями этого явления (Ярошенко, 1961; Трасс, 1976; Норин, 1979; Василевич, 1983; и др.), тем не менее в принципе не противоречит им. Особи комбинируются в видовые популяции, поэтому растительный покров можно определить и как совокупность популяций видов растений, населяющих сушу и акваторию. Вместе с тем особи комбинируются в экобиоморфы. Отсюда возможность определяется растительного покрова как совокупности экобиоморф растений. Комбинирование особей в фитоценозы и ассоциации позволяет определять растительный покров как совокупность фитоценозов и их ассоциаций. Следует заметить однако, что все эти определения растительного покрова легко выводятся из нашего основного определения и отражают разные стороны или аспекты его организации. Основными же аспектами организации растительного покрова являются таксономический, с которым связано понятие флоры, и эколого-ценотический, с которым связано понятие растительности.

ФЛОРА

Это таксономическая характеристика растительного покрова некоторой территории. Совокупность видов, родов, семейств, порядков и более высоких таксонов, встречающихся на достаточно большой территории, традиционно составляют суть понятия флора. Логично было бы считать флорой таксономическое разнообразие растительного покрова любой территории, начиная от участка, занятого одной ценочайкой, и кончая всей планетой. Однако традиционно сложилось так, что флорой мы называем таксономическое разнообразие растительного покрова территории в 100 км более, а для меньших участков говорим либо о наборе видов (словно набора родов, семейств и т. д. там нет), либо о парциальных флорах (Юрцев, 1987).

Говоря о флоре как о наборе таксонов, мы должны различать флоры естественные и флоры искусственные, или сборные. Естественной флорой будет набор таксонов территории или геохоры, имеющей естественные границы (флора Урала, Камчатки, о-ва Врангель, Арктики, Северной Америки). Сборные же флоры не имеют естественных границ. Как правило, это флоры административных территорий: государств, областей, штатов, районов, когда их границы не совпадают с естественными границами геохор. Например, флора Австралии, хотя и характеризует флору одного государства, это вполне естественная флора, а флора Польши естественной не является. Тем более не является естественной флорой флора СССР.

Впервые в нашей стране в тридцатые годы XX столетия понятие о естественной флоре начал развивать А. И. Толмачев (1974) в начале тридцатых годов (Толмачев, 1974) в связи с вопросом сравнимости флор. Ясно, что флору о-ва Врангель не логично сравнивать с флорой Магаданской области или с флорой штата Аляска. А вот флору Северо-Востока СССР с флорой штата Аляска сравнивать можно, они соизмеримы. Логичнее сравнивать флоры естественные и равновеликие по занимаемой площади. Здесь не требуется полное равенство сравниваемых флор по занимаемой площади, речь идет только о их соизмеримости. Главное же в соизмеримости флор – это примерное равенство эколого-ценотического разнообразия растительного покрова, таксономическими характеристиками которого служат данные флоры. Вообще же проблема сравнимости и соизмеримости флор широко обсуждалась флористами в начале семидесятых годов, и здесь нет необходимости останавливаться на ней подробно. Идеи А.И. Толмачева во второй половине XX века успешно развивал Б.А. Юрцев.

Мы считаем, что флористическому сравнению подлежат таксономические характеристики растительного покрова соизмеримых естественных фитогеохор. Такими фитогеохорами могут быть флористические царства и флористические области, флористические провинции и флористические районы, выделены в ранге фитоценозов и микрокомбинаций, а так же в ранге мезо-макрокомбинаций растительного покрова.

Юг Дальнего Востока: Хасанский район Приморского края. Сосна погробальная является реликтовым видом, эндемичным для юга Дальнего Востока. Здесь же встречается и второй, редкий для Приморского края вид - дуб зубчатый. По берегу моря здесь много травянистых и кустарниковых сообществ, по набору жизненных форм похожих на растительные сообщества маньчжурских прерий. Конкретные флоры здесь насчитывают до 900 видов сосудистых растений..



Основные таксономические параметры, характеризующие флору, - число видов, число родов, число семейств и таксонов более высокого ранга, распределение видов по родам, распределение видов по семействам (так называемые видовые спектры родов и семейств). Именно эти характеристики традиционно используются при флористических исследованиях (Шмидт, 1980). В сравнительной флористике неплохо разработан математический аппарат для сравнительного анализа флор. Можно отметить метод корреляции рангов при сравнении спектров родов и спектров семейств, меры сходства и меры включения при попарном сравнении флор, метод графов при флористическом районировании, использование уравнения Престона для определения степени неслучайности различий сравниваемых флор и некоторые другие. Эти вопросы неплохо освещены в литературе (Шмидт, 1974, 1980; Семкин, 1977; Малышев, 1975, Галанин, 1987; Галанин, Марина, 1982; и др.).

Интересные представления о флоре как естественной системе местных популяций видов, сообитающих на некоторой территории, развивает в последние годы Б. А. Юрцев (1982, 1987). Его оппоненты считают, что понимая флору как систему популяций видов, мы, таким образом, определяем растительный покров и вступаем в сферу познания геоботаники. Такой точки зрения, например, придерживается Ю. И. Чернов. Однако растительный покров – это не только система видовых популяций, это еще и система ценоэлементов, и множество экобиоморф, и закономерное сочетание и сопряжение фитогеохор различного типа и ранга. Таким образом, определение флоры как таксономического аспекта организации растительного покрова не является определением растительности и не исчерпывает всех сторон явления, именуемого растительным покровом.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Под растительностью мы понимаем функциональный аспект организации растительного покрова, больше известный как аспект фитоценоотический. В последнее время исследователи все более осознанно отделяют его от аспекта таксономического, хотя вполне четкого разделения еще нет, нет и четкого непротиворечивого определения растительности. Растительность может быть оценена как набор ценоэлементов, т. е. набор устойчивых систем обитания особой разных видов и экобиоморф, свойственный определенному участку растительного покрова.

Основными ценоэлементами несомненно выступают ценоячейки. Под ценоячейкой мы понимаем систему особой растений, организованную или упорядоченную центральной особой ценоячейкой – особой-

эдификатором. Из определения ясно, что ценочейка занимает определенное пространство в пределах фитогенного поля особи-эдификатора. Характер ценочейки в значительной степени определяется экобиоморфой особи эдификатора (Галанин, 1980). Таким образом, набор типов ценочеек прямо зависит от числа видов и типов экобиоморф растений-эдификаторов, и не случаен тот глубокий интерес к доминантам и эдификаторам растительного покрова, который был свойственен фитоценологии и геоботанике на всем протяжении их развития, правда, чаще говорили не о доминирующей экобиоморфе, а об эдифицирующем виде. Мы считаем, что одну из основных характеристик растительности представляет набор видов и типов экобиоморф эдификаторов.

Ценочейки понимаются нами как элементарные, но не единственные формы ценотической организации растительного покрова. Ценоэлементами служат синузии и ценокванты, или фитоценозы. Синузия – это фитохора, образованная множеством особей, относящихся к одной экобиоморфе, это блок ценочеек одного вида или типа. На одном участке может сосуществовать несколько синузий, экологически дополняющих друг друга, например в многоярусном лесном фитоценозе, где сосуществуют синузия моховая и синузия кустарничковая с синузией древесной. Ценоквантом, или фитоценозом, мы называем устойчивое сочетание ценочеек одного или нескольких типов, закономерно повторяющееся в растительном покрове при сходных условиях сосуществования. Ценоквант, или фитоценоз – явление хорологическое, это тот фитоценоз контур или контурфитоценоз, о котором не утихают споры в геоботанике вот уже на протяжении почти столетия. Чаще всего ценокванты, или контурфитоценозы, бывают полисинузальными, т. е. состоят из двух и более синузий. Однако, в принципе, контурфитоценоз может состоять из одной синузии.



Юг Читинской области близ границы с Монголией. После многолетних исследований в этом регионе мы пришли к выводу о том, что здешние степи скорее являются своеобразными даурскими прериями. В ландшафте такие прерии перемежаются с лугами в поймах рек и лиственничными и сосновыми лесами на склонах теневых экспозиций. Конкретные флоры здесь насчитывают до 700 видов сосудистых растений.

Набор ценоэлементов, образующих растительный покров некоторой территории, - важная, но не единственная характеристика растительности этой территории. Растительность как некоторая упорядоченность элементов может быть охарактеризована еще и степенью своей сформированности. В принципе можно представить растительный покров, составленный большим числом видов и экобиоморф, но с несформированной ценотической структурой. В этом случае растительность как характеристика растительного покрова просто отсутствует. Такие случаи имеют место при начальных стадиях зарастания залежей, промышленных отвалов, в посевах однолетних сельскохозяйственных культур и т. д.

Наиболее высокой степенью сформированности ценотической структуры характеризуется естественный растительный покров, находящийся в климаксовом состоянии. Здесь растения (особи, экобиоморфы и виды) распределяются не только в зависимости от внешних условий местообитания, но и сообразно с характером их взаимодействия друг с другом, в соответствии с их воздействием на среду обитания.

Здесь важно отметить, что элементы растительности в отличие от элементов флоры не столь определены и устойчивы, их выделение в природе порой весьма затруднительно, методы четкого описания ценоэлементов не разработаны, а теоретические положения на этот счет все еще весьма туманны. Многие исследователи вообще склонны не видеть принципиальных различий между растительностью и растительным покровом, считая эти термины синонимами. Мы уверены, что четкое описание растительности как ценотической

организации растительного покрова не возможно без разработки специальной системы экобиоморф растений с обязательным выделением особой группы растений эдификаторов-ценообразователей и тщательным изучением влияния фитогенных полей этих ценообразователей на распределение подчиненных особей (имеются в виду, в первую очередь, экобиоморфы растений, играющие второстепенную роль в фитоценозе и экосистеме, а не виды

Традиционное описание растительности как набора типов фитоценозов (ассоциаций) в принципе не противоречит развиваемым здесь представлениям о ценотической организации растительного покрова. Однако следует заметить, что такое описание растительности весьма грубо и поэтому поверхностно отражает суть и форму ценотической организации растительного покрова. Характеризуя растительность, так же, как при характеристике флоры, мы обязаны учитывать естественность характеризуемых фитогеохор, их сравнимость и соизмеримость друг с другом. К сожалению, в фитоценологии эти и подобные им вопросы, практически уже разработанные во флористике, еще четко даже и не сформулированы. В этом направлении предстоит большая работа, и исследователей ожидают интересные научные открытия.

*Хэнтей-Чикойское нагорье:
Сохондинский биосферный заповедник.
Здесь в верхнем лесном поясе на высоте от 1700 до 2000 м н.у.м. преобладают кедрово-лиственничные и лиственнично-кедровые леса из кедра сибирского и лиственницы даурской. В напочвенном покрове обильны: багульник болотный, брусника, бадан толстолистный, зеленые мхи и кустистые лишайники.*



Методический аппарат фитоценологии в настоящее время разработан неплохо. Здесь следует отметить метод межвидовой сопряженности (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969) и метод регрессионного анализа изменения обилия одного вида в зависимости от изменения обилия другого вида (Уранов, 1935), метод анализа ближайших расстояний между особями растений в фитоценозах (Грейг-Смит, 1967), методы изучения влияния на структуру ценоза фитогенных полей эдификаторов (Галанин и др., 1976, 1979; Галанин, 1980; Самойлов, 1980), методы анализа дифференциации особей в фитоценозах (Ипатов, 1971; Злобин, 1980). Несомненно, большую пользу развитию представлений о растительности принесет новая начинающаяся теоретическая дискуссия. Возможности обмена идеями и мнениями через интернет обещают сделать ее более эффективной по сравнению с подобными дискуссиями, проводившимися ранее.

ГЛАВА 4

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ И ЛАНДШАФТ

(Основные положения и понятия)

Биосфера Земли пространственно неоднородна, и на поверхности планеты существуют так называемые природные территориальные комплексы (Викторов, 1986). Возникновение учения о природных территориальных комплексах связано с именами В. В. Докучаева, Л. С. Берга, Б. Б. Польнова, Н. А.

Солнцева, Н. А. Гвоздецкого, А. Г. Исаченко, Ф. Н. Милькова и др. По своей сути природные территориальные комплексы – это биосферные системы, и они традиционно изучаются в рамках физической географии и биогеографии как ландшафты. Ландшафт – это природный, генетически однородный территориальный комплекс с единым геологическим строением, определенным типом рельефа, климатом и биотическим покровом или, точнее, биомом.



Территория Франции и смежных с ней стран.

Так выглядит неоднородность поверхности нашей планеты Космоса. На этом фото можно выделить территориальные комплексы в ряде ландшафтных районов и выше. Местности и урочища здесь различить сложно. Неоднородность растительного покрова на этом уровне определяется макро- и мегарельефом. Темнозеленые долины рек и низменности, светлозеленые равнины, желтовато-зеленые возвышенности, коричневатые среднегорья и белесые высокогорья. На границе Франции и Германии отчетливо виден тектонический разлом - шов земной коры, разделяющий д

плиты.

В свою очередь, ландшафт подразделяется на местности, урочища и фации. Наименьшей степенью природной дифференциации в физической географии считается элементарная фация, которая еще несет черты целостности природы (Марков др., 1978). Мы придерживаемся территориального понимания ландшафта и считаем, что, когда речь идет о типах природы (степи, горы и др.), следует говорить о типе ландшафта. Таким образом, ландшафт и в территориальном, и в типологическом понимании – это природный комплекс, состоящий из компонентов. Один из главных компонентов ландшафта – растительный покров. Компонентами ландшафта являются: население животных, почва, приземный слой воздуха на высоту до 100-200 м, литологическая основа (каркас), наземные и подземные воды и др.

Механизмы внутриландшафтных связей между компонентами в значительной степени связаны с потоками вещества и энергии. Эти механизмы традиционно изучаются геохимией ландшафта, которая устанавливает

основные законы миграции химических элементов в ландшафте, выявляет структуру биологического круговорота атомов и ее связь с их водной миграцией (Перельман, 1967). Нередко природные территориальные комплексы ранга ландшафтов, местностей и урочищ называют геосистемами. В геоботанике этот термин используется даже чаще, чем термин ландшафт или термин урочище. Ландшафты и геосистемы понимаются нами как конкретные (не типологические) экологические системы определенной размерности. Экосистемой являются и территориальные природные комплексы ранга урочищ и фаций и целых ландшафтных районов. Для обозначения экосистем ранга фаций существует специальное устоявшееся название – биогеоценоз, экосистемы ранга ландшафтных районов мы предлагаем называть биосферными системами, или экологическими районами.

Хорологическая неоднородность растительного покрова в пределах природного территориального комплекса ранга ландшафтного района, т. е. на ландшафтно-экологическом уровне организации, в основном связана с изменениями в микро-, мезо- и макрорельефе, с неоднородностью подстилающих материнских пород и почв, с особенностями микро- и мезоклимата, условиями увлажнения, а в горах еще и с высотой над уровнем моря. На тесную связь между характером растительного покрова и литологией почвообразующих пород указывают многие исследователи (Пешкова, 1963; Малышев, 1965; Сабуров, 1972; Лукичева, 1972; Юрцев, 1968; и др.). Литологический состав горных пород влияет на растительный покров двояко: во-первых, через рельеф, оказывая влияние на детали строения земной поверхности; во-вторых, через характер геохимического круговорота вещества. Так, степи на о-ве Ольхон на Байкале главным образом занимают участки с выходами карбонатных пород архея – мраморами, которые легко выветриваются, образуют пологие формы рельефа и не способны удерживать достаточное количество почвенной влаги (Лукичева, 1972). В Южном Забайкалье степная растительность также тяготеет к выходам известняков или к пескам. Так называемые степпоиды на Северо-Востоке Азии в ландшафте тоже связаны с карбонатными субстратами.

Ландшафт

*Рытгыльвеемской
впадины в северной
части Корякского
нагорья.*

*Впадина со всех
сторон окружена
горами и имеет свой
мезоклимат.*

*Растительный
покров ее
составляют
сообщества
тундровых
кустарничков,
кедрового стланика,
тундровых осок и
пушиц, мхов и
лишайников. Эти
сообщества в мезо и
микро-рельефе
занимают разные
положения, и это
отчетливо видно на
фото. Многолетняя
мерзлота, долго не
стаивающие
снежники, характер
субстрата и почвы,
экспозиция склона -
все это факторы,
дифференцирующие
растительный
покров в пределах
данного
ландшафтного
района.*



Ландшафтно-экологическая неоднородность растительного покрова тесно связана с подразделениями ландшафта в ранге урочищ и фаций. На этом уровне организации растительный покров необходимо изучать в первую очередь как компонент ландшафта, как одно из средств познания его хронологической организации (Жорчагин, 1949). Под организацией ландшафта здесь понимается системная упорядоченность его компонентов как в пространстве, так и во времени, в том числе и однохарактерное сочетание более простых территориальных комплексов (урочищ, фаций, местностей). Структурная организация ландшафта раскрывается через структуру его фациальных рядов (Сабуров, 1972), т. е. рядов фаций, связанных единоподчиненными процессами миграции вещества в жидком и твердом виде (Глазовская, 1964). По своей природе ландшафт – это крайне неравновесная, изменчивая система, для которой характерны суточные, годовые и многолетние ритмы (Перельман, 1975). Напомним, что ландшафт понимается нами как экосистема биосферного ранга.

Под фацией, вслед за многими исследователями (Берг, 1945; Исаченко, 1962; Глазовская, 1964 и др.), мы понимаем конкретную экосистему, соответствующую одному элементу микрорельефа, с одинаковой литологией поверхностных горных пород, одним фитоценозом или микрокомбинацией растительного покрова и одной почвенной разностью. На всем протяжении коренной фации, при отсутствии антропогенных влияний или катастрофических природных воздействий, прослеживается однотипное сочетание всех компонент экосистемы, имеют место однородные геохимические условия и однородные потоки вещества в биологическом круговороте. Границы коренных фаций представляют собой более или менее выраженные геохимические барьеры (Глазовская, 1964).

Территориальные природные комплексы (урочища, местности) служат региональными единицами комплексного экологического микрорайонирования и выделяются в основном по характеру пространственного распределения фаций (Сочава, 1972). При этом большую роль играют размеры и конфигурация фаций и характер их чередования (Сабуров, 1972). Фациальные же ряды выделяются по принципу геохимического сопряжения (Полынов, 1956; Глазовская, 1964; Раменский, 1938; Перельман, 1967, 1975). Природные комплексы разного ранга – от фации до биосферы в целом – являются сложными саморегулирующимися экосистемами, причем в основе механизмов саморегуляции лежат процессы биогеохимические – биологический круговорот. Попытки как-то вычленивать территориальные природные комплексы, отделить их от экосистем и рассматривать вне общей экологии представляются неоправданными ни теоретически, ни методически. Действительно, к познанию экосистем шли разные научные дисциплины: и физгеография, и ботаника, и зоология, каждая из них формировала свой понятийный аппарат, основываясь в первую очередь на логике своего развития. Сегодня настало время создать, наконец, единый понятийный аппарат экологии, учтя все рациональное, что накоплено в этом плане разными научными дисциплинами.

В современной физической географии рассматриваются три типа физико-географической дифференциации. Первый представлен ландшафтными типологическими подразделениями, второй – ландшафтно-региональными (не типологическими) подразделениями, третий связан с динамической сопряженностью и функциональной целостностью геосистем. Ландшафтные типологические подразделения выделяются по принципу относительной однородности условий и их повторяемости на разных, порой удаленных друг от друга участках земной поверхности. Выделение региональных ландшафтных подразделений основано на принципе закономерной разнородности и территориальной целостности (Гвоздецкий, 1979). Согласно М. А. Перельману (1975), ландшафтный район – это закономерное сочетание определенных комплексов ранга урочищ и местностей, эти комплексы относительно легко типизируются и картографируются. В. Б. Сочава (1975) среди геосистем также различает типологические и региональные комплексы, при этом типологические он называет геомерами, а территориальные – геохорами. Можно говорить о конкретной фации как об элементарном выделе – геохоре, но можно говорить и о типе фаций – геомере. Можно говорить о конкретном урочище как об элементарном конкретном выделе – геохоре, но можно говорить и о типе урочищ – геомере. Типологические и территориальные единицы можно выделять на уровне местностей, ландшафтных районов и т. д. Следует заметить, однако, что по мере увеличения ранга выдела степень типизируемости геохор снижается. На уровне физико-географических провинций и областей типологическое объединение геохор в геомеры вообще вряд ли целесообразно.

Третий тип физико-географической дифференциации, связанный с потоками вещества и энергии, отличается как от хронологической дифференциации, отражаемой в типологических схемах, так и от хронологической дифференциации, отражаемой региональными схемами или картами (Гвоздецкий, 1979). Ф. Н. Мильков (1971) такие системы называет парагенетическими комплексами и также признает существование трех категорий ландшафтных комплексов. Главное в парагенетических комплексах – функциональная целостность, связанная с потоками вещества и энергии. Основной методологический принцип выделения геосистем, по А. Ю. Ретому (1975), состоит в поиске явлений локальной организации материи в поверхностном слое Земли, обусловленных в конечном счете движением вещества и потоками энергии.

*Ландшафт с
одионой горой.*

*Картина ботаника
Ю.П. Кожевникова.
На этой картине
гора является
подразделением
ландшафта в ранге
местности.
Распределение
деревьев,
кустарников и трав
тесно связано с
элементами мезо- и
микро-рельефа.*



Формы сопряжения ландшафтных подразделений могут быть разными как по рангу сопряженных выделов (фаций, урочищ, местностей, ландшафтных районов), так и по природе связывающих процессов (сопряженность урочищ на склоне за счет нисходящего тока воды, сопряженность изолированных гольцовых вершин путем обмена диазачатками растений, сопряженность фаций за счет общего населения птиц и млекопитающих животных, когда животные могут совершать сезонные кочевки, кормиться в одних фациях, а выбрасывать экскременты в других). К сожалению, идея выделения и анализа функционально целостных ландшафтных систем или парагенетических комплексов не нашла еще должного применения в ландшафтной геоботанике и ландшафтной экологии. Методические и теоретические аспекты этого подхода почти не разработаны, и дело редко выходит за рамки выделения сопряженных поясов растительности в натуре и их фиксации на детальныах картах растительности. В этом плане следует обратить серьезное внимание на подходы, разрабатываемые а сравнительной флористике при обосновании метода конкретныах флор, в частности на идею элементарной естественной флоры как флоры элементарного речного бассейна.

Классическим методом изучения структуры растительного покрова на ландшафтно-экологическом уровне является картографический (Грибова, 1972). Н. И. Кузнецов, например, считал, что карта растительности (под растительностью понимается растительный покров в нашей трактовке) может быть геоботанической при условии, если растительность изображается на ней в связи с ведущими компонентами ландшафта, в связи с экологическими факторами. Следует заметить, что современное ландшафтоведение все чаще рассматривают как науку об экологической структуре или экологии ландшафта (Troll, 1950; 1968; Сочава, 1975; Howard, Mitchell, 1985; Галанин, Васильева, 1976; Беликович, 2001а, 2001б). Изучение структуры растительного покрова на этом уровне несомненно выходит за рамки фитоценологии, и в отечественной литературе этот раздел геоботаники именуется хорологией или ландшафтной геоботаникой (Грибова, 1972). Специфику этого уровня организации растительного покрова признавал и Е. М. Лавренко (1964). Серьезный вклад в изучение растительного покрова как компонента ландшафта и в теоретическом и в методическом плане внесла А.В. Беликович.

Необходимость типологии и классификации растительности (имеется в виду классификация фитоценологических систем) обычно связывают с целями и задачами картирования растительного покрова. Этой проблеме долгое время в геоботанике и фитоценологии уделялось большое внимание (Александрова, 1969). Однако опыт геоботанической картографии убеждает в том, что многочисленные классификационные схемы растительности далеко не всегда удовлетворяют картографа и далеко не всегда приемлемы при составлении легенд к геоботаническим картам. В процессе создания карт исследователям часто приходится разрабатывать свои рабочие классификационные схемы (Грибова, 1972), учитывая в первую очередь именно экологические и географические (картируемые) особенности растительного покрова (Сочава, 1944, 1967; Tuxen, 1957; Schmithusen, 1968).

При геоботаническом картографировании необходима типология и классификация не только фитоценологических систем (ценоэлементов), но и геохор в ранге фаций, урочищ и местностей, которым в растительном покрове соответствуют мезокомбинации (ранг урочищ), макрокомбинаций (ранг местностей) и мегакомбинаций (ранг элементарных ландшафтных районов). Мозаичность растительного покрова привлекает внимание исследователей давно. Особую ценность в этом плане представляют работы ландшафтоведов по созданию схем ландшафтно-морфологических единиц (Солнцев, 1949; Исаченко, 1965; Виноградов, 1967). Например, Я. Солон (Solon, 1983) считает, что основными единицами пространственной организации растительного покрова ландшафта выступают локальные комплексы фитоценозов. В один такой комплекс он включает все контурфитоценозы и микрокомбинации в пределах некоторого гомогенного участка или местообитания ранга урочища.

Следующей по хорологическому уровню геохорой растительного покрова Я. Солон считает макрокомбинацию, соответствующую объему элементарного ландшафтного района. Ранг фитогеохор в ранге местностей Солонем не рассматривается, хотя ландшафтные районы им понимаются как небольшие территории, т. е. весьма дробно. В общем можно считать, что большинство исследователей-ландшафтоведов и геоботаников выделяют три ступени или уровня хорологической дифференциации: микро-, мезо- и макрокомбинации. При этом между дифференциацией растительного покрова и дифференциацией почвенного покрова существует большое соответствие (Исаченко, 1965). Геохоры растительного покрова в значительной степени совпадают и с основными грациями рельефа (Грибова, 1972). Вместе с тем говорить о полном совпадении хорологической структуры растительного покрова с таковой почвенного покрова и структурой рельефа не приходится. В структуре растительного покрова, особенно на уровне контурфитоценозов и микрокомбинаций, наряду с эдафическими факторами существенную роль играют факторы ценоотические. Так, многие формы нанорельефа и некоторые формы микрорельефа имеют явно биогенное происхождение. В ряде случаев за счет ценоотической дифференциации растительность усиливает исходные различия соседних фаций или, напротив, их нивелирует (Галанин, 1982, 1986). Зачастую микрокомбинации растительного покрова рассматриваются в ранге контурфитоценозов и сравниваются с ними как фитогеохоры одного уровня без разделения на составляющие их ценоотические элементы. На недопустимость такого подхода при фитоценологических исследованиях указывает, например, Б. Н. Норин (1980). Однако при ландшафтно-экологических и геоботанических исследованиях такие сравнения вполне допустимы, так как в обоих случаях мы имеем дело с фитогеохорами одного фациального ранга.

Мезокомбинации растительного покрова разными исследователями называются по-разному: типы лесных массивов (Морозов, 1904), независимые комплексы (Коровин, Кошкар, 1934), мезо- и макрокомплексы (Раменский, 1925), макроассоциации (Ярошенко, 1953), типы болот (Кац, 1971), мезофитоценозы (Сочава, 1968), мезокомбинации (Беликович, 2001б). Все эти единицы связаны с формами мезорельефа или с частой сменой различных материнских пород, или же с частой сменой интенсивности дренажа на плакорах (Грибова, 1972), с мерзлотными процессами в Арктике и Субарктике. В отличие от микрокомбинаций, в мезокомбинациях сопряженность частей обусловлена главным образом внешними по отношению к растительности факторами среды и в первую очередь орографией. В систематизации разнообразия мезокомбинаций пока сделаны только первые шаги (Виноградов, 1967; Беликович, 2001а, 2001б).



Юг Читинской области. Даурия.

Долина реки Газултуй - левого притока реки Онон. На этом фото четко выделяются: прирусловая фация и фация пойменной террасы (ивняки), фация первой надпойменной террасы (разнотравные луга), фация нижней части склона (даурская прерия и харганат), фация депрессии на склоне (лиственнично-березовый лес). Весь склон горы на противоположной стороне долины - территориальная единица ранга местности. Сочетание контурфитоценозов на этом склоне - типичная макрокомбинация растительности.

Разумеется, роль ценотического и особенно биоценотического факторов на уровне мезокомбинаций не сводится к нулю. Однако здесь ценотические воздействия сильно опосредованы и выступают в отчужденной форме как долговременная „память“ ландшафта о былых воздействиях растительности на среду своего обитания. Примеры этого можно встретить на Северо-Востоке Азии, где интенсивно гумусированные почвы, развитые некогда под криофильными степями, длительное время сохраняются после деградации этих степей и оказывают влияние на структуру современного растительного покрова.

Элементы макрокомбинаций растительного покрова включают в себя контурфитоценозы, микро- и мезокомбинации и составляют единые экологические ряды от водоразделов до долин рек. Во многих случаях макрокомбинации по объему совпадают с элементарными геоботаническими районами (Грибова, 1972) и с элементарными ландшафтными районами в нашем понимании. Структура территориальных единиц такого ранга может быть обусловлена орографией, особенностями мезоклимата, характером подстилающих горных пород и историческими причинами, например долговременной „памятью“ ландшафта. Существует точка зрения, согласно которой комбинации геохор растительного покрова и ландшафтные подразделения полностью совпадают по масштабу и содержанию (Виноградов, 1976). Мы считаем, что растительный покров по сравнению с почвами и рельефом более подвижен, и границы его хорологических подразделений не всегда совпадают с границами хорологических подразделений других компонентов ландшафта. Не всегда, вероятно, совпадает и ранг геохор растительного покрова и геохор других компонентов. Растительный покров взаимодействует с внешней средой как некоторой интегральной системой. Понятие „экологические условия местообитания“ должно отражать именно такую интегральную оценку внешней среды. Именно поэтому экологически близкими могут оказаться геохоры, довольно разные по своему положению в рельефе. Например, на Чукотке экологически близкими часто оказываются сухие галечники надпойменной террасы и сухие щебнистые участки нагорных террас и плоских вершин сопок. Мы считаем, что при расчленении ландшафта на геохоры следует различать литологические, геоботанические, гидрологические, почвенные, зообиотические, климатические и экологические объекты (Мазинг, 1973), следует картографировать их и сопоставлять друг с другом на предмет сопряженности.

Серии элементарных фитогеохор в ранге фитоценозов – это наиболее сложный тип структур растительного покрова на ландшафтно-экологическом уровне организации. Серии характеризуются совокупностью хаотически расположенных растительных сообществ (контурфитоценозов) с нечеткими расплывчатыми границами. Весь набор сообществ при этом составляет один или несколько близких серийных рядов, включающих группировки фитоценозов от первичных стадий развития до вполне сформированных климаксовых сообществ. Специфические особенности сложения и состава растительности экологически подвижных местообитаний отмечались рядом исследователей (Ярошенко, 1953, 1961; Ниценко, 1971; Карамышева, Рачковская, 1968; Шенников, 1964; и др.). Из выше изложенного ясно, что серии пространственно сопряженных элементарных фитогеохор (контурфитоценозов) в значительной степени связаны не с эдафическими, а с ценотическими факторами – со степенью сформированности ценотической структуры. Эдафические изменения здесь не вызывают изменения растительного покрова, а следуют за ними.

Под микропоясными рядами понимается особый тип хорологической структуры растительного покрова, характеризующийся устойчивым для данных условий поясным или мозаично-поясным расположением ценотически сложившихся элементарных фитогеохор коренных растительных сообществ или их фрагментов. Существование микропоясных рядов обусловлено действием одного или нескольких быстро сменяющихся на небольшом пространстве экологических (в основном эдафических) факторов. Границы между контур фитоценозами здесь чаще всего постепенные, редко резкие. Микропоясные ряды характерны для котловин, озер, западин, долин рек, а также для засоленных местообитаний с маршевой растительностью. Обычно факторами дифференциации в пределах микропоясных рядов являются почвенная влага, длительность затопления паводковыми водами, содержание в почве тех или иных минеральных веществ и др. В отличие от серий растительных сообществ, микропоясные ряды своим происхождением связаны с факторами эдафическими, а не ценотическими.

Пространственное членение растительного покрова на комбинации (комплексы, серии и ряды) и отображение этих элементов на картах растительности само по себе немного дает для понимания сущности и закономерностей его дифференциации на ландшафтно-экологическом уровне организации. Объяснение характера „рисунка“ растительного покрова ландшафтного района возможно на эдафической и фитоценотической основе. Неоднородность растительного покрова в пространстве при переходе от одного участка к другому тесно связана с распределением в ландшафте эдафического потенциала, с характером биологического круговорота веществ и его изменением при переходе от одного участка к другому. Этот круг проблем традиционно изучает геохимия ландшафта. Так, Б. Б. Польнов (1956) писал о трех типах миграции веществ: элювиальном, супераквальном и субаквальном. В общем ясно, что эдафический потенциал местообитания (физико-географической фации) определяется многими факторами, главные из которых следующие: характер рельефа, состав подстилающих горных пород и почв, интенсивность и характер увлажнения, характер выветривания горных пород, характер растительного покрова и населения

животных. Разным типам миграции вещества соответствуют и разные типы организации растительного покрова.

При рассмотрении ландшафтно-экологической структуры растительного покрова для характеристики среды обитания предложено понятие „экологический фон ландшафта” (Кожевников, 1974, а, б, в, 1976). Мы считаем, что экологический фон ландшафта в каждой его точке характеризуется некоторым эдафическим или термодинамическим потенциалом – интегральной характеристикой среды обитания. Именно экологический фон ландшафта в наибольшей степени определяет внутриландшафтный „рисунок” растительного покрова.

Проблема ландшафтно-экологической структуры растительного покрова сложна, ее решение имеет большое значение для экологии. В принципе хорологическая неоднородность растительного покрова под понятие структуры подпадает лишь с большой натяжкой, это скорее рисунок, чем структура, связанная с функционированием системы. Элементы ценотической организации растительного покрова подпадают под понятие структуры вне всякого сомнения, они функциональны, а вот функциональные аспекты ландшафтно-экологической структуры растительного покрова изучены крайне недостаточно. Например, изменение растительного покрова при переходе со склона северной экспозиции на склон южной экспозиции в Южном Забайкалье очень существенно – степь сменяется лиственничной тайгой. Однако эти фитогеохоры функционально почти автономны, почти независимы друг от друга, они не связаны друг с другом потоками вещества и энергии. Разумеется эти фитогеохоры выступают как части некоторого целого – растительного покрова ландшафтного района, но степень системности или целостности растительного покрова ландшафтного района невелика. Ландшафтно-экологическая структура растительного покрова, в отличие от ценотической, не имманентна, она не вытекает из взаимодействия его компонент друг с другом, эта структура есть отражение процессов, протекающих в экологической системе ландшафта в целом. Например, лиственничные леса на северных склонах гор в Южном Забайкалье способствуют накоплению снега и тем самым влияют на климат района, что, в свою очередь, отражается и на растительном покрове южных склонов. Возможен занос семян с одних склонов на другие и проникновение степных видов под полог лиственничников. Семена лиственницы также постоянно попадают на южные склоны и при гумидизации климата могут обеспечить смену степи лесом в течение нескольких десятков лет.

Хорологический „рисунок” растительного покрова, называемый его ландшафтно-экологической структурой, в значительной степени повторяет „рисунок” экологического фона ландшафта. Однако это соответствие не может быть полным, экофон ландшафта и растительный покров не находятся в отношениях типа „форма-отливка”. Растительность, формируясь, вносит весьма существенную „корректировку” в экофон, трансформируя его в новое состояние, производное от исходного состояния. Таким образом, ландшафтный район с ценотически сформированным растительным покровом имеет трансформированный экологический фон, и чем полнее выработана ценотическая структура, тем больше степень трансформации экофона ландшафта. Экофоны ландшафтов в чистом виде, не трансформированные растительностью, следует рассматривать как некую абстракцию введение которой полезно для четкой формулировки основных положений теории растительного покрова и только.

Возможно взаимодействие растительного покрова и экофона ландшафта по принципу конвергенции, когда первоначально несходные эдафические участки, после формирования на них соответствующих контурфитоценозов с выработанной ценотической структурой, становятся эдафически более сходными. Вместе с тем возможно и явление экологической дивергенции, когда первоначально эдафически сходные участки по мере формирования на них контурфитоценоза с выработанной ценотической структурой становятся менее сходными. В связи с этим следует выделить два типа растительности: 1 – растительность конвергирующую местообитания и 2 – растительность дивергирующую местообитания. Этим двум типам растительности соответствуют два типа биологического круговорота химических элементов и два типа гомеостаза экосистем: 1 – за счет механизма сверхразнообразия, когда исходное разнообразие экофона усиливается биотой (Sale, 1977); 2 – за счет буферного механизма, когда стабильность экосистемы достигается путем снижения исходного разнообразия путем замедления биологического круговорота (Jorgensen, Meyer, 1978).

Чукотка. Типичный среднегорный ландшафт Арктики. Здесь можно выделить несколько территориальных единиц в ранге местности: склон горы на заднем плане, склон горы на среднем плане, днище распадка, склон горы на переднем плане. Темные пятна - контурфитоценозы ольхи кустарниковой, зеленые пятна - разнотравно-кустарничковая тундра, коричневые - сообщества тундровых кустарничков.



Гомеостаз – стабильность экосистем – понимается нами как тенденция к поддержанию круговорота вещества в таком состоянии, что вещество возвращается обратно к производителям (May, 1976; Breymeyer, 1979) и не покидает конкретную экосистему, не выходит за ее пределы. В процессе сукцессии происходит выработка механизмов гомеостаза так, что коренная растительность биогеохимических более стабильна, чем пионерная. Возможна смена типа гомеостаза системы, например, при антропогенном воздействии или существенном изменении климата, когда леса заменяются лугами, а на месте степей возникают посевы монокультур. Тип гомеостаза экосистем может измениться в результате пожаров, выпаса скота и т. д. В последних своих статьях мы пришли к выводу о том, что современная растительность в процессе сукцессии никогда не достигает состояния климаксовой, так как макро-климатические условия изменяются быстрее, чем происходит сукцессия. Поэтому то, что называют коренной растительностью, правильнее называть условно коренной.

Явление экологической дивергенции местообитаний по мере формирования на них условно коренной растительности зависит от наличия во флоре данного ландшафтного района групп видов, относящихся к разным ценоотическим комплексам, но имеющим сходную экологию. Например, во флоре окрестностей оз. Джулукуль на Восточном Алтае имеется два ценоотических комплекса видов (горно-тундровый и горно-степной), способных образовывать ценоотические системы на одних и тех же экотопах. Наличие этих двух комплексов усиливает слабую исходную экотопическую неоднородность экологического фона. Под тундровыми моховыми ерниками почва слабо протаивает, постоянно переувлажнена, а под степными фитоценозами переувлажнения не происходит, протаивание здесь более глубокое. В пространстве эти ценозы отграничены друг от друга очень резко и образуют мозаику из двух типов контурфитоценозов, каждый из которых имеет размер от нескольких квадратных метров до 100-200 квадратных метров. Тундровые ценозы приурочены к микро- и нано-повышениям рельефа, а степные - к микро- и нано-понижениям рельефа.

Устранив из флоры один из перечисленных эколого-ценоотических элементов (например, степной), мы снизим и степень различия местообитаний, все они (и понижения и повышения) будут заняты одной и той же растительностью (тундровой). В этих условиях будет происходить экологическая конвергенция исходно различных местообитаний.

Рассматривая экологический фон ландшафта как «форму для отливки» растительного покрова, мы должны, однако, помнить, что «характер отливки» будет зависеть не только от формы, но и от материала, который попадает в «форму». Таким материалом, из которого на матрице экологического ландшафта «отливается» растительный покров, и является местная флора. В грубом приближении формирование и поддержание

ландшафтно-экологического «рисунка» растительного покрова можно рассматривать как сортировку видов и экобиоморф по экотопам, а по мере формирования ценогической структуры растительного покрова как сортировку видов по биотопам и ценоэлементам. В процессе такой сортировки подбираются виды и экобиоморфы, способные к совместному существованию в определенных местообитаниях. Образующиеся при этом сочетания видов и экобиоморф (ценоэлементы) должны быть не только адекватны экотопу, но и оптимальны для этого экотопа биогеохимические.

Подбор видов и экобиоморф в фитогеохоры происходит поэтапно в ходе сукцессии и является эколого-ценогическим процессом, а не чисто экологическим, как, например, самая первая стадия зарастания промышленных отвалов или заброшенного поля. Таким образом растительный покров в целом явление не только экологическое, но и ценогическое. Резюмируя сказанное выше, приходим к выводу о трех факторах, определяющих «рисунок», или хорологическую ландшафтно-экологическую структуру растительного покрова: 1 – неоднородность исходного экологического фона ландшафта, 2 – характер конкретной флоры ландшафтного района – его флористический потенциал, 3 – ценогический подбор растений в оптимальные ценогические системы. Сформированный растительный покров с условно коренной растительностью, не нарушенной человеком, является закономерным интегральным проявлением всех трех факторов. Неоднородность растительного покрова в пределах ландшафтного района проявляется в том, что при переходе от одного участка к другому изменяется набор видов, экобиоморф, ценоэчек, синузий и ценоквантов, или фитоценозов. Изучение закономерностей этих изменений и должно составлять предмет ландшафтной геоботаники и экологической флористики.

ГЛАВА 5

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФИТОГЕОХОРЫ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛАНДШАФТА

Внутренняя хорологическая неоднородность (рисунок) ландшафта в первую очередь нуждается в экологическом объяснении. Именно поэтому и в ландшафтоведении и в геоботанике большое внимание уделяется выделению экологических рядов растительности, выделению типов и групп растительных сообществ, а также экологической ординации контурфитоценозов или их типов (Раменский, 1971; Gleason, 1926; Bray, Curtis, 1957; Василевич, 1969; Грейг-Смит, 1967; Миркин, Розенберг, 1978; Галанин, 1989, 1991; Беликович, 2001a, 2001b и др.).

Очень часто ординацию растительности противопоставляют ее типизации и классификации, что, в принципе, совершенно неправильно. Классификация, как упорядочение множества объектов, является частным случаем ординации, когда упорядочиваемые объекты дискретны в пространстве и их множество образует систему дискретных иерархически соподчиненных типологических единиц. Так, при геоботаническом картографировании фитогеохор, очень важен вопрос о границах между соседними контурфитоценозами, микро-, мезо- и макрокомбинациями растительного покрова, сериями, комплексами, рядами контурфитоценозов и т. д. Если же в качестве метода анализа структурной организации растительного покрова выбрана ординация фитогеохор, то проблема их границ снимается, так как ординировать мы можем не сами контурфитоценозы или фитогеохоры большего ранга, а пробные площади, размещая эти пробные площади в центральных и наиболее типичных участках изучаемого контура, избегая закладки пробных площадей в зонах перехода.



Картина ботаника Ю.П. Кожевникова. Поле. Резкими могут быть границы искусственных контурфитоценозов. Например, этого пшеничного поля. Естественные контурфитоценозы очень редко имеют столь резко выраженные границы. Березовая рощица на дальнем плане - это тоже искусственный контурфитоценоз, это часть большого массива леса, вырубленного людьми. Вокруг рощи суходольный луг. Он тоже имеет антропогенное происхождение, сохраняется благодаря выпасу скота и сенокошению.

Вместе с тем, как было отмечено выше, характер границ между контурфитоценозами и другими фитогеохорами зависит не только от резкости градиентов эдафических условий в зонах перехода, но и от характера трансформации среды ценотическими системами. Чем больше в растительном покрове различных ценотических систем, чем глубже и разнообразнее воздействие этих систем на среду обитания, тем отчетливее бывают выражены границы между контурфитоценозами. При детальном картографировании растительного покрова важно не только проведение границ между элементарными фитогеохорами, но и установление характера перехода, который может быть диффузным, мозично-островным или внедрительным (Высоцкий, 1962; Порк, 1974), так как в зоне контакта фитоценозов существует более или менее выраженные полосы, в которых экобиоморфы, виды и ценочайки одного фитоценоза проникают в другой. Объективность и точность выделения контурфитоценозов и других фитогеохор и установление характера перехода между ними достигаются путем применения различных статистических методов отбора площадок для геоботанических описаний и методов сравнения сходства соседних площадок на трансекте, заложенном поперек градиента (Нешатаев, 1971). Однако статистические методы при картировании растительного покрова используются редко, и дело здесь, вероятно, не только в трудоемкости таких методик, а и в континуальной природе самого объекта изучения – растительного покрова.

Мы склонны считать, что на ландшафтно-экологическом уровне организации растительному покрову свойствен типологический континуум в большей степени, чем хорологический. Под типологическим континуумом растительного покрова здесь понимается такое его состояние, при котором изменения в пространстве не образуют четких дискретных состояний в виде типов контурфитоценозов (ассоциаций), а плавно переходят друг в друга. В этом случае фитоценозов, которые занимают промежуточное положение между выделенным ассоциациям, оказывается не меньше, чем фитоценозов, безусловно принадлежащих определенным ассоциациям. Растительный покров из одного состояния плавно и постепенно переливается в другое состояние. Типологическими единицами растительного покрова в ранге контурфитоценозов обычно являются растительные ассоциации.

Ассоциация растительности - это одновременно и тип контурфитоценозов со сходным набором видов и экобиоморф растений, со сходной синузальной структурой этих контурфитоценозов, и, вместе с тем, - компания видов, которые совместно друг с другом (в одних контурфитоценозах) в пределах ландшафтного района встречаются чаще, чем порознь. На эту двойственность ассоциации впервые обратил внимание А.А. Ниценко (1967). К сожалению, в дальнейшем эта идея не получила должного развития. Хотя из нее следует, что ассоциация как тип контурфитоценозов - категория геоботаническая и фитоценотическая, а ассоциация

как компания видов - категория флористическая. Ассоциации как компании видов - это не что иное, как эколого-ценотические элементы конкретной флоры (Галанин, 1973).

Явление типологического континуума связано с низкой степенью целостности контурфитоценозов как систем. Именно поэтому типологический подход к подразделениям растительного покрова имеет ряд недостатков. Всегда находится большое число контурфитоценозов, которые в пространстве ординции занимают промежуточное положение между ассоциациями, выделенными традиционным способом, как бы подробно мы не выделяли эти ассоциации.

Формирование и преобразование контурфитоценозов и других фитогеохор в ландшафте происходит за счет видов, которыми располагает местная или конкретная флора. Определяющими в этом процессе, особенно на первых этапах зарастания участка с сильно нарушенной растительностью, являются факторы эдафические. Но, заселяя местообитание, растения изменяют его экологический режим и при этом изменяют условия существования не только других видов, но и самих себя. Вокруг каждой особи формируется фитогенное поле, которое отличается от фитогенных полей других особей. Фитогенные поля особей накладываются друг на друга, и в итоге формируется своеобразное фитогенное поле контурфитоценоза. Говорят, что экотоп при этом трансформируется в биотоп и происходит последовательная смена ценоэлементов, известная в геоботанике как сукцессия. Однако от этой трансформации исходные экотопические различия местообитаний не стираются, не нивелируются, и несходные первоначально экотопы не превращаются в сходные биотопы. Во всяком случае наши многолетние наблюдения в нескольких природных зонах подтверждают этот тезис. К подобной мысли приходят и другие исследователи, отмечая, что физиологическая или потенциальная экологическая амплитуда видов растений шире, чем их актуальная или наблюдаемая экологическая (синэкологическая) амплитуда (Ellenberg, 1953; Roginson, 1969; и др.). Ранее на экспериментальном материале нами было показано, что ценотическая организация растительного покрова такова, что исходные градиенты среды (экотопа) в результате межвидовой конкуренции и сукцессии усиливаются (Галанин, 1986, 1991).

Наличие в природе растительного континуума признается сегодня многими исследователями (Bray, Curtis, 1957; Whittaker, 1967, 1978; Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Matuszkewicz, 1979; Миркин, 1986; Галанин, 1973, 1989, 1991; Беликович, 2001а, 2001б и др.). Как правило, эти авторы имели дело с ландшафтно-экологическим аспектом организации растительного покрова. Противники же этой концепции, говоря о дискретности растительности, как оказывается при детальном ознакомлении с их аргументацией, чаще всего оперировали фактами, относящимися к ценотическому аспекту организации. Дуалистическая концепция о единстве прерывности и непрерывности в растительном покрове неявной форме все же говорит о дискретности ценотических структур и непрерывности ландшафтно-экономических структур – фитогеохор.

*Северная часть
Корякского нагорья.
Истоки реки
Чирынай.
Широкая долина
речки занята
кустарниковой
ивняковой тундрой,
перемежающейся с
осоково-
разнотравными
лугами и
разнотравно-
кустарничковыми
тундрами. Границы
между
контурфитоценозами
не столь резки, как на
картине Ю.П.
Кожевникова. Вот
такое состояние
растительного
покрова мы и
называем
растительным
континуумом.*



Таким образом, не отрицая в принципе возможность классификации контурфитоценозов, при анализе мы отдаем предпочтение ординационным методам выявления экологической структуры растительного покрова

ландшафтного района, признавая наиболее существенным на ландшафтном уровне экологический, а не ценотический аспект его организации. Ординации растительности в последнее время уделяется большое внимание во всем мире (Bray, Curtis, 1957; Van der Maarel, 1969; Williams, Lambert, 1961; Lance, Williams, 1968; Jensen, 1979; Hill, 1973; Maarel et al., 1978; Williams et al., 1976; Галанин, 1989, 1991; Беликович, 2001а, 2001б и др.). П. Грейг-Смит (1967) методы ординации подразделяет на четыре группы: 1 – методы, основанные на сопряженности между видами, 2 – методы, основанные на оценке степени сходства между геоботаническими описаниями, 3 – методы, при которых учитывается связь растительности или отдельных ее компонент с градиентами внешней среды, измеряемыми физическими параметрами, 4 – методы, при использовании которых ординируются не конкретные описания фитогеохор или пробных площадок, а их типологические объединения – ассоциации или группы ассоциаций. Общим для всех этих методов является попарное сравнение ординируемых объектов в виде матриц их бинарных отношений с последующей организацией и анализом этих матриц.

Ординация видов растений по градиентам экологических факторов в виде кривых толерантности была использована еще Л. Г. Раменским при обосновании знаменитого положения об экологической индивидуальности видов (Раменский, 1925). Впоследствии этот метод нашел в геоботанике самое широкое применение (Whittaker, 1951, 1967, 1978; Curtis, 1959; Александрова, 1964, 1969). Было отмечено, что пределы толерантности видов, а также положение зон оптимума этих видов на кривых толерантности изменяются в зависимости от того, с какими другими видами они ассоциируются в растительном покрове (Ellenberg, 1953; Muller-Dombois, Ellenberg, 1974; Harper, 1977; Gray, 1979; Ernst, 1978; Major, 1980; Lee, et al., 1982). Значительное наложение и совпадение кривых толерантности видов относительно фактора среды нельзя истолковать как их тесную связь и ассоциированность. Это было доказано Брауном и Кертисом (Brown, Curtis, 1952) на целом ряде видов деревьев. Напротив, с большей вероятностью тесную ассоциированность можно ожидать у видов, кривые толерантности которых не вполне совпадают (Major, 1980). Такие виды в ценотических структурных элементах, например в ценоячейках, различаясь характером экобиоморфа, будут дополнять друг друга и устойчиво сосуществовать.

Изящный пример ординации растительности на ландшафтно-экологическом уровне организации растительного покрова – это работа Хюнтлея и Биркса (Huntley, Birks, 1979). В пределах ландшафтного района Маррон Бирквудского национального парка в Шотландии для описания контурфитоценозов вдоль трансект регулярно через 100 м было заложено 51 площадка размером 10 x 10 м. На площадках было зарегистрировано 240 видов растений. Параллельно с описанием растительности на этих площадках отбирались образцы для анализа почвы. Определялось содержание органики, кислотность почвы, концентрация в почвенном растворе Na, K, Ca, и Mg. Для анализа растительности использован кластерный анализ, позволяющий совместить результаты классификации площадок и результаты эколого-ценотической ординации и классификации площадок и видов (Lambert, Williams, 1962). Выделено 17 групп видов, или кластеров, и 8 групп площадок. Установлено, что разные группы площадок связаны с группами видов по-разному. В ряде случаев хорошим индикатором групп площадок служит высокое обилие видов определенных кластеров. Малоинформативны кластеры, виды которых по группам площадок распределены равномерно. Эти виды важны в растительном покрове как объединяющее синтезирующее начало, обеспечивающее его непрерывность.

Авторами была проведена ординация площадок в пространстве, координаты которого – три главные компоненты – определяют варьирование видового состава растительности на учетных площадках более чем на 85%. Ординация в данном случае основана на флористическом сходстве площадок. В системе осей первой и второй главных компонент выделяются все 8 групп площадок. В системе осей первой и третьей главных компонент выделились только 3 группы площадок, остальные же 5 групп сливаются. В ландшафте на геоботаническом профиле выделенные группы площадок сколь либо закономерных хронологических сочетаний не образуют, они разобщены и в пространстве сменяют друг друга без всякой закономерности. Это значит, что типологическая структура растительного покрова, моделируемая ординационными схемами контурфитоценозов, не выявляет и не отражает всех сторон его хронологической организации. Пространственное сопряжение контурфитоценозов разного типа определяется не особыми внутренними свойствами растительности как системы, а структурой ландшафта, которую мы и рассматриваем как его экологическую структуру. При этом внутренняя целостность структур растительного покрова ландшафтно-экологической размерности крайне низкая. Эта структура растительному покрову как бы «навязана» структурой ландшафта, и не является имманентным свойством самого растительного покрова, а поэтому не может быть понята вне общих ландшафтных процессов и закономерностей.



*Приморский край.
Средний Сихотэ-
Алинь.
Папоротник
страусопер
встречается
отдельными
особями и
скоплениями особей
под пологом дубово-
березового леса.
Здесь фитогенные
поля особей *Quercus
mongolica*, *Betula
platyphylla*, *Osmunda
cinnamomea* и других
видов растений
пересекаются друг с
другом и образуют
фитогенное поле
контурфитоценоза.*

Наибольший интерес в цитируемой работе представляет ординация тех же самых площадок относительно координат, образованных главными компонентами, определяющими разнообразие почв данного района. Эти главные компоненты выделены в результате анализа данных, полученных при анализе почвенных образцов. В этом случае ординационная схема континуальна и выделить какие-либо группы площадок авторам не удалось. Налицо эдафический континуум. Поражает отсутствие соответствия между структурой растительности и структурой почвенного покрова: почва в ландшафте варьирует сама по себе, а растительный покров в том же ландшафте изменяется от места к месту сам по себе. Этот вывод подтверждается и в работах других авторов (Dearthen, 1979; Newbery, Proctor, 1984). Например, Т. Дарджи (Dargie, 1984) на основании непрямо́й ординации растительности Южной Испании находит, что две первые оси интерпретируются как особенности топоклимата и антропогенного воздействия, причем флористические особенности растительности сильнее определяются температурным режимом, а запас фитомассы и проективное покрытие – увлажнением. На п-ове Малайзия на участке диптерокарпового леса площадью 500 га, где выражено 6 почвенных серий, используя метод главных компонент, ясные различия флористического состава растительности на разных почвенных сериях обнаружить не удалось (Wong, Whitmore, 1970). Анализируя тот же материал с помощью ассоциативного анализа, основанного на использовании метода Пирсона, Аштон (Ashton, 1976) обнаружил связь, но не с почвами, а с рельефом. Примечательно, что характер растительности изменяется не столько в связи с валовым содержанием в почве химических элементов, сколько в связи с такими параметрами, как механический состав почвы, крутизна склона, обменная катионная активность, кислотность, т.е. с такими параметрами среды, которые определяют состояние химических элементов в почве и в ландшафте в целом (Newbery, Proctor, 1984).

Дело, видимо, вовсе не в недостатках методик исследования, а в самом существе дела, в существе явления. Хорологическая структура растительного покрова внутри ландшафтного района связана не с морфологическими особенностями почв и валовым запасом в них химических элементов, а с объемом и структурой биологического круговорота элементов, с подвижностью этих элементов, с угрозой их утраты фациями. Косвенное подтверждение этого предположения – результаты, полученные В. Лупом и Н. Вестом (Loope, West, 1976), которые на основании изучения растительности и внешней среды Каньонского национального парка в США пришли к выводу о том, что каждый из пяти главных типов растительности связан с определенными условиями внешней среды, причем главными факторами, влияющими на распределение растительности, являются влажность почвы, характер подстилающей породы, крутизна склона и экспозиция. Они пишут, что физические условия местообитания на структуру растительности и ее распределение в пределах ландшафтного района оказывают доминирующее влияние.

Приморский край.
Средний Сихотэ-Алинь.
Лес из пихты
белокорой (*Abies
perhrolepis*) на
склоне горы
Лючихеза. Высота
около 1000м н.у.м.
Это не коренной
сообщество,
коренным типом
леса в данном
местообитании
считается елово-
кедровый (*Picea
ajapensis* + *Pinus
korajensis*) лес с
примесью пихты
белокорой. После
повального пожара,
в результате
которого елово-
кедровый лес сгорел,
быстро
возобновляется и
растет пихта
белокорая, которая
в процессе своей
жизнедеятельности
трансформирует
среду этого участка
в новое состояние,
пригодное для
возобновления ели и
кедра. В таком лесу
отыскать резкие
границы
контурфитоценозов
как правило не
удается. При
переходе от одного
участка склона к
другому, лес плавно
переходит из одного
состояния в другое.
Фитогенные поля
отдельных особей
пихты здесь
многократно
налегают друг на
друга, ведь корни от
ствола в таком лесу
уходят на 10-15
метров, иногда
корни разных особей
даже срастаются
друг с другом и в
совокупности
формируют
сложную ризосферу
древостоя.



Кажущиеся противоречия между выводами разных исследователей по этому вопросу объясняются, видимо, тем, что растительность реагирует не на почву, как таковую, а на подвижность химических элементов, на «угрозу» потери этих элементов экосистемой. Поэтому те параметры, от которых зависит подвижность химических элементов, и обнаруживают опосредованную связь с характером растительности. Ясно, что характер почвы, особенно ее механический состав, влияют на вынос минеральных элементов. Вполне возможно, что при непрямой ординации растительности в форме главных компонент, определяющих варьирование растительности, мы получаем параметры, характеризующие именно биологический круговорот веществ, его объем, скорость и степень замкнутости.

Таким образом, всякий однородный участок в ландшафте характеризуется множеством прямо и косвенно действующих факторов, часто коррелирующих друг с другом и создающих в его пределах более или менее устойчивую систему так называемых экологических режимов. Под экологическими режимами мы понимаем ансамбли состояний, которые могут принимать компоненты внешней среды за определенные отрезки времени (суточные, годовые и многолетние циклы). Обычно под экологическими условиями местообитания имеют в виду именно экологические режимы. Есть основание предполагать, что растительный покров, в том числе и его флористический состав, отражают интегральное влияние экологических условий местообитаний (Раменский, 1925). Следовательно, флористическое сходство контурфитоценозов интегрально отражают сходство экологических условий тех фаций, частью которых и являются сравниваемые контурфитоценозы. Совсем не случайно видовой состав контурфитоценозов традиционно рассматривается как один из важнейших их признаков. Очевидно, что флористическая классификация по Браун-Бланкэ является одновременно и экологической классификацией растительности. Мы считаем, что система флористического сходства-различия контурфитоценозов в пределах одного ландшафтного района с одной конкретной флорой в известной степени, соответствует экологической структуре этого ландшафта в понимании В.Б. Сочавы (1975). Под экологической структурой ландшафта мы понимаем систему отношений интегрального сходства-различия на множестве фаций ландшафтного района, когда учитывается интегральное сходство-различие экологических режимов этих фаций.

ГЛАВА 6

РАЙОН ДЕЛЬТЫ НЕМАНА В КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

В процессе ботанико-географических и флористических исследований методом конкретных флор в дельте Немана в период с 1973 по 1977 г. нами была изучена конкретная флора и конкретная растительность. Тщательно выявлялось таксономическое разнообразие, составлялись геоботанические описания модельных контурфитоценозов, проводилась их типизация. Основная цель этих исследований – установление зависимости таксономической неоднородности контурфитоценозов от физико-географических особенностей фаций и урочищ. Под таксономической хронологической структурой растительного покрова ландшафтного района мы понимаем систему бинарных отношений флористического сходства-различия на множестве описаний элементарных фитогеохор – подразделений растительного покрова в ранге контурфитоценозов и микрокомбинаций, или на множестве типологических объединений элементарных фитогеохор – групп ассоциаций или типов местообитаний.

В пределах района 10x20км закладывались пробные площадки размером 100 кв. метров для травянистой и кустарничковой растительности и размером 400 кв. метров для лесной и кустарниковой. Каждая пробная площадь располагалась в наиболее однородной части контурфитоценоза. Затем все описания подразделялись на группы ассоциаций или типы местообитаний по совокупности признаков. В один тип местообитаний или группу ассоциаций объединялись контурфитоценозы, сходные по положению в рельефе, характеру и интенсивности увлажнения, характеру подстилающих горных пород, типу почвы, набору доминирующих видов и общему флористическому составу.



Польдерные земли в дельте реки Неман в основном используются как пастбища и сенокосы.

Для каждого типа местообитаний составлялся полный список встречающихся в нем видов. Далее такие списки использовались при составлении сводных таблиц распределения видов конкретной флоры по типам местообитаний. Объем выделенных типов местообитаний, как уже отмечено выше, приблизительно соответствовал рангу групп ассоциаций, традиционно выделяемых геоботаниками ленинградской школы. Типы местообитаний в дальнейшем рассматривались как экологические состояния, или, точнее, как ансамбли состояний, в которых находится растительный покров данного ландшафта. На этом множестве типов местообитаний устанавливалась система бинарных отношений сходства – различия по общности видового состава. Оценка сходства производилась путем учета присутствия – отсутствия видов с помощью множественных мер Жаккарда. Результаты записывались в виде матриц по парного сходства типов местообитаний.

Организация и дальнейший анализ этих матриц выполнялся графически (Галанин, 1973, 1977, 1979, 1980 а, б). Типы местообитаний изображались на графах в виде кружков с соответствующими номерами. Сходные типы по возможности располагались ближе друг к другу и соединялись линиями, толщина и характер которых соответствовали различным уровням флористического сходства. Графы изображались на плоскости, структура их многомерна, поэтому в их изображении на плоскости имеются искажения: расстояния между кружками не всегда прямо пропорциональны степени сходства соответствующих типов местообитаний. Для устранения этих искажений графы необходимо изображать в многомерном пространстве. Полученные графы можно рассматривать в качестве моделей хронологической структуры растительного покрова в том случае, если множество типов местообитаний охватывает все основное экологическое разнообразие растительного покрова данного ландшафтного района.

В известной степени такие графы отражают и экологическую структуру ландшафта. Такие модели по существу выступают как ординационные схемы, а не классификация. В связи с этим они могут анализироваться не только на предмет наличия скоплений типов местообитаний, которые мы называем классами и надклассами местообитаний, но и на предмет наличия рядов сходства типов местообитаний, которые можно рассматривать как изменения экологических режимов, связанные с определенными факторами или группами тесно скоррелированных факторов. Границы классов и подклассов местообитаний мы проводили по ослабленным уровням флористического сходства типов местообитаний. Некоторые классы местообитаний оказались представленными несколькими типами местообитаний, другие двумя типами и даже одним. В пределах классов местообитаний, представленных многими типами, выделяются подклассы, центры и ядра.

Район дельты Немана находится на границе Эстонско-Литовской приморской провинции выпуклых болот широколиственно-хвойных лесов и Южно-Балтийской приморской провинции выпуклых болот и широколиственных лесов Среднеевропейской области хвойно-широколиственных лесов (Кац, 1971). Флора района носит переходный характер между среднеевропейскими и восточноевропейскими флорами. Дельтовая низменность расположена в тектонически погружающейся части Приморской равнины. В ледниковое время поверхность плато была выровнена и перекрыта толщей моренных отложений. После отступления последнего валдайского ледника (около 15 – 18 тыс. лет назад) с линии Инстручских высот (краевые морены) местность приобрела вид холмистой равнины со слабым наклоном к северу. Несколько позднее (13 – 15 тыс. лет назад), при остановке ледника на линии Клайпедских морен, равнина оказалась затопленной водами послеледникового озера. В результате деятельности этого водоема поверхность

моренной равнины была перекрыта наносами, получившими название борových песков. Затем, по мере отступления ледника и приледникового озера, борových пески перекрываются древнедельтовыми отложениями. В результате гляциоэвстатического подъема территории усилилась эрозийная деятельность реки, что привело к размыву борových песков и древнедельтовых отложений. Наконец, подъем сменился погружением и снова началась активная аккумуляция глин. Этот процесс продолжается и в настоящее время.

Низменность представляет собой плоскую полого наклоненную на северо-запад равнину. Абсолютные высоты до 5 – 6 м. Некоторые участки находятся ниже уровня моря, и уровень грунтовых вод здесь регулируется с помощью дамб и насосных станций. Площади польдерных земель в дельтовой низменности весьма значительны.

На территории дельты выделяют три генетические группы почвообразующих пород: современный аллювий, древний аллювий, и болотные отложения (Завалишин, Надеждин, 1961; Рябой, 1979). Высокие и средние части дельты сложены суглинками и песками, нижние, прилегающие к Куршскому заливу, - торфяниками. Все разновидности почв подвержены оглеению, но в разной степени, зависящей от уровня грунтовых вод. В пойме почвы супесчаные, слоистые, слабо гумусированные, дерновые. Почвы высокой части дельты в основном также супесчаные аллювиальные, но глубоко гумусированные. В полосе, прилегающей к заливу, имеются значительные массивы низинных болот с торфяно-глеевыми перегнойными (мощность торфяного горизонта менее 1 м.) и торфяными перегнойными (мощность торфа несколько метров) почвами. В центральных частях низинных болот встречаются участки олиготрофных болот верхового типа.

Естественная растительность района дельты Немана сильно изменена в результате многовековой хозяйственной деятельности человека. В меньшей степени антропогенному воздействию подвергались черноольховые крупноосоковые и крупноразнотравные леса. На слегка выпуклых участках низменности встречаются небольшие массивы хвойно-широколиственных лесов. Осушенные участки заняты полями, сеянными лугами и пастбищами. Многие пастбища сильно деградировали в результате перевыпаса крупного рогатого скота.

Климат Калининградской области формируется за счет частых заточков воздуха умеренных широт со стороны Атлантического океана. Он может быть охарактеризован как переходный от морского к умеренно континентальному. Зимой погода относительно теплая (средняя температура января -3,5 С), лето же, напротив, прохладное (средняя температура июля +17 С). Повышенная влажность способствует развитию низкой облачности и увеличению повторяемости облачных дней. Относительная влажность воздуха зимой и осенью 85 – 90 %, весной и летом она снижается до 70 %. В среднем за год выпадает около 800 мм осадков. Безморозный период длится 165 дней. Снеговой покров часто неустойчивый и в течение зимы неоднократно разрушается (Очерки..., 1969).

Флора ландшафтного района, по нашим данным, насчитывает 400 видов высших сосудистых растений. Ведущими по числу видов семействами являются сложноцветные (11,5%), злаковые (9,4%), осоковые (7,2%), гвоздичные (5,1%), розоцветные (4,6%), бобовые (4,3%), крестоцветные (4,3%), гречишные (3,3%), губоцветные (3,3 %) и лютиковые (2,8%). Циркумполярных и почти циркумполярных видов во флоре 20%, европейских – 14%, западноевропейских – 2,8%, евроазиатских – 14,3%, американо-европейских – 4,6 %, европейско-западноазиатских – 35,8% и видов с неопределенными долготными типами ареалов 8,7%. По широтным ареалогическим группам ареалов виды флоры распределяются следующим образом: неморально-бореальные составляют 78,7%, неморальные – 15,2% и полизональные – 6,1%. Наиболее интересные флористические находки в этом районе следующие: *Platanthera bifolia*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Betula humilis*, *Alnus incana*, *Cerastium stevenii*, *Sagina nodosa*, *Thalictrum lucidum*, *Drosera anglica*, *D. rotundifolia*, *Rubus chamaemorus*, *Oxalis stricta*, *Viola epipsila*, *V. palustris*, *Hyppuris monotropa*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*, *Pedicularis palustris*, *Petasites spurius*.

Всего в пределах района составлено 300 геоботанических описаний и выделено 30 типов местообитаний, которые характеризуются далее в тексте номерами, соответствующими номерам на рисунках. Результаты попарного сравнения типов местообитаний на предмет флористического сходства по Жаккару представлены в виде графа (рис. 3, А). Всего на графе выделено 11 классов местообитаний. Таким образом, выявленная структура имеет явно иерархический характер.

Названия видов здесь и далее приведены по С. К. Черепанову.

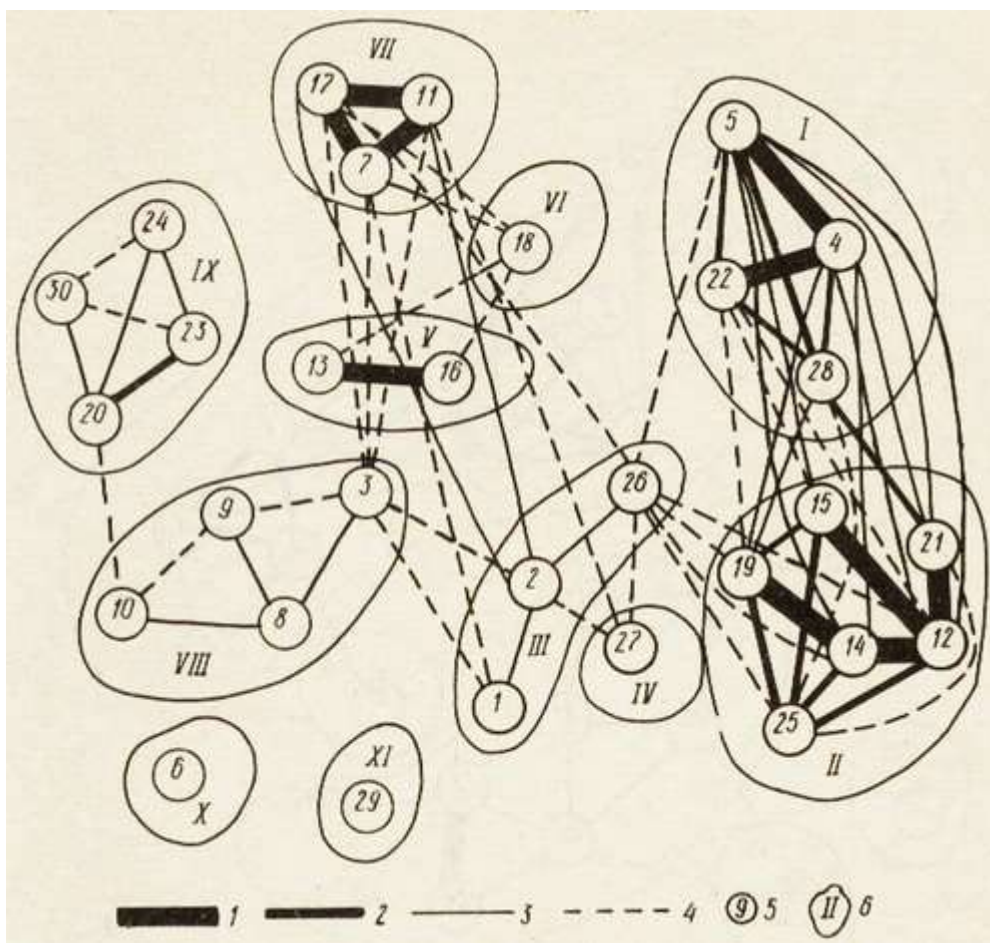


Рис. 3. Граф флористического сходства типов местообитаний района дельты реки Неман в Калининградской области. Условные обозначения: 1 – 4 – уровни флористического сходства, по Жаккару, %: 1 – более 60 процентов; 2 – более 50, но менее 60; 3 – более 40, но менее 50; 4 – более 30, но менее 40 процентов; 5 – типы местообитаний (характеристика местообитаний дана в тексте); 6 – номера и границы классов местообитаний.

ОПИСАНИЕ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА С ПОМОЩЬЮ ГРАФА

I. Класс местообитаний относительно сухих положительных элементов микрорельефа с песчаными почвами и луговой растительностью

5. Склоны дамб в лесу. Сухие разнотравно-злаковые высокотравные луга, изрядно закустаренные. Субстрат песчаный и супесчаный. Увлажнение нормальное при интенсивном дренаже. Грунтовые воды залегают на глубине не менее 1,5 м. Основу травостоя обычно составляют: *Phleum pratense*, *Calamagrostis epigeios*, *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, *P. trivialis*, *Bromus mollis*, *Carex leporina*, *Agropyron repens*, *Ranunculus acris*, *Berteroa incana*, *Potentilla anserina*, *Trifolium repens*, *Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis*, *Taraxacum officinale* и др.

4. Склоны дамб на открытых местах. Сухие разнотравнозлаковые низкотравные луга. Субстрат аналогичен предыдущему типу. Увлажнение периодически недостаточное в связи с интенсивным дренажем. Здесь наиболее характерны следующие виды: *Equisetum arvense*, *Phleum pratense*, *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, *Festuca polesica*, *F. pratensis*, *F. rubra*, *Bromus inermis*, *B. mollis*, *Agropyron repens*, *Polygonum aviculare*, *Arenaria serpyllifolia*, *Dianthus deltoides*, *Cardaminopsis arenosa*, *Berteroa incana*, *Sedum acre*, *Potentilla anserina*, *P. argentea*, *Medicago falcata*, *M. lupulina*, *Lotus corniculatus*, *Anthyllis macrocephala*, *Alchemilla monticola*, *Daucus carota*, *Achillea millefolium*, *Hieracium pilosella*, *Plantago lanceolata*.

22. Сухие песчаные бугры и береговые валы естественного происхождения. Сухие разнотравно-злаковые низкотравные луга. Субстрат супесчаный и песчаный. Увлажнение недостаточное в связи с интенсивным дренажем. Наиболее характерные виды: *Anthoxanthum odoratum*, *Holcus mollis*, *Phleum pratense*, *Calamagrostis epigeios*, *Agrostis tenuis*, *Arrhenatherum elatius*, *Corynephorus canescens*, *Poa pratensis*, *Festuca rubra*, *Carex hirta*, *C. praecox*, *Luzula campestris*, *Rumex acetosella*, *Cerastium arvense*, *C. holosteoides*, *Scleranthus annuus*, *Trifolium arvense*, *T. medium*, *T. repens* и др.

28. Склоны насыпей шоссежных дорог. Сухие разнотравнозлаковые низкотравные луга. Субстрат песчаный и супесчаный. Увлажнение периодически недостаточное. Здесь характерны следующие виды: *Equisetum*

arvense, Arrhenatherum elatius, Dactylis glomerata, Poa annua, P. trivialis, Lolium perenne, Bromus inermis, B. mollis, Carex hirta, Rumex acetosella, Thlaspi arvense, Descurainia sophia, Sedum acre, Potentilla anserina, Lotus corniculatus, Vicia sepium, Hypericum perforatum, Linaria vulgaris, Plantago media и др.

Во всех четырех типах этого класса почвы дерновые, достаточно гумусированные. Во всех сообществах ценоотическая структура выработана хорошо, эти участки не перепахиваются, практически никогда не выкашиваются и используются как пастбища.

II. Класс местообитаний осушенной части поймы Немана, занятой травянистой растительностью

21. Старые заброшенные хутора на слегка возвышенных участках. Луга среднего уровня с большой примесью рудеральных растений. Увлажнение нормальное, уровень трофности несколько повышенный. Здесь обычно встречаются : Alopecurus pratensis, Agrostis stolonifera, Poa annua, P. pratensis, P. trivialis, Festuca rubra, Lolium perenne, Bromus mollis, Agropyron repens, Urtica dioica, Rumex confertus, Polygonum aviculare, P. scabrum, Chenopodium album, Ch. rubrum, Cirsium arvense и др.

12. Оторфованные участки осушаемой поймы. Сеяные злаковые луга на осушенных окультуренных торфяниках. Характерные виды : Phleum pratense, Alopecurus pratense, Agrostis stolonifera, Poa pratensis, Festuca pratensis, Carex nigra, Stellaria graminea, S. media, Barbarea vulgaris, Capsella bursa-pastoris, Erysimum cheiranthoides, Berteroa incana, Vicia sepium, Daucus carota, Myosotis arvensis, Glechoma hederacea, Veronica chamaedrys, Odontites serotina, Plantago lanceolata, Galium mollugo, Cirsium arvense и др.

14. Оторфованные участки осушаемой поймы. Сильно деградировавшие в результате перевыпаса сеяные злаковые луга на осушенных окультуренных торфяниках. От предыдущего типа отличаются только степенью пастбищной дигрессии. Здесь наиболее обычны Phleum pratense, Alopecurus pratensis, Agrostis stolonifera, Deschampsia caespitosa, Poa annua, P. pratensis, Carex nigra, Polygonum aviculare, P. hydroppiper, P. scabrum, Ranunculus acris, R. repens, Rorippa islandica, Potentilla anserina и др.

15. Супесчаные участки осушаемой поймы. Сеяные злаковые луга. Увлажнение нормальное благодаря действию осушительной системы. Характерные виды: Phleum pratense, Alopecurus pratensis, Agrostis stolonifera, Poa pratensis, P. trivialis, Festuca pratensis, Rumex confertus, Polygonum convolvulus, Stellaria graminea, S. media, Ranunculus repens, Rorippa islandica, Capsella bursa-pastoris, Trifolium hybridum, T. repens, Vicia sepium, V. tetrasperma, Myosotis arvensis, Leucanthemum vulgare и др.

19. Супесчаные участки осушенной поймы. Сильно деградировавшие под воздействием перевыпаса сеяные злаковые луга. От предыдущего типа отличаются только степенью пастбищной дигрессии. Здесь наиболее характерны следующие виды: Anthoxanthum odoratum, Phleum pratense, Agrostis stolonifera, Deschampsia caespitosa, Poa annua, P. pratensis, Lolium perenne, Carex leporina, Juncus effusus, Rumex acetosa, R. crispus, Ranunculus repens, Potentilla norvegica, Trifolium repens, Lamium album, Rhinanthus vernalis, Plantago lanceolata, P. major, Senecio vulgaris и др.

25. Супесчаные участки осушенной поймы. Поля с посевами зерновых культур. Сорнополевая растительность. Здесь часты : Equisetum arvense, Phleum pratense, Festuca pratense, Lolium perenne, Rumex acetosella, Polygonum aviculare, P. convolvulus, Chenopodium album, Stellaria media, Spergula arvensis, Fumaria officinalis, Thlaspi arvense, Barbarea vulgaris, Capsella bursa-pastoris, Potentilla argentea, Melilotus albus, Galeopsis speciosa, G. tetrahit, Mentha arvensis, Plantago major, Centaurea cyanus, C. jace, Cirsium arvense, Vicia cracca

Ведущие факторы изменения флористического состава растительности в этом классе местообитаний – интенсивность увлажнения, характер почв, степень пастбищной дигрессии, осушение, характер посевов. Тип экологического режима здесь можно классифицировать как аграрный полевой.

III. Класс переувлажненных местообитаний неосушенной поймы с гидро- и гигрофильной растительностью

1. Прибрежные отмели Куршского залива. Прибрежно-водная растительность. Увлажнение постоянно избыточное, субстрат песчаный, заиленный. Засоление практически отсутствует, так как Куршский залив отделен от Балтийского моря длинной косой и имеет почти пресную воду, приносимую р. Неман. Здесь обитает весьма своеобразный комплекс видов: Equisetum fluviatile, Typha latifolia, Sparganium simplex, Alisma plantago-aquatica, Digraphis arundinacea, Phragmites communis, Calamagrostis canescens, Deschampsia caespitosa, Poa palustris, Puccinellia distans, Glyceria maxima, Scirpus lacustris, S. sylvaticus, Eriophorum vaginatum, Eleocharis quinqueflora, Carex acuta, C. otrubae, Acorus calamus, Iris pseudocorus, Polygonum hydroppiper, P. persicaria, Caltha palustris, Barbarea stricta, Cardamine amara, Comarum palustre, Lythrum salicaria и др.

2. Неосушенные участки на низком берегу Куршского залива. Сырые разнотравно-осоковые луга. Увлажнение постоянно избыточное. Почва супесчаная, слегка оторфованная. Здесь наиболее характерны: крупных рукавов. Сырые разнотравно-злаково-осоковые луга. Почвы супесчаные оторфованные оглеенные. Увлажнение постоянно избыточное. Хорошо развиты аллювиальные процессы. Наиболее характерные виды Equisetum fluviatile, Digraphis arundinacea, Phragmites communis, Alopecurus pratensis, Agrostis stolonifera, Poa

palustris, *Glyceria maxima*, *Carex acuta*, *C. otrubae*, *C. rostrata*, *Salix pentandra*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *Rumex crispus*, *Polygonum persicaria*, *Coronaria flos-cuculi*, *Caltha palustris*, *Ranunculus repens*, *Bidens tripartita*, *Valeriana exaltata* и др.

IV. Класс местообитаний пойменных ивняков

27. Неосушенные прирусловые участки в пойме р. Неман и его рукавов. Разнотравно-осоковые пойменные ивняки. Почвы супесчаные, заиленные. Увлажнение периодически избыточное, периодически нормальное. В современном ландшафте ивняки занимают небольшие площади среди окультуренной растительности сеяных лугов. Здесь наиболее обычны следующие виды: *Equisetum pratense*, *Digraphis arundinacea*, *Phragmites communis*, *Agrostis stolonifera*, *Deschampsia caespitosa*, *Poa trivialis*, *Carex nigra*, *C. acuta*, *Salix lba*, *S. dasyclados*, *S. pentandra*, *S. triandra*, *S. viminalis*, *Urtica dioica*, *Silene alba*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Impatiens nolitangere*, *Lhytrum salicaria*, *Cuscuta europaea*, *Myosotis palustris* и др.

V. Класс переувлажненных местообитаний осушенной части поймы

13. Вымокаемые участки в виде локальных понижений в микрорельефе среди польдеров на торфянистых почвах. Переувлажненные разнотравно-осоковые луга с очень слабо выработанной ценотической структурой. Здесь характерны: *Phleum pratense*, *Alopecurus geniculatus*, *Deschampsia caespitosa*, *Poa pratensis*, *Festuca pratensis*, *Puccinellia distans*, *Carex acuta*, *C. flava*, *C. nigra*, *Juncus bufonius*, *J. effusus*, *Polygonum aviculare*, *P. hydropiper*, *Ranunculus repens*, *Comarum palustre*, *Bidens tripartita* и др.

16. Вымокаемые участки в виде локальных понижений в микрорельефе среди польдеров на песчаных и супесчаных почвах. Переувлажненные разнотравно-осоковые луга. Здесь наиболее характерны: *Alopecurus geniculatus*, *Deschampsia caespitosa*, *Poa pratensis*, *Glyceria fluitans*, *Carex flava*, *C. nigra*, *Juncus bufonius*, *J. effusus*, *Rorippa islandica*, *Ranunculus repens*, *Comarum palustre*, *Scutellaria galericulata*, *Trifolium repens*, *Galeopsis speciosa*, *G. tetraphit*, *Mentha arvensis*, *Gnaphalium uliginosum* и др.

Следует обратить внимание, что в один класс местообитаний по флористическому сходству объединяются местообитания с разными почвами. Причиной этого, по всей вероятности, является то, что ценотическая структура сообществ в обоих случаях не выработана, так как участки перепаживаются через 5 – 7 лет.

VI. Класс переувлажненных местообитаний вдоль неглубоких осушительных канав

18. Мелкие пересыхающие канавы среди польдеров. Разнотравно-осоковые травянистые сообщества. Водный режим непостоянный. Временами увлажнение избыточное – вода стоит в канаве, временами канава пересыхает и увлажнение приближается к нормальному. Здесь наиболее обычны *Phragmites communis*, *Alopecurus pratensis*, *Phleum pratense*, *Agrostis stolonifera*, *Deschampsia caespitosa*, *Dactylis glomerata*, *Poa palustris*, *P. trivialis*, *Glyceria fluitans*, *Eleocharis quinqueflora*, *Carex acuta*, *C. flava*, *C. pseudocyperus*, *C. riparia*, *Juncus effusus*, *Coronaria flos-cuculi*, *Ranunculus repens*, *R. sceleratus*, *Cardamine amara*, *Filipendula ulmaria*, *Potentilla anserina*, *Lythrum salicaria*, *Hottonia palustris*, *Galium palustre* .

VII. Класс водных местообитаний осушительных канав и каналов

7. Широкие и глубокие осушительные канавы в топких черноольховых лесах. Прибрежно-водная разнотравно-осоковая растительность. Субстрат торфянистый. Характерные виды: *Equisetum fluviatile*, *Typha latifolia*, *Sparganium simplex*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Elodea canadensis*, *Stratiotes aloides*, *Hydrocharis morsis-ranae*, *Glyceria fluitans*, *G. maxima*, *Carex pseudocyperus*, *C. riparia*, *C. rostrata*, *Calla palustris*, *Rumex hydrolapatum*, *Polygonum persicaria*, *Rorippa amphibia*, *Cardamine pratensis*, *Sium latifolium*, *Hottonia palustris*, *Galium aparine* и др.

11. Широкие и глубокие осушительные каналы на лугах с торфянистыми почвами. Прибрежно-водная разнотравно-осоковая растительность. Здесь наиболее характерны: *Typha latifolia*, *Elodea canadensis*, *Stratiotes aloides*, *Hydrocharis morsis-ranae*, *Digraphis arundinacea*, *Phragmites communis*, *Poa palustris*, *Glyceria fluitans*, *G. maxima*, *Eleocharis quinqueflora*, *Carex acuta*, *C. nigra*, *C. pseudocyperus*, *C. riparia*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*, *Acorus calamus*, *Caltha palustris*, *Lemna minor*, *Juncus effusus*, *Epilobium palustre*, *Sium latifolium*, *Oenanthe aquatica*, *Bidens tripartita* и др.

17. Широкие и глубокие осушительные каналы на лугах с песчаными почвами. Прибрежно-водная осоково-разнотравная растительность. Характерные виды: *Sparganium simplex*, *Typha latifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Alisma plantago-aquatica*, *Elodea canadensis*, *Stratiotes aloides*, *Poa palustris*, *Glyceria maxima*, *Scirpus sylvaticus*, *Carex otrubae*, *C. riparia*, *C. rostrata*, *Acorus calamus*, *Iris pseudocorus*, *Rumex hydrolapatum*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Rorippa islandica*, *Cardamine pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Lythrum salicaria*, *Sium latifolium*, *Oenanthe aquatica*, *Menyanthes trifoliata* и др.

VII. Класс местообитаний черноольховых лесов

3. Неосушаемые вогнутые участки дельтовой низменности. Тонкие крупноосоковые черноольховые леса. Увлажнение постоянно избыточное застойное. Почвы торфянистые. Здесь наиболее характерны: *Equisetum sylvaticum*, *Typha latifolia*, *Sparganium simplex*, *Alisma plantago-aquatica*, *Phragmites communis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex rostrata*, *Acorus calamus*, *Calla palustris*, *Iris pseudocorus*, *Alnus glutinosa*, *Urtica dioica*, *Ficaria*

verna, *Barbarea stricta*, *Ribes nigrum*, *R. pubescens*, *Filipendula ulmaria*, *Geum urbanum*, *Viola palustris*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Galium palustre*.

10. Осушаемые вогнутые участки дельтовой низменности. Сырые, но не топкие, частично осушенные крупнотравные черноольховые леса. Почвы торфянистые. Увлажнение избыточное, периодически застойное. Здесь наиболее обычны следующие виды: *Dryopteris cristata*, *Equisetum sylvaticum*, *Typha latifolia*, *Sparganium simplex*, *Phragmites communis*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. canescens*, *C. purpurea*, *Glyceria maxima*, *Scirpus sylvaticus*, *Carex acuta*, *C. brunnescens*, *C. canescens*, *C. rostrata*, *Majanthemum bifolium*, *Polygonatum multiflorum*, *Paris quadrifolia*, *Betula pendula*, *Alnus glutinosa*, *Humulus lupulus*, *Urtica dioica*, *Stellaria nemorum*, *Tilia cordata*, *Viola palustris*, *Lamium album*, *Sambucus racemosa* и др.

9. Просеки в частично осушенных черноольховых лесах. Травянистая разнотравная растительность, характерная для черноольховых лесов. Проведение каналов ее изменило очень незначительно. Здесь обычны: *Dryopteris cristata*, *Typha latifolia*, *Sparganium simplex*, *Alisma plantago-aquatica*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex pseudocyperus*, *Alnus glutinosa*, *Urtica dioica*, *Rorippa amphibia*, *Filipendula ulmaria*, *Geum urbanum*, *Impatiens nolitangere*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsoflora*, *Galistegia sepium*, *Solanum dulcamara*, *Scrophularia nodosa*, *Plantago major* и др.

10. Слегка выпуклые осушаемые участки дельтовой низменности. Черноольховые разнотравные леса с примесью березы, осины и дуба. Почвы супесчаные оторфованные. Увлажнение избыточное, периодически почти нормальное. Грунтовые воды залегают очень близко к поверхности. Здесь наиболее обычны следующие виды: *Dryopteris cristata*, *Athyrium filix-femina*, *Equisetum sylvaticum*, *Milium effusum*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. canescens*, *C. purpurea*, *Carex brunnescens*, *Majanthemum bifolium*, *Polygonatum multiflorum*, *Paris quadrifolia*, *Salix aurita*, *S. caprea*, *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Alnus glutinosa*, *Quercus robur*, *Ulmus laevis*, *Stellaria nemorum*, *Moehringia trinervia*, *Cardamine amara*, *Ribes nigrum*, *R. pubescens*, *Rubus idaeus*, *Frangula alnus*, *Tilia cordata*, *Viola palustris*, *Aegopodium podagraria*, *Angelica sylvestris*, *Fraxinus excelsior* и др.

В этом классе местообитаний основным фактором, обуславливающим изменчивость растительного покрова, является интенсивность увлажнения. Наиболее гидрофильные условия в местообитании 3, а наименее – в местообитании 10. Антропогенный фактор в изменении растительности этого класса местообитаний стоит на втором месте.

IX. Класс местообитаний хвойных и хвойно-широколиственных лесов на повышениях микро- и мезорельефа гряды

Широколиственные и хвойно-широколиственные леса. Почвы супесчаные дерновые слабоподзолистые. Увлажнение нормальное. Здесь наиболее обычны следующие виды: *Dryopteris cristata*, *Athyrium filix-femina*, *Pteridium aquilinum*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Milium effusum*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Festuca altissima*, *Luzula palescens*, *Majanthemum bifolium*, *Polygonatum multiflorum*, *Paris quadrifolia*, *Salix aurita*, *S. caprea*, *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Quercus robur*, *Ribes nigrum*, *Oxalis acetosella* и др.

23. Относительно высокие песчаные холмы и гряды – остатки древних дюн, которые образовались значительно раньше Куршской косы. Сухие разнотравно-кустарничковые зеленомошные сосновые леса. Почвы песчаные оподзоленные. Увлажнение нормальное, периодически слегка недостаточное из-за интенсивного дренажа. Здесь обычны: *Dryopteris cristata*, *Athyrium filix-femina*, *Pteridium aquilinum*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Festuca altissima*, *Majanthemum bifolium*, *Paris quadrifolia*, *Populus tremula*, *Corylus avellana*, *Quercus robur*, *Ulmus laevis*, *Ribes pubescens*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Fragaria vesca*, *Geum urbanum*, *Prunus padus*, *Oxalis acetosella*, *Euphorbia cyparissias*, *Frangula alnus*, *Viola canina*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* и др.

30. Невысокие легко суглинистые и супесчаные холмы и гряды. Ельники кисличные и кислично-зеленомошные. Почвы подзолистые. Увлажнение нормальное. Здесь наиболее обычны: *Dryopteris cristata*, *Athyrium filix-femina*, *Lycopodium clavatum*, *Picea abies*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Festuca altissima*, *Majanthemum bifolium*, *Polygonatum multiflorum*, *Paris quadrifolia*, *Betula humilis*, *Quercus robur*, *Moehringia trinervia*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Chamaenerion angustifolium*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* и др.

24. Просеки среди широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Первая стадия зарастания. Увлажнение нормальное. Почвы суглинистые и супесчаные оподзоленные. Здесь обычно встречаются *Pteridium aquilinum*, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Salix caprea*, *Betula pendula*, *Quercus robur*, *Arenaria serpyllifolia*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Medicago falcata*, *Vicia sepium*, *Oxalis stricta*, *O. acetosella*, *Frangula alnus*, *Trientalis europaea*, *Galeopsis speciosa*, *Melampyrum nemorosum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trifolium hybridum*, *Medicago lupulina*, *Urtica dioica*, *Chamaenerion angustifolium* и др. В этом классе местообитаний основными факторами изменения растительности являются интенсивность увлажнения и характер подстилающих пород.

X. Класс местообитаний гидрофильной растительности черноольховых лесов

6. Широкие и глубокие осушительные каналы в топких черноольховых лесах. Водная растительность. Субстрат торфянистый, уровень минерализации очень слабый. Выделяются в отдельный класс местообитаний. Видовой состав растительности очень бедный. Здесь встречаются: *Lemna minor*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Hydrocharis morsis-ranae*.

XI. Класс местообитаний олиготрофных сфагновых болот

29. Верховое сфагновое болото с сосной и березой. Обширный участок олиготрофного болота расположен на невысокой первой надпойменной террасе р. Неман. Нанорельеф мелкобугорковатый. Древостой находится в угнетенном состоянии. Здесь встречаются : *Pinus sylvestris*, *Scheuchzeria palustris*, *Eriophorum polystachyon*, *E. vaginatum*, *Eleocharis palustris*, *Betula humilis*, *B. pubescens*, *Drosera anglica*, *D. rotundifolia*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Calluna vulgaris*, *Oxycoccus quadripetala*, *Vaccinium uliginosum*. Это самостоятельный флористически очень своеобразный класс местообитаний. Несомненно, нуждается как в тщательном изучении, так и в охране.

Выявленная флористическая структура растительного покрова показывает, что основные градиенты растительности на ландшафтно-экологическом уровне в этом районе зависят в первую очередь от интенсивности и характера увлажнения, уровня трофности и степени дренированности субстрата. Однако заметную роль в дифференциации растительного покрова играют антропогенные воздействия, такие, как вырубка леса, распашка, осушение, создание польдерного режима водного и минерального питания, выпас скота, посев многолетних трав и монокультур, насыпание дамб и полотен дорог. Примечательно, что поля с сельскохозяйственными культурами флористически слабо отличаются от польдерных лугов и пастбищ, образуют с ними один класс местообитаний. Естественные же или близкие к ним по степени выработанности ценотической структуры искусственные луга, но давно не перепашиваемые, образуют самостоятельный класс местообитаний.



К сожалению, луга с выработанной ценотической структурой в данном районе встречаются небольшими фрагментами и занимают небольшую площадь. Флористически весьма рыхлый класс местообитаний образуют типы местообитаний нарушенной части дельтовой низменности. Это связано с тем, что растительность этих участков в наименьшей степени подвержена антропогенному воздействию и близка к климаксовому состоянию, т. е. имеет хорошо выработанную ценотическую структуру. Эта растительность находится в биогеохимическом равновесии с внешней средой. В этом состоянии растительный покров, вероятно, более «чувствителен» к изменениям внешней среды, и на экологоценотическом уровне такой растительный покров оказывается более тонко организованным. В ненарушенном состоянии флористические градиенты растительности более адекватны экологическим градиентам среды. Это, например, наблюдается в классах местообитаний VIII и IX, где растительность близка к естественному состоянию, менее нарушена человеком. Следует отметить, что сильное окультуривание ландшафта при разумном сохранении участков с практически нетронутой растительностью увеличивает, а не снижает общее экологическое разнообразие ландшафта. В нашем случае воздействие человека привело к образованию не менее 5 – 6 новых классов местообитаний, не свойственных данному ландшафтному району в его первозданном виде.

Флористическая общность типов местообитаний, возникших в связи с антропогенным воздействием, между собой значительно ниже, чем типов местообитаний, занятых естественной растительностью, что несомненно связано с так называемой синантропизацией конкретной флоры, появлением в ней комплекса видов, приуроченных к трансформированным местообитаниям. Синантропными видами, как правило, становятся виды, приуроченные к участкам с нарушенным растительным покровом, ценотическая структура которого почти не выработана. В условиях антропогенного нарушения, благодаря широкой физиологической амплитуде, эти виды становятся наиболее активными и резко увеличивают свою встречаемость. Напротив, многие виды, часто встречающиеся в растительном покрове не нарушенном человеком, с выработанной ценотической структурой, при разрушении этой структуры становятся редкими и постепенно исчезают совсем.

Таким образом, не сохранив всех форм ценотической организации растительного покрова (не сохранив растительность), мы не можем сохранить и его флору. Эта очевидная истина, к сожалению, все еще очень слабо учитывается при планировании природоохранных мероприятий и разработке сетей охраняемых территорий.

ГЛАВА 9

ХРЕБЕТ КУРКУРЕ НА ВОСТОЧНОМ АЛТАЕ

Хребет Куркуре расположен в центральной части Алтайского заповедника в пределах абсолютных высот от 1500 до 3111 м над уровнем моря и имеет типичный альпинотипный рельеф. Основная часть перевалов лежит здесь на высоте 2500 – 2900 м н.у.м. В своей центральной части этот горный массив сильно изрезан висячими карами и троговыми долинами. Здесь много каровых озер, реки в центральной части хребта обрываются каскадами водопадов и затем относительно спокойно текут по широким троговым долинам. Основанием хребта служит Чулышманское плоскогорье со спокойными очертаниями рельефа, поднятое на высоту 1500 – 2000 м н.у.м.



Современное оледенение на хребте отсутствует, но широко распространены многолетние фирновые снежники, которые иногда по своему состоянию приближаются к глетчерам, и каменные глетчеры. Зимой на реках и ручьях образуется много наледей, которые стаивают только в конце августа.

Массив сложен протерозойскими кристаллическими сланцами, песчаниками, которые, как правило, хлоритизированы, а местами превращены в кварцево-хлоритовые и кварцево-биотитовые сланцы (Ефимцев, 1961). Встречающиеся здесь интрузии представлены светло-серыми средне- и крупнозернистыми биотитовыми

гранитами.

Хребет Куркуре расположен в пределах геоботанической провинции Юго-Восточный Алтай в центре геоботанического округа Чулышманского плоскогорья (Куминова, 1960). Алтай как горная страна сформировался в результате тектонических движений альпийского орогенеза (Ефимцев, 1961). В конце плиоцена степи Юго-Восточного Алтая, островные степи приенисейской Сибири и Тувы вместе со степями Забайкалья представляли единую область и развивались под влиянием древнего центральноазиатского пустынно-степного центра (Положий, 1972; Пленник, 1976). К началу плейстоцена Юго-Восточный Алтай и Тува оказались изолированными от флоры южной Сибири мощными горными поднятиями. В северных предгорьях Горного Алтая и Саян в это время были распространены массивы хвойно-широколиственных лесов, а значительная часть территории южной Сибири была занята таежной растительностью современного типа (Соболевская, 1958). В высокогорном поясе условия были суровыми, они не благоприятствовали развитию как степной, так и лесной растительности. Здесь началось формирование флоры альпийского типа (Соболевская, 1958; Куминова, 1960). Древнее ядро высокогорной флоры Алтая сложилось в конце плиоцена – начале плейстоцена (Положий, 1972; Пленник, 1976). Во время максимального плейстоценового оледенения произошли контакты высокогорных флор с арктическими и обмен видами между ними (Толмачев, 1958).

В плейстоцене район неоднократно покрывался ледниками (Ефимцев, 1961). Временами климат здесь был сухой, что вызывало миграцию видов степной флоры, которые из Монголии и Тувы проникли в Юго-Восточный Алтай и, в частности, в долину р. Чулышман и на берега Телецкого озера. По всей вероятности долина Чулышмана возникла в результате тектонического разлома в межледниковый период в середине плейстоцена (Куминова, 1963). Из северных предгорий в межледниковую эпоху в долину Чулышмана и на берега Телецкого озера, по всей вероятности, мигрировали представители комплекса черневой тайги, среди которых были и третичные реликты.

Новое оледенение не было слишком мощным. К этой мысли склоняется ряд исследователей. Об отсутствии покровного оледенения Алтае-Саянской горной страны в плейстоцене говорит нахождение неморальных реликтов третичного возраста на юге Красноярского края и в Туве (Ильин, 1941; Куминова, 1963; Красноборов, 1977; и др.). И. М. Красноборов (1976) считает также, что в ледниковую эпоху значительные территории хребта Осевой Западного Саяна не были покрыты ледником и здесь создались условия для свободного обмена аркто-альпийскими и альпийскими видами. П.А. Никитин (1938) на основании анализа нижнечетвертичных отложений с низовой р. Иртыш приходит к выводу о необычайной устойчивости климата Сибири в течение всего квартала. Больших климатических колебаний, сколь либо сходных с таковыми в Европе, в Сибири, по всей вероятности, не было.

Во второй половине плейстоцена Восточный Алтай в пределах Чулышманского плоскогорья, в том числе и хребет Куркуре, был покрыт ледником. Однако отдельные вершины и гребни, свободные ото льда, могли здесь в это время служить рефугиумами для растений (Галанин, Марина, 1982). Таким образом, растительный покров изучаемого района сформировался в конце плейстоцена по мере стаивания ледника, возможно, за исключением растительного покрова альпийского и субнивального поясов, обширные пространства которых ледником не покрывались (Галанин, Марина, 1982). Следует заметить, что плейстоценовый ледник практически не достигал долины Чулышмана и Телецкого озера. Только в среднем и верхнем течении Чулышмана языки льда выдавливались с плато и нависали над долиной.

Основная часть хребта ныне расположена выше границы леса, которая проходит здесь на высоте 1800 – 2000 м. и занята горнотундровой, альпийской и субальпийской растительностью, на наиболее высоких вершинах растительность носит куртинный субнивальный облик.

Главными лесообразующими породами на хребте являются лиственница сибирская и кедр сибирский. Ель сибирская встречается только в качестве примеси в лесах по долинам рек. Пихта сибирская встречается крайне редко, только на северном микросклоне хребта со стороны р. Чульчи. Все четыре вида деревьев поднимаются в субальпийский пояс и представлены здесь низкорослыми особями, часто с «юбочной» формой роста, когда ветви располагаются в верхней части невысокого деревца и возле земли, а в средней части отсутствуют. Порой деревья имеют стелющуюся форму, все что выше уровня снега зимой повреждается морозом или ветром и постоянно отмирает.

Древостои бывают одновидовыми или чистыми, но в основном они смешанные и состоят из лиственницы и кедра. В нижней и средней частях лесного пояса чаще встречаются лиственничники, в верхней – кедровники, что несомненно связано с высотой снегового покрова. Интересно, что в верхней части лесного пояса кедровые леса более обычны на скелетных почвах, в то время как лиственничные приурочены к заболоченным седловинам и пологим склонам. Лиственница менее чувствительна к близкому залеганию к поверхности почвы слоя многолетней мерзлоты, чем кедр, а на каменистых участках летом почва протаивает значительно глубже, чем на суглинистых седловинах. Мешает глубокому протаиванию и густой иховый покров. Состав мохово-кустарничкового и травянистого яруса лесов сильно зависит от особенностей экотопа.

Неоднородность растительного покрова ценотического уровня организации по размерам элементарных контуров здесь вполне соизмерима с ландшафтно-экологической неоднородностью эдафического характера. Однако преобладание в горах мелкорасчлененных комплексов эдафического происхождения не означает все же отсутствия больших по площади участков фитогеохор с более или менее однородным сложением. Наличие же однородных и сходных между собой участков позволяет при описании растительного покрова на ландшафтно-экологическом уровне организации использовать типологический подход.

Субальпийский пояс простирается на Куркуре до высоты 2200 (2300) м н.у.м. Растительность представлена здесь лиственничными и кедровыми рединами, субальпийскими лугами, ерниками из березки круглолистной, пойменными ивняками, болотами и куртинной растительностью скал и каменистых россыпей и осыпей.

Альпийский пояс занимает высоты до 2700 (2800) м. Здесь наиболее широко распространены альпийские луга, мохово-лишайниковые ерники из березки крупнолистной, шикшевые и дриадовые тундры, куртинная растительность скал и осыпей. Скалами в этом поясе заняты большие площади, поэтому эпилитно-лишайниковая растительность в альпийском поясе играет большую роль.

Выше 2700 (2800) м н.у.м., даже на выложенных участках с достаточным содержанием мелкозема, растительность имеет куртинный облик. Здесь довольно часто встречаются многолетние снежники, а в одном из каров в северо-восточной части хребта нами был зарегистрирован небольшой глетчер. Здесь широко распространены так называемые каменные глетчеры – каровые ледники, сильно начиненные каменными глыбами так, что на долю камня в них приходится от 60 до 70 % объема. С поверхности такие глетчеры сплошь покрыты каменными россыпями и выглядят как обычные курумы. Однако такие образования ведут себя как настоящие глетчеры, они подвижны и могут растекаться под собственной тяжестью, они имеют низкую температуру и формируют вокруг себя микроклимат, характерный для каровых ледников. При гумидизации климата такие каменные глетчеры активизируются и в считанные десятилетия могут перейти в обычные каровые ледники. Данный пояс рассматривается нами как субнивальный (Галанин и др., 1979). Преобладают здесь растения с подушковидной и розеточной формами роста. Нами установлено, что на высоте более 2950 м н.у.м. на хребте Куркуре цветковые растения практически отсутствуют. Здесь начинается сплошное царство эпилитно-лишайниковой растительности.

Климат хребта суровый высокогорный, с коротким вегетационным периодом, который длится 3 – 4 месяца в субальпийском поясе и 2 – 3 месяца в альпийском. В течение года в альпийском поясе выпадает около 1000 мм осадков, причем с высотой их количество возрастает. Средняя температура июля в субальпийском поясе составляет 9 – 11 С, средняя температура января около -40 С. Благодаря горному рельефу и сильным ветрам снег перераспределяется, поэтому образуются мощные снежники, с одной стороны, и обширные пространства плоских вершин и нагорных террас, лишенные снегового укрытия, - с другой.

Флора хребта, по нашим данным, насчитывает 472 вида и расы сосудистых растений. Ведущими по числу видов являются следующие семейства: сложноцветные – 11,4%, осоковые – 10,0, злаковые – 8,9, розоцветные – 6,6, лютиковые – 5,9, гвоздичные – 5,1, норичниковые – 3,6, ивовые – 3,4, бобовые – 3,2, зонтичные – 2,7%. Циркумпольных полизональных и бореальных видов 18,6%, широко распространенных арктоальпийских – 16,9, евразийских полизональных и бореальных – 17,3, азиатских бореальных и полизональных – 16,1, центральноазиатских – 2,5, южносибирско-среднеазиатских – 9,5, южносибирско-северомонгольских – 12,1, алтайских эндемиков и гемизндемиков – 2,1%.

Полевые работы на Восточном Алтае, в том числе и на хребте Куркуре, проводились нами в июле – августе 1976 и 1977 гг., в них принимали участие Л.В. Марина и Н.И. Золотухин (Галанин и др., 1977, 1979а, б; Галанин, Золотухин, 1979). Всего было составлено 575 геоботанических описаний и выделено 35 типов местообитаний. Граф флористического сходства типов местообитаний приведен на рис. 1. Флористическое сходство, как и в предыдущих районах, оценивалось по Жаккару. Всего выделено 17 классов местообитаний.

1. Класс местообитаний ерников из березы приземистой

11. Дно ложбин стока на пологих склонах на высоте 1800-1900 м н.у.м. Кустарниковые заросли из березки приземистой. Почвы щебнисто-суглинистые глеевые, слабо гумусированные, слегка оторфованные. Весной и в первой половине лета увлажнение слегка избыточное, временами проточное. Во второй половине лета почва протаивает, усиливается дренаж, и увлажнение становится нормальным или даже слегка недостаточным. В ландшафте данный тип местообитания редок. Здесь наиболее характерны: *Betula humilis*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Juniperus sibiricus*, *Spiraea media*, *Deschampsia caespitosa*, *Calamagrostis obtusata*, *Festuca ovina*, *Carex sabyrensis*, *Peucedanum salinum*, *Aegopodium alpestre*, *Lamium album*, *Polemonium coeruleum*, *Cirsium heterophyllum*, *Calamagrostis purpurea*, *Anthoxanthum odoratum*, *Luzula sibirica*, *Poa sibirica* и др.

II. Класс местообитаний ерниковых лиственничников

8. Вогнутые участки на пологих склонах северной экспозиции на высоте 1800 – 2000 м н.у.м. Лиственничники ерnikово-мохово-лишайниковые. Почва суглинистая горно-тундровая оглеенная и

оторфованная. В первой половине вегетационного периода увлажнение избыточное в связи с медленным протаиванием почвогрунта. Во второй половине лета почва протаивает глубже, но не полностью. Участки всегда с вечной мерзлотой. Здесь наиболее характерны: *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Calamagrostis pavlovii*, *C. purpurea*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca sphagnicola*, *Luzula sibirica*, *Veratrum lobelianum*, *Betula rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Lonicera altaica*, *Carex sabynensis*, *C. podocarpa*, *Geranium albiflorum*, *Poa sibirica* и др.

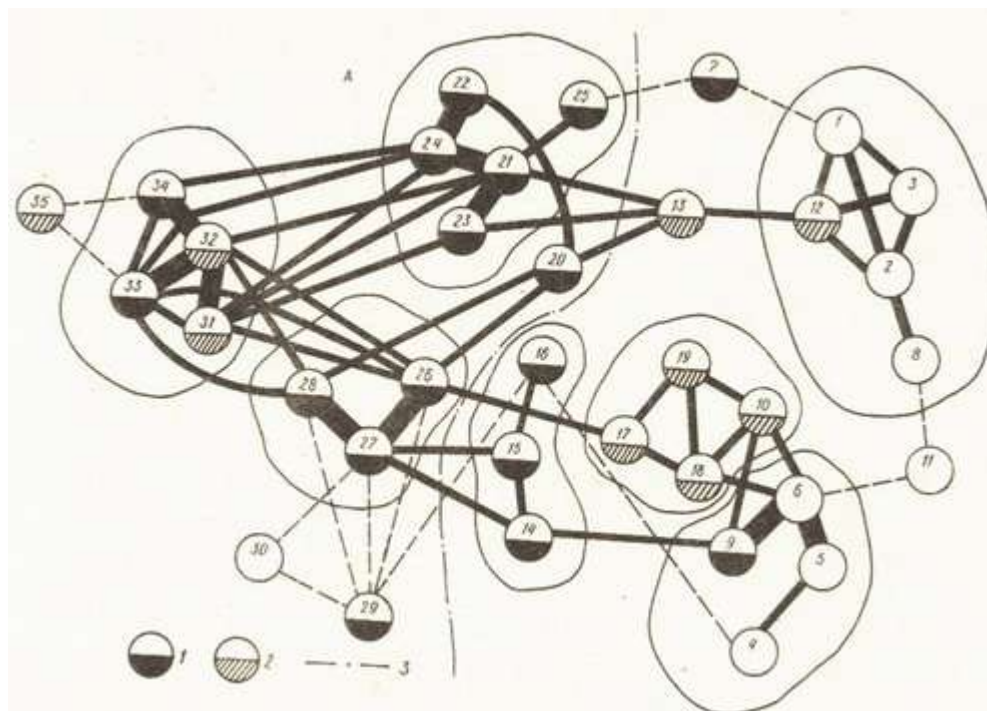


Рис. Граф флористического сходства типов местообитаний района хребта Куркуре на Восточном Алтае; А и К- ландшафтно-экологические ареалы видов этого района: А – ландшафтно-экологический ареал *Schultzia crinita*; 1 – данный вид в этих типах местообитаний встречается при значительном обилии, 2 – вид в этих типах местообитаний встречается, но при малом обилии, 3 – линия раздела субальпийского и альпийского поясов. Остальные условные обозначения и пояснения см. в тексте.

III. Класс местообитаний ерничково-мохово-бадановых редколесий и редиц

2. Скалистые склоны северной экспозиции на высоте 1500 – 1800 м н.у.м. Лиственничники зеленомошно-бадановые кустарничковые. Почвы скелетные, слабосформированные, маломощные. Увлажнение нормальное. Здесь встречаются: *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Juniperus sibirica*, *Empetrum nigrum*, *Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Bergenia crassifolia*, *Viola altaica*, *Poa sibirica*, *Linnaea borealis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Betula rotundifolia*, *Carex sabynensis*, *Poa attenuata* и др.

3. Крутые скалистые склоны южной экспозиции на высоте 1800 – 2100 м. н.у.м. Кедровники зеленомошно-бадановые кустарничковые. Почвы скелетные, неразвитые, мелкозема мало. Увлажнение слегка недостаточное, особенно во вторую половину лета. Здесь наиболее обычны: *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Juniperus sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Betula rotundifolia*, *Bergenia crassifolia*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Lonicera altaica*, *Geranium albiflorum*, *Luzula sibirica*, *Carex sabynensis*, *Woodsia ilvensis*, *Poa sibirica* и др.

1. Некрытые склоны южной экспозиции на высоте 1600 – 1900 м. н.у.м. Субстрат каменистый, но перекрыт слоем мелкозема. Кедровники зеленомошно-лишайниковые кустарничковые. Почвы суглинистые подзолистые маломощные. В связи с постепенным протаиванием режим увлажнения почвы в течение вегетационного сезона заметно изменяется от избыточного до недостаточного. Здесь наиболее обильны следующие виды: *Pinus sibirica*, *Vaccinium myrtillus*, *Lonicera altaica*, *Calamagrostis obtusata*, *Festuca ovina*, *Carex sabynensis*, *Betula rotundifolia*, *Aegopodium alpestre*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Luzula sibirica*, *Linnaea borealis* и др.

12. Пологие склоны северной экспозиции на высоте 2000 – 2200 м. н.у.м. Зеленомошные ерники из березки круглолистной. Почвы щебнисто-суглинистые горнотундровые оглеенные оторфованные. Увлажнение слегка избыточное из-за незначительного протаивания вечной мерзлоты, уровень которой остается близким

к поверхности даже в середине лета. Здесь наиболее обычны следующие виды: *Carex perfusca*, *Anthoxanthum odoratum*, *Luzula sibirica*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Cerastium pauciflorum*, *Trollius asiaticus*, *Aquilegia glandulosa*, *Schultzia crinita*, *Salix krylovii*, *Betula rotundifolia*, *Vaccinium myrtillus* и др.

IV. Класс местообитаний субальпийских кедровников с зарослями березки круглолистной в нижнем ярусе

7. Пологие склоны северной экспозиции на высоте 1800-2100 м н.у.м. Кедровники зеленомошно-ерниковые с довольно густыми зарослями березки круглолистной в нижнем ярусе. Режим увлажнения сходен с предыдущим местообитанием, но протаивание здесь более интенсивное. Почва щебнисто-суглинистая оглеенная оторфованная горно-тундровая. Здесь обильны: *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Juniperus sibirica*, *J. pseudosabina*, *Calamagrostis obtusata*, *C. lapponica*, *Carex perfusca*, *C. ledebouriana*, *C. sabyensis*, *Betula rotundifolia*, *Polygonum viviparum*, *Lonicera altaica*, *Poa sibirica*, *Polygonum bistorta* и др.

V. Класс местообитаний травяно-кустарниковых лиственничников

4. Склоны средней крутизны южной экспозиции на высоте 1600 – 2000 м. н.у.м. Почвы суглинистые оглеенные подзолистые. Вечная мерзлота отсутствует. Травянисто-кустарниковый ярус хорошо развит. Это наиболее распространенный тип леса в пределах верхнего лесного пояса хребта Куркуре. Увлажнение нормальное. Наиболее обычны: *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *Juniperus sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Poa sibirica*, *Festuca sphagnicola*, *Luzula sibirica*, *Veratrum lobelianum*, *Cerastium pauciflorum*, *Betula rotundifolia*, *Trollius asiaticus*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Swertia obtusa*, *Aegopodium alpestre*, *Polygonum bistorta* и др.

VI. Класс местообитаний субальпийских разнотравных редколесий и разнотравных субальпийских лугов

5. Относительно крутые склоны южной экспозиции на высоте 1800 – 2100 м. н.у.м. Лиственничники субальпийские разнотравные. Увлажнение нормальное, почва суглинисто-щебнистая, интенсивно гумусированная, не оторфованная, протаивает рано и глубоко. Многолетняя мерзлота здесь, вероятно, отсутствует. Наиболее обильны следующие виды: *Larix sibirica*, *Juniperus sibirica*, *Calamagrostis obtusata*, *Poa ochotensis*, *P. sibirica*, *Carex sabyensis*, *Luzula sibirica*, *Polygonum bistorta*, *Cerastium pauciflorum*, *Dianthus superbus*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Geranium albiflorum*, *Aegopodium alpestre*, *Polemonium coeruleum*, *Galium boreale*, *Campanula rotundifolia* и др.

6. Крутые склоны южной экспозиции на высоте 1800 - 2200 м н.у.м. Кедровники субальпийские разнотравные. Часто образуют верхнюю границу леса. Увлажнение слегка недостаточное. Почва суглинисто-щебнистая, интенсивно гумусированная, протаивает рано и глубоко. Здесь обильны *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*, *Juniperus sibirica*, *Anthoxanthum odoratum*, *Calamagrostis obtusata*, *Poa sibirica*, *Festuca sphagnicola*, *Carex macroura*, *Veratrum lobelianum*, *Lilium martagon*, *Erythronium sibiricum*, *Iris ruthenica*, *Betula rotundifolia*, *Polygonum undulatum*, *Cotoneaster uniflora* и др.

9. Депрессии на некрутых склонах южной экспозиции на высоте 1900 – 2250 м н.у.м. Субальпийские высокотравные луга с богатым видовым составом. Увлажнение слегка избыточное, нормальное, временами проточное. Почвы суглинистые, довольно глубоко гумусированные, частично оторфованные, но торф хорошо разложившийся. Здесь наиболее обычны следующие виды: *Carex perfusca*, *Anthoxanthum odoratum*, *Poa sibirica*, *Solidago virgaurea*, *Bupleurum aureum*, *Geranium albiflorum*, *Dianthus superbus*, *Geranium pseudosibiricum*, *Rhaponticum carthamoides*, *Cerastium ledebourianum*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Polygonum bistorta*, *P. undulatum*, *Saussurea latifolia*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Trollius asiaticus*, *Rumex acetosa*, *Aquilegia glandulosa* и др.

VII. Класс местообитаний разнотравной и разнотравно-кустарниковой растительности скал и курумов

10. Крутые сухие каменистые склоны южной экспозиции на высоте 1900 – 2250 м н.у.м. Субальпийские разнотравно-злаковые луга с элементами остепнения. Чаше встречаются в западной части хребта. Почвы щебнисто - и каменисто-суглинистые, интенсивно гумусированные на значительную глубину, протаивают рано и глубоко. Многолетняя мерзлота, вероятно, отсутствует или залегает очень глубоко. Здесь наиболее обильны: *Helictotrichon pubescens*, *H. desertorum*, *Ptilagrostis mongholica*, *Festuca ovina*, *Myosotis suaveolens*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Pachypleurum alpinum*, *Aegopodium alpestre*, *Polygonum undulatum*, *Bupleurum aureum*, *Lomatogonium corinthiacum*, *Dianthus superbus* и др.

19. Скалистые горы южной экспозиции в субальпийском поясе. Относительно ровные и пологие площадки под скалами. Растительность пышного облака разнотравно-кустарниковая. Увлажнение нормальное или слегка недостаточное. Почвы щебнисто-суглинистые и щебнисто-супесчаные, интенсивно гумусированные. Трофность явно повышенная. Здесь обычны: *Ribes graveolens*, *Rosa oxyodontha*, *Juniperus pseudosabina*, *J. sibirica*, *Spiraea media*, *Berberis sibirica*, *Cotoneaster uniflora*, *Lonicera hispidula*, *Poa ochotensis*, *Carex stenocarpa*, *Woodsia ilvensis*, *Polygala hybrida*, *Melandrium apetalum*, *Thesium repens*, *Moehringia umbrosa*, *Gypsophila sericea*, *Pseudostellaria sp.*, *Archangelica decurrens* и др.

18. Растительность скал субальпийского пояса. Разнотравные зеленомошно-лишайниковые куртины в расщелинах скал. Почва не сформированная, в виде небольших скоплений мелкозема, интенсивно пропитанного гумусом. Увлажнение нормальное, недостаточное или периодически местами избыточное, проточное за счет сочащейся по расщелинам воды. Здесь часто встречаются: *Berberis sibirica*, *Juniperus pseudosabina*, *J. sibirica*, *Lonicera altaica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Cotoneaster uniflora*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca ovina*, *Poa ochotensis*, *Carex ledebouriana*, *C. stenocarpa*, *Gymnocarpium robertianum*, *Woodsia ilvensis*, *Cystopteris fragilis*, *Bergenia crassifolia*, *Viola rupestris*, *V. biflora*, *Campanula rotundifolia*, *Sedum ewersii* и др.

17. Выположенные участки каменных россыпей (курумы) в нижней части крутых скалистых склонов в субальпийском поясе. Разнотравно-кустарниковая растительность в виде отдельных пятен и куртин между камнями. Почвы почти не сформированы, но скопления мелкозема интенсивно гумусированы. Торфянистого горизонта нет. Увлажнение варьирует от слегка избыточного до явно недостаточного. Дренаж очень интенсивный. Здесь встречаются: *Lonicera altaica*, *Berberis sibirica*, *Ribes graveolens*, *R. altissima*, *Rosa oxyacantha*, *Juniperus sibirica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Anthoxanthum odoratum*, *Calamagrostis purpurea*, *Poa sibirica*, *P. ochotensis*, *Rheum altaicum*, *Polygonum bistorta*, *Carex stenocarpa*, *C. perfusca*, *C. sabyensis*, *Stellaria longipes*, *Aegopodium alpestre*, *Archangelica decurrens*, *Viola biflora*, *Cortusa altaica*, *Aquilegia borodini*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Diphysium alpinum*, *Huperzia selago*, *Rhodiola rosea* и др.

VIII. Класс местообитаний разнотравных кустарников субальпийского пояса

14. Ложбины стока на пологих склонах южной экспозиции в субальпийском поясе. Ерники из березки круглолистной с хорошо развитым травяным покровом. Почвы суглинисто-щебнистые, оторфованные. Торф хорошо разложившийся. Почвы протаивают рано и на значительную глубину, хотя зимой здесь скапливается довольно значительное количество снега. Увлажнение нормальное или слегка избыточное проточное. Наиболее характерны виды: *Betula rotundifolia*, *Salix glauca*, *S. rectijulis*, *S. krylovii*, *S. saposhnikovii*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Trisetum altaicum*, *Anthoxanthum odoratum*, *Poa sibirica*, *Festuca ovina*, *Calamagrostis purpurea*, *Luzula sibirica*, *Carex perfusca*, *C. sabyensis*, *Cerastium ledebourianum*, *Polygonum bistorta* и др.

15. Поймы рек и крупных ручьев на высоте 1800 – 2250 м н.у.м. Разнотравные пойменные ивняки. Увлажнение избыточное, периодически нормальное. Почвы суглинистые и супесчаные на галечниках, интенсивно гумусированные, заиленные. Хорошо выражен аллювиальный режим. Здесь встречаются *Salix glauca*, *S. hastata*, *S. saposhnikovii*, *S. rectijulis*, *S. krylovii*, *Betula rotundifolia*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Spiraea alpina*, *Poa sibirica*, *Calamagrostis purpurea*, *Festuca ovina*, *Deschampsia caespitosa*, *Luzula sibirica*, *Carex perfusca*, *C. eleusinoides*, *C. media*, *C. ensifolia*, *Veratrum lobelianum*, *Archangelica decurrens*, *Rumex acetosa*, *Geranium albiflorum*, *Trollius asiaticus*, *Schultzia crinita*, *Swertia obtusata*, *Caltha palustris*, *Rhodiola rosea*, *Ligularia sibirica* и др.

IX. Класс местообитаний сырых кустарниковых тундр низкого уровня

16. Низкие приозерные террасы на дне троговых долин на высоте 1800 – 2100 м н.у.м. Разнотравно-моховые сырые кустарниковые тундры. Увлажнение избыточное, уровень грунтовых вод близок к поверхности. Почвы суглинистые оторфованные оглеенные. Здесь встречаются: *Betula rotundifolia*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Salix glauca*, *S. saposhnikovii*, *Calamagrostis purpurea*, *Luzula sibirica*, *Carex ensifolia*, *C. perfusca*, *C. sabyensis*, *C. media*, *C. caespitosa*, *Stellaria palustris*, *Polygonum viviparum*, *Equisetum arvense*, *Rhodiola rosea*, *Swertia obtusa*, *Peucedanum salinum*, *Parnassia palustris*, *Schultzia crinita* и др.

X. Класс местообитаний шикшевых тундр

25. Щебнистые склоны северной экспозиции в нижней части альпийского пояса на высоте 2200 – 2400 м н.у.м. Шикшевые тундры. Задернованные участки здесь чередуются с пятнами голого щебня. Заметны следы морозной сортировки субстрата. Увлажнение нормальное или слегка недостаточное. Почвы скелетные оглеенные горнотундровые маломощные, слегка оторфованные. Здесь обычны следующие виды: *Empetrum nigrum*, *Betula rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Salix berberifolia*, *Hierochloe alpina*, *Carex ledebouriana*, *C. stenocarpa*, *Huperzia selago*, *Polygonum bistorta*, *Campanula rotundifolia*, *Swertia obtusata*, *Saxifraga melaleuca*, *Poa alpina* и др.

XI. Класс местообитаний кустарничковых тундр альпийского пояса

21. Сухие щебнистые некрутые склоны и выпуклые участки нагорных террас на высоте 2300 – 2500 м н.у.м. Травяно-лишайниковые низкорослые («подстриженные») ерниковые тундры. Зимой снег сдувается, и кусты ерника регулярно подмерзают, поэтому высота кустов равна мощности снежного покрова зимой. Задернованные участки чередуются с незадернованными пятнами щебнистого суглинка, возникающими в результате морозной сортировки. Почвы скелетные горнотундровые, с поверхности слабо оторфованные. Здесь обычны: *Betula rotundifolia*, *Empetrum nigrum*, *Salix glauca*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Juniperus sibirica*, *J. pseudosabina*, *Hierochloe alpina*, *Luzula sibirica*, *Carex perfusca*, *C. ledebouriana*, *C. stenocarpa*, *Kobresia myosuroides*, *Antennaria dioica*, *Solidago virgaurea*, *Dracocephalum grandiflorum* и др.

22. Поймы ручьев на дне каров в нижней части альпийского пояса на северном микросклоне хребта. Низкорослые («подстриженные») разнотравные ивняки. Высота их также соответствует мощности снежного

покрова. Увлажнение периодически избыточное проточное, периодически нормальное. Как правило, эти участки граничат или занимают краевые участки наледных полей. Почвы оторфованные маломощные. Здесь обычны: *Salix glauca*, *S. rectijulis*, *S. vestita*, *Hierochloe alpina*, *Carex tripartita*, *C. stenocarpa*, *Eriophorum polystachyon*, *Juncus triglumis*, *Caltha palustris*, *Trollius asiaticus*, *Rhodiola rosea*, *Rh. algida*, *Geranium albiflorum*, *Cerastium cerastoides*, *Stellaria umbellata*, *Schulzia crinita*, *Primula nivalis*, *Swertia obtusa*, *Potentilla gelida* и др.

23. Сухие щелнистые обдуваемые участки нагорных террас или некрутых склонов на высоте 2200 – 2400 м н.у.м. Ерниково-дриадовые разнотравно-лишайниковые пятнистые тундры. Более обычны на северном макросклоне хребта. Здесь отчетливо видны следы морозной сортировки субстрата. Увлажнение недостаточное. Почва скелетная горно-тундровая, с поверхности слабо-оторфованная. Здесь встречаются: *Betula rotundifolia*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Dryas oxyodontha*, *Hierochloe alpina*, *Festuca ovina*, *Carex stenocarpa*, *Polygonum bistorta*, *Gentiana grandiflora*, *Oxytropis alpina*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Crepis chrysantha*, *Callianthemum angustifolium*, *Patrinia sibirica*, *Schulzia crinita*, *Libanotis monstrosa* и др.

ХII. Класс местообитаний разнотравно-мохово-лишайниковых кустарников альпийского пояса

13. Относительно крутые щелнистые склоны северной экспозиции на северном макросклоне хребта. Мохово-лишайниковые низкорослые ерники из березки круглолистной. Высота их равна высоте снежного покрова. Увлажнение в первой половине лета нормальное, во второй недостаточное. Всюду следы морозной сортировки субстрата. Почвы скелетные горно-тундровые, с поверхности оторфованные. Здесь встречаются: *Betula rotundifolia*, *Juniperus sibirica*, *Lonicera altaica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex perfusca*, *C. stenocarpa*, *C. sabyensis*, *Luzula sibirica*, *Bergenia crassifolia*, *Hierochloe alpina*, *Schulzia crinita*, *Poa attenuata* и др.

20. Сухие щелнистые выпуклые участки на дне каров в альпийском поясе. Мохово-лишайниковые разнотравные низкорослые кустарники. Высота их равна глубине снежного покрова. Увлажнение, близкое к нормальному. Почва скелетная горно-тундровая оторфованная, с явными проявлениями криогенных процессов. Здесь встречаются: *Betula rotundifolia*, *Salix glauca*, *S. rectijulis*, *S. turczaninonii*, *Trisetum altaicum*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca ovina*, *Carex perfusca*, *C. stenocarpa*, *Trollius asiaticus*, *Aquilegia glandulosa*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Schulzia crinita*, *Gentiana algida*, *Cerastium cerastoides*, *Geranium albiflorum* и др.

ХIII. Класс местообитаний альпийских лугов

26. Дно каров и троговых долин на высоте 2150-2400 м н.у.м. Альпийско-субальпийские разнотравные луга. Увлажнение нормальное, периодически слегка избыточное. Почвы суглинистые оторфованные, торф хорошо разложившийся. Зимой эти участки хорошо укладываются снегом, однако нивальный режим почти не выражен – снег стаивает относительно быстро. Здесь часто встречаются: *Salix rectijulis*, *S. turczaninonii*, *Festuca ovina*, *Trisetum altaicum*, *Poa sibirica*, *Carex stenocarpa*, *C. perfusca*, *Luzula sibirica*, *Swertia obtusa*, *Allium schoenoprasum*, *Veratrum lobelianum*, *Sibbaldia procumbens*, *Saxifraga punctata*, *Crepis sp.*, *Veronica densiflora*, *Libanotis monstrosa*, *Gentiana grandiflora*, *Cerastium cerastoides*, *Minuartia biflora*, *Primula nivalis*, *Pedicularis oederi*, *P. capitata*, *P. amoena*, *Ranunculus altaicus*, *Caltha palustris*, *Lagotis integrifolia* и др.

27. Переувлажненные участки на дне каров и троговых долин на высоте 2200 – 2400 м н.у.м. Осоково-пушицевые сырые альпийские луга (болотца). Увлажнение постоянно избыточное полупроточное. Почва суглинистая оглеенная, слабо оторфованная. Здесь часто встречаются: *Salix rectijulis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex stenocarpa*, *C. melanantha*, *C. perfusca*, *C. eleusinoidea*, *C. sabyensis*, *C. ensifolia*, *C. tripartita*, *Luzula sibirica*, *Deschampsia koelerioides*, *Eriophorum polystachyon*, *E. humile*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga melaleuca*, *Caltha palustris*, *Pedicularis oederi*, *Cerastium cerastoides*, *Libanotis monstrosa* и др.

28. Поймы ручьев и рек на дне каров и троговых долин на высоте 2300 – 2500 м н.у.м. Приручьевые альпийские луга. Почвы супесчаные и песчаные на галечнике. Увлажнение избыточное проточное. Здесь обычны следующие виды: *Salix rectijulis*, *S. turczaninonii*, *Trisetum altaicum*, *Deschampsia koelerioides*, *Carex stenocarpa*, *C. tripartita*, *C. perfusca*, *Eriophorum polystachyon*, *E. humile*, *E. scheuchzeri*, *Luzula sibirica*, *Cerastium cerastoides*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta*, *Taraxacum glabrum*, *Trollius asiaticus*, *Ranunculus altaicus*, *Caltha palustris*, *Aquilegia glandulosa*, *Geranium aibiricum*, *Gentiana glauca* и др.

ХIV. Класс местообитаний осоково-разнотравных тундр альпийского пояса

30. Сырые шлейфы склонов на высоте 2300 – 2400 м н.у.м. Грунтовые воды, поступающие со склона, здесь выходят на поверхность. Эуτροφные осоково-разнотравные тундры. Увлажнение постоянно избыточное. Почва суглинистая горнотундровая маломощная, практически не оторфованная. Отчетливо выражены криогенные процессы. Здесь обычны: *Luzula sibirica*, *Juncus triceps*, *J. triglumis*, *J. filiformis*, *Carex stenocarpa*, *C. ensifolia*, *C. melanocephala*, *C. irrigua*, *C. atrofusca*, *C. redowskiana*, *Kobresia sibirica*, *Eriophorum polystachyon*, *E. humile*, *E. brachyantherum*, *Polygonum viviparum*, *Allium schoenoprasum*, *Primula nivalis*, *Minuartia arctica*, *M. biflora*, *Rhodiola rosea* и др.

ХV. Класс местообитаний тундровых болот альпийского пояса

29. Заболоченные поймы рек и ручьев на дне троговых долин и каров на высоте 2150 – 2400 м н.у.м. Мохово-осоковые тундровые болота. Почвы суглинистые тундровые оторфованные. Увлажнение постоянно избыточное застойное. Имеется заметное оглеение уже на глубине 15 – 20 см. Здесь наиболее обычны следующие виды: *Betula rotundifolia*, *Pentaphylloides fruticosa*, *Salix rectijulis*, *Carex media*, *C. loliacea*, *C. irrigua*, *C. mollissima*, *Luzula sibirica*, *Epilobium palustre*, *Comarum palustre*, *Galium uliginosum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Vaccinium uliginosum*, *Polygonum viviparum*, *Trichophorum caespitosum*, *Parnassia palustris* и др.

XVI. Класс местообитаний куртинных и фрагментарных лугов верхней части альпийского и субнивального поясов

31. Крутые скалистые склоны на высоте 2400 – 2600 м н.у.м. Почвы не развиты. Прискальные альпийские лужайки. Здесь часто встречаются: *Ribes graveolens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Juniperus pseudosabina*, *Hierochloe alpina*, *Poa ochotensis*, *Carex stenocarpa*, *Luzula spicata*, *Huperzia selago*, *Cystopteris fragilis*, *Woodsia ilvensis*, *Polygonum bistorta*, *Taraxacum glabrum*, *Papaver canescens*, *Trifolium eximium* и др.

32. Закрепленные (б.м. стабилизировавшиеся) щебнистые осыпи на стенках каров на высоте 2500 – 2800 м н.у.м. Фрагментарные альпийские лужайки. Почва не развита. Здесь встречаются: *Salix berberifolia*, *S. turczaninowii*, *Hierochloe alpina*, *Paracolpodium altaicum*, *Poa smirnovii*, *Trisetum altaicum*, *T. spicatum*, *Carex stenocarpa*, *Luzula spicata*, *L. sibirica*, *L. confusa*, *Lloydia serotina*, *Rhodiola algida*, *Rh. quadrifida*, *Oxyria digyna*, *Claytonia joanneana*, *Macropodium nivale*, *Veronica densiflora*, *Trifolium eximium*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga melaleuca*, *S. sibirica*, *S. terektensis* и др.

33. Дно каров, седловин, пологие склоны на высоте 2300 – 2500 м н.у.м. Низкотравные альпийские нивальные луговины. Субстрат щебнисто-мелкоземистый. Увлажнение избыточное. Режим нивальный. Здесь встречаются: *Salix turczaninowii*, *Hierochloe alpina*, *Trisetum altaicum*, *Paracolpodium altaicum*, *Carex tripartita*, *C. stenocarpa*, *Luzula sibirica*, *Diphysium alpinum*, *Solidago virgaurea*, *Pedicularis oederi*, *Gentiana grandiflora*, *G. algida*, *Viola altaica*, *Potentilla gelida* и др.

34. Гребни гор, щебнисто-каменистые террасы, вершины и пики на высоте 2700 – 3000 м н.у.м. Растительность редкокуртинная, приуроченная к небольшим микропонижениям, в которых скапливается мелкозем. Увлажнение недостаточное. Здесь встречаются: *Salix berberifolia*, *S. turczaninowii*, *Festuca ovina*, *Poa alpina*, *Trisetum spicatum*, *Poa smirnovii*, *Luzula confusa*, *Hierochloe alpina*, *Luzula spicata*, *Carex stenocarpa*, *C. rupestris*, *Kobresia myosuroides*, *Eritrichium villosum*, *Minuartia verna*, *M. arctica*, *M. biflora*, *Claytonia joanneana*, *Polygonum bistorta*, *Lloydia serotina*, *Cerastium lithospermifolium*, *Cardamine bellidifolia*, *Oxytropis alpina*, *Potentilla nivea*, *P. gelida*, *Rhodiola quadrifida*, *Sibbaldia procumbens*, *Driadanthe tetrandra*, *Draba oreades*, *Saxifraga cernua* и др.

XVII. Класс местообитаний нивальных лужаек

35. Щебнисто-мелкоземистые участки возле перелетовывающих снежников на высоте 2500 – 2700 м н.у.м. Нивальные куртинные альпийские лужайки. Увлажнение постоянно избыточное. Вегетационный период сильно укорочен. Здесь встречаются: *Salix turczaninowii*, *Paracolpodium altaicum*, *Poa smirnovii*, *Trisetum altaicum*, *Hierochloe alpina*, *Carex perfusca*, *C. tripartita*, *Luzula confusa*, *L. sibirica*, *Schulzia crinita*, *Saxifraga melaleuca*, *S. sibirica*, *Stellaria umbellata*, *Lagotis integrifolia*, *Primula nivalis* и др.



На одной из вершин Восточного Алтая. Растительность субнивального пояса редко-куртинная. Однако эти гребни и вершины возвышались над ледниками даже во время самого масштабного среднелейстоценового оледенения. Так что теперешние виды растений могли переживать эпохи оледенений на месте. Растительность и флора субнивального пояса в горах Южной Сибири более древние, чем субальпийского и верхнего лесного.

Анализ выявленной структуры показывает, что в субальпийском поясе экологическое разнообразие ландшафта выше, чем в альпийском и субнивальном поясах. В субальпийском поясе выделены два ряда растительности: олиготрофный, или мохово-ерниково-бадановый, и мезотрофный, или разнотравный. Классы VI и VII обособлены не очень сильно и могут рассматриваться в ранге подклассов.

В альпийском поясе олиготрофный ряд растительности субальпийского пояса продолжается классом мохово-лишайниково-кустарничковых тундр и классом разнотравно-мохово-лишайниковых низкорослых кустарников (классы XI и XII). Эти два класса также довольно сходны друг с другом и могут рассматриваться в ранге подклассов. Мезотрофный ряд растительности субальпийского пояса в альпийском продолжается альпийскими лугами.

Флористическая структура растительного покрова ландшафтного района хребта Куркуре позволяет проанализировать явление высотной поясности. Несколько неожиданно то, что различия в наборах видов типов местообитаний, связанные с увеличением высоты над уровнем моря, оказались не выше различий, обусловленных эдафически в пределах одного высотного пояса. Так, олиготрофный и мезотрофный ряды в пределах субальпийского пояса между собой имеют меньшее сходство, чем сходство лугового ряда субальпийского пояса с лугами альпийского пояса, а мохово-ерниково-баданового ряда субальпийского пояса – с тундрами альпийского пояса. Вообще изменение видового состава контурфитоценозов в связи с изменением высоты происходит непрерывно. Флористической дискретности высотных поясов не обнаружено. По всей вероятности, явление высотной поясности следует рассматривать не только в целом для всего природного комплекса ландшафтного района, но и применительно к отдельным компонентам ландшафта или рядам растительности (Галанин, 1979).

Если в субальпийском поясе олиготрофный и мезотрофный ряды растительности во флористическом отношении разобщены достаточно четко, то в альпийском поясе луга и тундры флористически обособлены слабее и образуют единый альпийский комплекс растительности и местообитаний, состоящий в основном из трех классов: тундрового, лугового, и высоко-альпийского. С высотой над уровнем моря степень флористической дискретности растительного покрова заметно снижается, что несомненно связано со снижением средообразующей роли растительности, уменьшением объема биологического круговорота и замедлением скорости обращения в нем химических элементов.

Как и в предыдущих районах, основные изменения растительности в пределах ландшафтного района связаны с характером рельефа, интенсивностью увлажнения и уровнем трофности. В отличие же от рассмотренных ранее районов, на Куркуре мощными экологическими факторами являются изменение высоты над уровнем моря, уровень нивальности, глубина залегания вечной мерзлоты (точнее, глубина протаивания почвы). Однако, как параметры прямоугольной системы координат для ординации растительности и типов местообитаний, эти факторы использовать нельзя в связи с их коррелированностью друг с другом. Все они так или иначе воздействуют на растительный покров через водный режим, так как именно этот фактор определяет условия минерального питания (Пономарева, 1984).

Сравнивая флористическую структуру растительного покрова района хребта Куркуре с ненарушенным растительным покровом и районов с аграрными ландшафтами, можно отметить, что в ландшафтах с растительностью естественной флористически «изолированных» классов местообитаний значительно меньше. Все классы флористически связаны друг с другом и образуют сложную многомерную сеть. Такая структура говорит о континуальной природе ландшафтно-экологической организации растительного покрова. Связность растительного покрова осуществляется здесь за счет видов с широкой экологической амплитудой – так называемых активных видов. Это несомненно увеличивает общую устойчивость растительного покрова ландшафтного района в целом, повышая его лабильность за счет возможности изменения видового состава контурфитоценозов мигрантами из экологически сходных с ними типов местообитаний.

Дискретность же флористической структуры растительного покрова рассмотренных в предыдущих главах аграрных ландшафтных районов связана с сильной деструкцией естественной растительности, ее уничтожением на значительных участках и заменой растительностью принципиально иного склада – антропогенной. В связи с этим переходные звенья во флористической структуре коренной растительности уничтожаются или прерываются, и от коренной растительности остаются лишь крайние варианты – слабо связанные как друг с другом, так и с искусственной растительностью с несложившейся ценотической структурой. В таких условиях резко снижается экологическая устойчивость флористически изолированных островков естественной растительности. По всей вероятности, в разрушении ландшафтно-экологической структуры растительного покрова и ее замене антропогенными группировками, неорганизованными на ценотическом уровне, существует некий предел, за которым наступает экологическая катастрофа, когда флористические изменения растительного покрова приобретают совершенно необратимый характер. В этом случае из флоры выпадают многие эколого-ценотические элементы. Замена же растительности, высоко организованной ценотически, растительности ценотически неорганизованной приводит к снижению и общего экологического разнообразия ландшафта – к утрате негэнтропии в данной части биосферы. Каковы экологические последствия этого процесса в глобальном масштабе, нам, к сожалению, неизвестно.

Анализ флористической структуры растительного покрова приведенных выше районов вскрыл и ряд недостатков использованной методики. Основным недостатком, несомненно, является типологический подход. Объединение конкретных местообитаний и геоботанических описаний в типы на основе визуальной оценки их сходства приводит к потере части исходной информации. При таком подходе в один тип объединяются не вполне сходные контурфитоценозы. Опираясь типами местообитаний, мы, конечно, вскрываем вполне объективные закономерности организации объекта – в данном случае растительного покрова ландшафтного района. Однако растительный покров «реагирует» и на более тонкие градиенты среды, которые при объединении конкретных местообитаний в типы нами, как правило, игнорируются. Использование для флористической организации не типов, а конкретных местообитаний (описаний контурфитоценозов), в свою очередь, страдает недостатком, связанным с так называемой флористической неполночленностью контурфитоценозов. В каждом конкретном контурфитоценозе встречаются не все виды, для которых данное местообитание лежит в пределах их экологической толерантности и даже в пределах оптимума их толерантной зоны. Ряд видов конкретной флоры на определенном участке (в контурфитоценозе) отсутствует в силу случайных обстоятельств. Это было хорошо показано в работе С. Ф. Самбука (1980), который предложил меру степени отсутствия видов в контурфитоценозе и использовал этот показатель при расчете сходства-различия между контурфитоценозами. Однако это чисто статический прием, который полностью не решает данной проблемы, так как степень отсутствия видов оценивается на основе их попарной сопряженности. На произрастание же вида в контурфитоценозе влияют не только конкретные виды, но и их группы (сочетания). Таким образом, оценить степень отсутствия вида можно в том случае, если будут учитываться, кроме бинарных (попарных) сопряженностей, триарные, четырехарные и т. д.

Данное противоречие методики можно сформулировать как принцип флористической неопределенности растительного покрова. Она (неопределенность) возрастает при типизации, но возрастает и при использовании нетипизированных единиц в результате их флористической неполноценности. Существует некоторое оптимальное соотношение конкретности и типологичности при определении единиц для ординации растительного покрова. Ординация конкретных геоботанических описаний в ранге контурфитоценозов и микрокомбинаций нами была использована при изучении растительного покрова на европейском Северо-Востоке (Галанин, 1983; Галанин, Носов, 1989).

ГЛАВА 10

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОКРЕСТНОСТЕЙ ЧАУНСКОГО СТАЦИОНАРА НА ЗАПАДНОЙ ЧУКОТКЕ

Чаунская низменность включается в общий контур Анюйско-Чукотской горной области Верхояно-Чукотской мезозойской складчатой страны (Баранова, Бискэ, 1964) и представляет собой незатопленную морем окраинную часть области шельфа, простиравшегося в позднечетвертичное время значительно севернее о-ва Врангеля. Горно-долинные ледники среднечетвертичного и позднечетвертичного оледенений эту территорию не покрывали (Баранова, Бискэ, 1964).

Типичная кочкарная тундра. Фото А.А. Галанина.



Рельеф района очень однообразен. Это совершенно плоская озерно-аллювиальная равнина, расчлененная множеством русел и рукавов и представляющая дельтовую область рек, текущих с Анюйского и Чукотского нагорий. Гидрографическая сеть здесь столь густа, что площадь суши едва ли больше площади, занятой поверхностью текущих вод и озер. Течение реки медленное, она периодически подпруживается приливами и нагонными ветрами с моря.

По мере удаления от устья реки аллювиальные осадки становятся крупнее и примерно в 14 – 20 км вверх по течению наряду с песчаными пляжами встречаются обширные галечники. Поверхность равнины поднята над урезом воды на 2 – 3 м в нижнем течении и на 3 – 5 м в 15 – 20 км от устья. Неудивительно, что русла рек Чаунской низменности непрерывно меняют свое положение и вся равнина покрыта слоем современных илстых, песчаных и галечных наносов. Перемещение русел происходит в половодье.

Во время северных и северо-западных штормовых ветров в реку нагоняется так много воды, что все устье залива на 10 – 15 км. Благодаря этому приморские галофиты заходят далеко вверх по реке. Часть озер периодически затопляется водой приливов, что угнетающе действует на многие виды растений. Во время южных ветров уровень воды в реке падает на 1 – 2 м, при этом обнажаются огромные песчаные отмели площадью в десятки и сотни гектар. Эти отмели совершенно свободны от растительности. В такие моменты заросли прибрежно-водных злаков арктофилы и дюпонции похожи на роскошные сухие пойменные луга.

Вся низменность в районе стационара представляет собой широкую речную долину. В мезорельефе выражены многочисленные округлые углубления, вероятно, термокарстового происхождения, с торфяным дном, почти до краев наполненные водой. Уровень воды в таких озерах на 3 м выше, чем в реке. Наряду с явно термокарстовыми широко распространены старичные озера с песчаным дном, которые к тому же ориентированы в виде цепочек и соединены друг с другом постоянными или временными протоками. Во время паводков эти озера сообщаются с основным руслом. Подмывая берега, река нередко «освобождает» озера. На месте таких спущенных озер образуются своеобразные приречные террасы. Довольно сильно развиты термокарстовые процессы, выражающиеся в растрескивании субстрата, его пучении и в появлении в микрорельефе многоугольников или полигонов. Размеры полигонов весьма различные – 1 – 2 м в поперечнике до 30 – 40 м.

Изредка над равниной возвышаются торфяные бугры-балгуны, или гидролакколиты высотой 7 – 8 м и диаметром до 30 м, на вершинах которых можно встретить растения, обычно характерные для сухих горных тундр (*Hierochloa alpina*, *Festuca brachyphylla*, *Luzula confusa*).

Термокарстовые процессы в структуре растительного покрова Чаунской низменности проявляются очень отчетливо, особенно морозное пучение и морозное растрескивание. Таким образом, аллювиальные и термокарстовые процессы, явления морозного выпучивания и растрескивания субстрата, а также периодическое засоление во время штормов создают довольно своеобразный и обширный спектр экологических режимов конкретных местообитаний, несмотря на чрезвычайно однообразный макро- и мезорельеф.

В районе стационара хорошо различаются две полосы: - полоса, подверженная засолению, тянется от побережья залива вверх по течению на 10 – 15 км; 2 – полоса, не подверженная засолению, начинается в 10 – 15 км от побережья простирается к югу. Граница между этими полосами весьма нечетка, так как уровень воды в заливе поднимается на разную высоту – в зависимости от силы штормов.

На западе, юге и востоке Чаунскую низменность обрамляет пологоувалистая равнина с отдельными сопками до 600 м над уровнем моря. Одна из таких сопок (гора Нейтлин) находится в 20 км к югу от стационара. Пологий склон горы в нижней части сложен глинистыми сланцами, далее сланцы сменяются роговиками, окружающими гранитную вершину – батолит. Склоны горы сильно террасированы, ступени террас около 30 м высотой. Как небольшие террасы, так и склоны в верхней части сложены глыбами гранита. Лишь на обширных нагорных террасах в нижней части склонов сопки можно встретить скопления мелкозема. Здесь развиты разнотравно-кустарничково-моховые тундры, в которых задернованность поверхности достигает 70 – 80%. Со всех сторон гору окружают обширные шлейфы, занятые бугорковатыми гипоарктическими осоково-кустарничковыми тундрами. Здесь доминирует *Carex lugens*, хотя в тундрах и болотах дельтовой низменности этот вид практически отсутствует.

Для Чаунской низменности характерен низкоарктический климат с продолжительной морозной зимой (средняя температура января -35 С) и относительно теплым для данной широты летом (средняя температура июля +10 С). Осадков за год выпадает около 200 – 300 мм, причем 100 мм из них в жидком виде (Клюкин, 1960). Вегетационный период в среднем длится 3 – 3,5 месяца.

В системе ботанико-географического и геоботанического районирования район Усть-Чаунского биологического стационара занимает такое же положение, как и район среднего течения р. Раучуа

Полевые исследования проводились летом 1974 г. Пользуясь случаем, выражаю искреннюю признательность сотрудникам Института биологических проблем Севера Г. П. Краснощекову, В. П. Никишину и другим, оказавшим содействие в проведении этих работ.

По нашим данным, флора района стационара насчитывает 252 вида и расы сосудистых растений. Ведущими по числу видов семействами являются злаки (13,5%), осоковые (12,3%), сложноцветные (10%), ивовые (6%), гвоздичные (5,5%), лютиковые (5%), крестоцветные (4,8%), норичниковые (4,8%), камнеломковые (4%), розоцветные (6%), гречишные (3%) и бобовые (2,8%).

Рис. Граф флористического сходства типов местообитаний района окрестностей Усть-Чаунского биологического стационара.

А – Х – ландшафтно-экологические ареалы видов: А – *Vaccinium uliginosum*; Б – *Mertensia maritima* (1, 2, 3, 4) и *Pedicularis langsdoiffii* (24, 25); В – *Dryas punctata* (26, 27, 28, 29), *Utricularia ochroleuca* (11, 22) и *Pedicularis sceptrum-carolinum* (12, 17); Г – *Eritrichium villosum* (25),

Pedicularis amoena (28) и *Polemonium acutiflorum* (13, 17); Д – *Tanacetum boreale* (13, 14). *Nardosmia glacialis* (27) и *Senecio frigidus* (25, 30); Е – *Saussurea nuda* (1, 2, 3, 4), *Myriophyllum spicatum* (11, 22), *Salix reticulata* (25, 30); Ж – *Koenigia islandica* (3, 12) *Hippuris vulgaris* (10, 11, 18, 22, 23); З – *Tanacetum bipinnatum* (2, 4, 5, 12, 13, 14) *Comarum palustre* (9, 11, 18, 21, 22, 23); И – *Matricaria grandiflora*; К – *Pedicularis labradorica*; Л – *Cassiope tetragona*; М – *Equisetum arvense*; Н – *Arctagrostis latifolia*; О – *Eriophorum polystachion*; П – *Salix pulchra*; Р – *Betula exilis*; С – *Ledum decumbens*; Т – *Empetrum nigrum*; У – *Valeriana capitata*; Ф – *Senecio congestus*; Х – *Duschekia fruticosa*; усл. обозначения см. на предыдущих рисунках (графах).

Всего в пределах ландшафтного района нами составлено 30 геоботанических описаний и выделено 30 типов местообитаний, или групп ассоциаций. Флористическое сходство, по Жаккару, рассчитывалось между всеми возможными парами типов местообитаний. На основе матрицы бинарного сходства типов местообитаний построен граф. Нумерация типов местообитаний на графе соответствует их нумерации в приведенном ниже конспекте. Всего на графе выделено восемь классов местообитаний. Один класс разделен на два подкласса. Местообитания соседних классов флористически связаны друг с другом и образуют многомерную непрерывную структуру. В целом структура графа имеет сетчатый характер, что свойственно растительному покрову ландшафтных районов с выработанной ценотической структурой.

I. Класс местообитаний приморских луговин - маршей.

1. Слегка вогнутые участки приморской террасы, часто затопляемые морскими водами. Растительность в виде низкорослых или, точнее, низкотравных луговин (марши). Увлажнение постоянно слегка избыточное. Почвы супесчаные и супесчаные засоленные. Ценотическая структура довольно хорошо выработанная. Здесь обычно встречаются: *Calamagrostis deschampsoides*, *Dupontia psilosantha*, *Carex glareosa*, *Arctophila fulva*, *Puccinellia hauptiana*, *Deschampsia brevifolia*, *Elymus maritimus*, *Dendranthema hultenii*, *Festuca cryophila*, *Poa colpodea*, *Stellaria crassifolia*, *Mertensia maritima*, *Senecio congestus*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Saussurea nuda*, *Merckia physodes*, *Mertensia maritima* и др.

2. Относительно сухие чуть выпуклые участки приморской террасы, часто заливаемые морскими водами. Почвы песчаные и супесчаные засоленные. Сухие низкотравные луговины (марши). Здесь наиболее обычны *Deschampsia borealis*, *D. brevifolia*, *Dendranthema hultenii*, *Lathyrus maritimus*, *Elymus maritimus*, *Salix ovalifolia*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Festuca cryophila*, *Dupontia psilosantha*, *Tanacetum boreale*, *Rumex arcticus*, *Saussurea nuda*, *Artemisia borealis*, *Merckia physodes*, *Bromus pumpellianus* и др.



Типичный приморский галофит *Merckia physodes* обычно встречается на речных и приморских пляжах в полосе засоления. В центре куртины светлозеленые листья другого галофита - *Mertensia maritima*.

Фото А.А. Галанина.

3. Песчаные сильно заиленные пляжи в устье реки. Растительность в виде разнотравных луговин (марши). На этих местообитаниях засоление сочетается с аллювиальными процессами. Почвы не сформированные. Здесь встречаются: *Calamagrostis deschampsoides*, *Salix ovalifolia*, *Dendranthema hultenii*, *Carex glareosa*, *Potentilla* sp., *Dupontia psilosantha*, *Stellaria crassifolia*, *Saussurea nuda*, *Arctophila fulva*, *Caltha arctica*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Senecio congestus* и др.

В этом классе местообитаний важнейшими экологическими факторами являются степень заиления субстрата, длительность затопления, интенсивность увлажнения после затопления. Подобный класс местообитаний в районе Раучуа отсутствует. Визуальные наблюдения за распределением видов, приспособленных к условиям маршей, показывают, что здесь нет ни одной пары видов, эколого-ценотические ареалы которых совпадали бы полностью. Маршевая растительность экологически и ценотически весьма неоднородна.



Особь *Mertensia maritima* распластаны по пляжу. Они весьма декоративны. Однако вне полосы засоления не встречаются.
Фото А.А. Галанина.

II. Класс местообитаний песчаных пляжей вне полосы засоления.

12. Сырые заиленные песчаные пляжи вне полосы засоления. Растительность в виде редкотравных пойменных лугов. Ценотическая структура почти не выработана. Почвы не сформированные. Здесь встречаются: *Deschampsia brevifolia*, *D. borealis*, *Artemisia borealis*, *Equisetum arvense*, *Rumex graminifolius*, *Rumex sibiricus*, *Tanacetum boreale*, *Poa colpodea*, *Barbarea vulgaris*, *Chamaenerion latifolium*, *Festuca cryophila*, *Eriophorum scheuchzeri* и др.

III. Класс местообитаний речной поймы в пределах полосы засоления.

4. Сухие песчаные речные пляжи, заливаемые солеными водами только во время сильных паводков. Почвы не сформированные. Растительность в виде редкотравных пойменных лугов с примесью видов галофитов. Ценотическая структура не выработана. Здесь встречаются: *Arctophila fulva*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Dupontia psilosantha*, *Carex subspathacea*, *Elymus interior*, *Poa colpodea*, *Deschampsia brevifolia*, *Festuca cryophila*, *Salix alaxensis*, *S. kolymensis*, *Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis purpurea*, *Bromus pumpellianus*, *Artemisia borealis*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, *Equisetum arvense*, *Nardosmia frigida* и др.

13. Сухие песчаные пляжи и галечники вне полосы засоления. Редкотравные пойменные луга с невыработанной ценотической структурой. Почвы не сформированные. Здесь, вероятно, имеет место засоление реликтового характера, сохраняющееся с тех времен, когда нагонные воды доходили и сюда. Здесь обычны следующие виды: *Elymus interior*, *Artemisia borealis*, *Equisetum arvense*, *Rumex graminifolius*, *Tanacetum boreale*, *Chamaenerion latifolium*, *Festuca cryophila*, *Roegneria borealis*, *R. confusa*, *Bromus pumpellianus*, *Salix alaxensis*, *S. kolymensis*, *Alopecurus alpinus*, *Nardosmia frigida*, *Allium schoenoprasum*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Rosa acicularis*, *Luzula sibirica*, *Pyrola incarnata* и др.

14. Обрывы коренного берега вне полосы засоления. Куртинные и фрагментарные пойменные луга с невыработанной ценотической структурой. Субстрат обычно торфянисто-минеральный. Уровень трофности за счет хорошей минерализованности торфа несомненно повышенный. Увлажнение периодически

недостаточное. Здесь встречаются: *Chamaenerion angustifolium*, *Calamagrostis purpurea*, *Empetrum nigrum*, *Arctous alpina*, *Ledum decumbens*, *Salix glauca*, *S. Alaxensis*, *Polygonum tripterocarpum*, *Arctagrostis arundinacea*, *Festuca cryophila*, *Poa alpigena*, *Elymus interior*, *Artemisia borealis*, *A. arctica*, *Equisetum arvense*, *Chamaenerion angustifolium*, *Ch. latifolium*, *Bromus pumpellianus*, *Roegneria confusa*, *Nordosmia frigida*, *Valeriana capitata*, *Vaccinium vitis-idaea* и др.

17. Задернованные берега стариц и временных проток. Растительность в виде комплекса перемежающихся ивняков, ольховников и лужаек. Ценогическая структура хорошо выработана. Аллювиальный процесс слабо выражен. Почвы супесчаные дерновые. Дренаж довольно интенсивный, увлажнение нормальное. Наиболее обычны: *Alnaster fruticosus*, *Salix pulchra*, *S. glauca*, *Rosa acicularis*, *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Saxifraga nelsoniana*, *Nardosmia frigida*, *Arctagrostis arundinacea*, *Poa alpigena*, *Polygonum tripterocarpum*, *Calamagrostis purpurea*, *Equisetum arvense*, *Artemisia arctica*, *Bromus pumpellianus*, *Astragalus alpinus*, *Castilleja rubra*, *Tanacetum boreale*, *Stellaria fischeriana* и др.

5. Обрывы коренного берега в полосе засоления. Растительность куртинная кустарничково-травянистая с невыработанной ценогической структурой. Субстрат обычно торфянисто-минеральный. Увлажнение периодически недостаточное. Здесь встречаются: *Betula exilis*, *Spiraea stevenii*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Calamagrostis holmii*, *Empetrum nigrum*, *Polygonum tripterocarpum*, *Salix pulchra*, *S. alaxensis*, *Artemisia tilesii*, *Arctagrostis arundinacea*, *Valeriana capitata*, *Calamagrostis purpurea* и др.

Изменение растительного покрова в пределах данного класса местообитаний связано с интенсивностью аллювиального процесса, степенью увлажнения, сформированностью почвенного покрова и степенью выработанности ценогической структуры.

IV. Класс местообитаний осоково-пушицевых тундровых болот.

18. Задернованные днища стариц вне полосы засоления. Осоково-пушицевые тундровые болота. Почвы торфяные. Ценогическая структура хорошо сформирована. Здесь встречаются: *Carex rariflora*, *C. stans*, *Salix fuscescens*, *Poa arctica*, *Eriophorum* sp., *Carex capitata*, *Andromeda polifolia*, *Comarum palustre*, *Carex rotundata*, *Hierochloe pauciflora*, *Eriophorum polystachyon*, *Calamagrostis holmii*, *Ledum decumbens*, *Betula exilia* и др.

V. Класс местообитаний водной и прибрежно-водной растительности.

23. Термокарстовые озера вне полосы засоления. Водная и прибрежно-водная растительность. Здесь встречаются: *Hippuris vulgaris*, *Arctophila fulva*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex stans*, *Callitriche subanceps*, *Comarum palustre*, *Ranunculus pallasii*, *Rorippa islandica*, *Ranunculus pallasii* и др.

22. Старичные озера вне полосы засоления. Водная и прибрежно-водная растительность. Здесь встречаются: *Hippuris vulgaris*, *Ranunculus pallasii*, *Equisetum limosum*, *Comarum palustre*, *Carex stans*, *Ranunculus gmelinii*, *R. hyperboreus*, *Dupontia psilosantha*, *Sparganium hyperboreum*, *Potamogeton filiformis*, *Myriophyllum spicatum*, *Callitriche palustris* и др.

11. Старичные озера в полосе засоления. Водная и прибрежно-водная растительность. Здесь встречаются: *Arctophila fulva*, *Hippuris vulgaris*, *Callitriche subanceps*, *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus pallasii*, *Sparganium hyperboreum*, *Ranunculus gmelinii*, *R. reptans*, *Comarum palustre*, *Utricularia minor* и др.

VI. Класс местообитаний сухих кустарничковых мохово-лишайниковых и лишайниковых щебнистых тундр.

15. Наиболее обдуваемые, хорошо дренируемые участки коренного берега с четко выраженным бугорковатым микрорельефом. Растительность в виде кустарничковых мохово-лишайниковых тундр с хорошо выработанной ценогической структурой. Почва торфянистая, торф хорошо минерализован. Увлажнение периодически недостаточное. Бугры криогенного происхождения в поперечнике 5 – 8 м и высотой до 1 м перемежаются узкими понижениями, трещинами. Здесь обычны: *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Betula exilis*, *Polygonum tripterocarpum*, *Luzula confusa*, *Arctous alpina*, *Arctagrostis latifolia*, *Rubus chamaemorus*, *Pedicularis labradorica*, *Calamagrostis holmii*, *Salix glauca*, *S. sphenophylla*, *Antennaria friesiana* и др.

26. Щебнистые выходы на шлейфах склонов сопок. Как правило, это невысокие уступы на шлейфах. Растительность в виде разнотравно-кустарничковых мохово-лишайниковых пятнистых тундр. Ценогическая структура в пределах пятен растительности выработана хорошо. Почвы скелетные горно-тундровые, слегка оторфованные. Увлажнение периодически недостаточное. Здесь обычно встречаются: *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Carex lugens*, *Polygonum tripterocarpum*, *Pedicularis labradorica*, *Festuca brachyphylla*, *Diapensia obovata*, *Rosa acicularis*, *Cassiope tetragona*, *Anemone sibirica*, *Antennaria friesiana*, *Oxytropis czukotica* и др.

28. Сухие щебнистые склоны сопок в нижней части. Пятнистые разнотравно-кустарничковые тундры. Почвы щебнисто-суглинистые, слегка оторфованные. Увлажнение периодически недостаточное. Отчетливо выражена солифлюкция в виде пятен мелкозема со щебнем, натечных бугров и медальонов. Здесь обычно встречаются: *Dryas punctata*, *Salix phlebophylla*, *Hierochloe alpina*, *Empetrum nigrum*, *Oxytropis czukotica*,

Ledum decumbens, *Potentilla uniflora*, *Diapensia obovata*, *Arctous alpina*, *Antennaria friesiana*, *Anemone sibirica*, *Poa glauca*, *Festuca brachyphylla*, *Selaginella sibirica* и др.

29. Крупнокаменистые склоны в верхней и средней части с куртинной разнотравно-кустарничковой тундровой растительностью. Мелкозем с этих участков выносятся. Почвы скелетные слабо сформированные. Хорошо заметны следы криогенной сортировки и натечного террасообразования. Обычно встречаются: *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Hierochloe alpina*, *Potentilla elegans*, *Empetrum nigrum*, *Spiraea stevenii*, *Dryopteris fragrans*, *Saxifraga firma*, *Luzula confusa* и др.

27. Относительно сухие участки у подножия склонов сопок. Нивальные кассиоповые мохово-лишайниковые тундры. Зимой здесь скапливается снег, но не очень сильно, так что степень нивальности небольшая – снег сходит в начале лета. Почвы щебнисто-суглинистые, хорошо гумусированные и слегка оторфованные. Здесь встречаются: *Cassiope tetragona*, *Diapensia obovata*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Nardosmia glacialis*, *Dryas punctata*, *Poa paucispicula*, *Anemone sibirica*, *Saxifraga firma*, *Armeria arctica*, *Artemisia arctica*, *Trisetum spicatum*, *Polygonum tripterocarpum* и др.

6. Наиболее высокие обдуваемые и хорошо дренированные краевые участки коренного берега рек в полосе засоления. Микрорельеф бугорковатый. Растительность в виде кустарничковых мохово-лишайниковых тундр с хорошо выработанной ценотической структурой. Почвы суглинистые и супесчаные торфянистые. Здесь наиболее часто встречаются: *Betula exilis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*, *Polygonum tripterocarpum*, *Rubus chamaemorus*, *Calamagrostis holmii*, *Salix pulchra*, *Hierochloe alpina*, *Spiraea stevenii*, *Pedicularis labradorica*, *Luzula confusa* и др.

В пределах этого класса местообитаний растительный покров изменяется в связи с изменением почвы, степени нивальности, интенсивности увлажнения. Однако все три фактора скоррелированы друг с другом, и оценить их индивидуальное воздействие на растительный покров практически невозможно.

VII. Класс местообитаний ивнячковых сообществ по берегам рек и озер.

10. Незаболоченные, более или менее нормально увлажненные песчаные берега озер в полосе засоления. Ивнячково-разнотравно-злаковые сообщества. Почвы супесчаные. Здесь встречаются: *Salix ovalifolia*, *S. saxatilis*, *Dendranthema hultenii*, *Rumex arcticus*, *Alopecurus alpinus*, *Calamagrostis descampsoides*, *Poa arctica*, *Polemonium acutiflorum*, *Carex stans*, *Rubus chamaemorus*, *Epilobium palustre*, *Arctagrostis latifolia* и др.

VIII. Класс местообитаний надпойменных незатопляемых террас и пологих шлейфов склонов сопок.

21. Сырые заболоченные берега озер. Осоковые тундры со значительной примесью разнотравья. Ценотическая структура хорошо сформированная, устойчивая. Почвы супесчаные, интенсивно оторфованные. Трофность слегка повышенная. Здесь обычно встречаются: *Eriophorum polystachyon*, *Calamagrostis holmii*, *Carex stans*, *Eriophorum medium*, *Caltha arctica*, *Poa arctica*, *Equisetum limosum*, *Carex rotundata*, *C. rariflora*, *Comarum palustre*, *Pedicularis lapponica*, *P. capitata*, *Carex capitata* и др.

19. Вогнутые участки надпойменных террас. Полигонально-валиковые тундровые болота с хорошо выраженной ценотической структурой. Увлажнение избыточное, застойное. Почва торфянисто-глеевая. Здесь обычны: *Betula exilis*, *Carex stans*, *Eriophorum medium*, *Salix fuscescens*, *Calamagrostis holmii*, *Poa arctica*, *Ledum decumbens*, *Eriophorum polystachyon*, *E. vaginatum*, *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Andromeda polifolia* и др.



Обычное растение тундровых болот - *Eriophorum polystachyon*, или пушица многоцветковая.

Фото А.А. Галанина.

7. Вогнутые участки надпойменных террас в полосе засоления. Полигонально-валиковые тундровые болота. Это один из наиболее широко распространенных в районе типов растительности. На полигонах с избыточным застойным увлажнением очень много гипновых мхов, на валиках преобладают зеленые и сфагновые мхи. Нередко вдоль валиков в таких тундрах тянутся трещины, заполненные водой. Растительность по берегам трещин имеет пышный темно-зеленый цвет. Здесь обычны: *Carex stans*, *C. rotundata*, *Salix fuscescens*, *Betula exilis*, *Eriophorum medium*, *Andromeda polifolia*, *Ledum decumbens*, *Carex rariflora*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Pedicularis lapponica* и др.

9. Заболоченные берега озер в полосе засоления. Сырые осоковые тундры с участием видов галофитов. Почвы оторфованные. Здесь встречаются: *Carex rariflora*, *Salix fuscescens*, *Dupontia psilosantha*, *Poa arctica*, *Eriophorum medium*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Carex stans*, *Eriophorum polystachyon*, *Pedicularis lapponica*, *Eriophorum vaginatum* и др.

20. Слегка выпуклые участки надпойменных террас в полосе, не подверженной засолению. Бугорковатые мохово-кустарничковые тундры с участием кустистых лишайников. Ценоотическая структура хорошо сформированная, устойчивая. Увлажнение периодически избыточное. Почвы суглинистые торфянистые. Здесь встречаются: *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctous alpina*, *Betula exilis*, *Salix pulchra*, *Arctagrostis latifolia*, *Polygonum tripterocarum*, *Eriophorum vaginatum*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus*, *Carex stans*, *Pedicularis labradorica* и др.

8. Слегка выпуклые участки надпойменных террас в полосе засоления. Бугорковатые мохово-кустарничковые тундры с участием кустистых лишайников. Почвы супесчаные торфянистые. Плоскобугорковатый микрорельеф возникает, вероятно, на месте полигонально-валиковых тундр в результате морозного выпучивания полигонов при усилении дренажа в местах, подмываемых рекой. Так, в условиях берегового яра бугристость выражена очень резко, бугры достигают высоты 1 м и более при поперечнике 5 – 10 м. В таких местах уже возникает мохово-лишайниковые ерниковые тундры. В бугорковатых тундрах обычно встречаются следующие виды: *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Calamagrostis holmii*, *C. deschampsoides*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachyon*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex stans*, *Deschampsia brevifolia*, *Poa colpodea*, *Arctagrostis latifolia*, *Empetrum nigrum*, *Arctous alpina*, *Polygonum tripterocarum* и др.

24. Нижние и средние части шлейфов склонов сопок. Осоково-кустарничково-моховые тундры с хорошо сформированной устойчивой ценоотической структурой. Почвы суглинисто-щебнистые оторфованные оглеенные. Увлажнение периодически избыточное. Здесь обычно встречаются: *Carex lugens*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Salix pulchra*, *Ledum decumbens*, *Eriophorum vaginatum*, *Senecio frigidus*, *Poa arctica*, *Valeriana capitata*, *Eriophorum polystachyon*, *Arctagrostis latifolia*, *Epilobium dahuricum* и др.

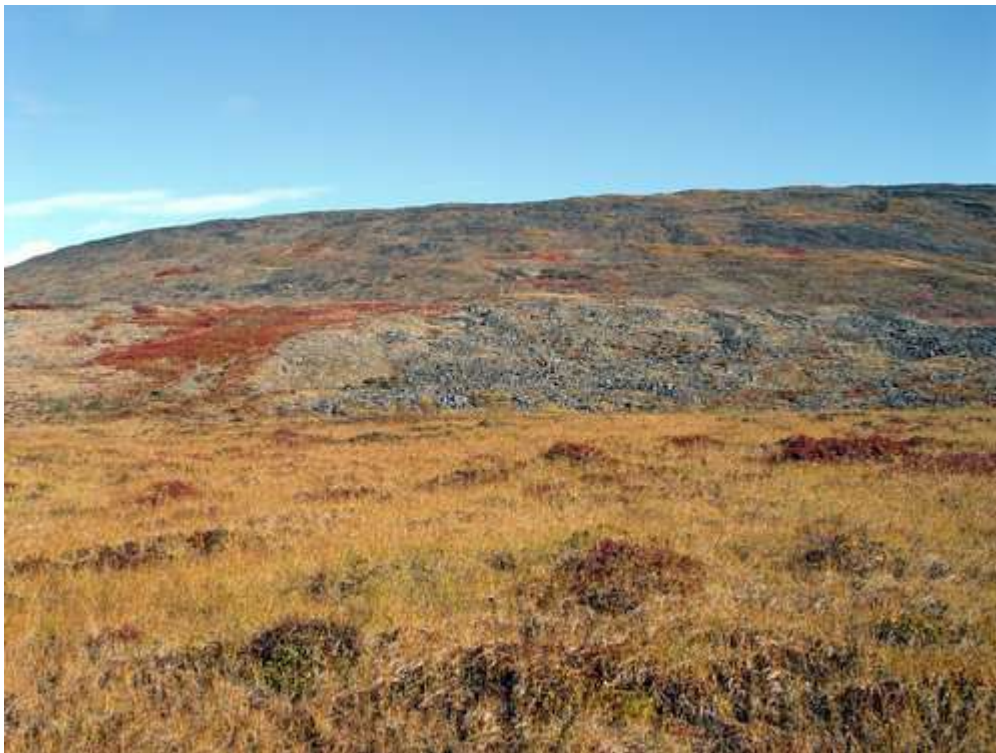
16. Небольшие депрессии в краевой части коренного берега реки или крупных стариц вне полосы засоления. Растительность в виде зарослей ольхового стланика, в которых значительное участие принимают виды разнотравья. Ценотическая структура хорошо сформирована. Увлажнение нормальное. Зимой здесь скапливается снег, но нивация не очень сильная. Почвы супесчаные, интенсивно гумусированные. Здесь обычны: *Alnaster fruticosus*, *Salix alaxensis*, *S. pulchra*, *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Rubus arcticus*, *Polemonium boreale*, *Aconitum delphinifolium*, *Carex stans*, *Arctagrostis latifolia*, *Artemisia tilesii*, *Gentiana glauca*, *Equisetum arvense*, *Veratrum oxysepalum*, *Polygonum tripterocarpum*, *Pyrola incarnata*, *Pentaphylloides fruticosa* и др. Высота ольхового стланика достигает 2,5 м.



Березка тощая (*Betula exilis*) - ближайший родственник карликовой березке (*Betula nana*). В тундрах Чаунской низменности этот вид приурочен к относительно сухим местообитаниям.
Фото А.А. Галанина.

25. Верхние части шлейфов склонов сопок и конусов выноса. Осоково-кустарничково-разнотравные тундры с хорошо выработанной ценотической структурой. Увлажнение слегка избыточное. Трофность повышенная. Почвы щебнисто-суглинистые торфянистые. Здесь обычны: *Betula exilis*, *Carex lugens*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Salix pulchra*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Pedicularis lapponica*, *P. labradorica*, *P. oederi*, *Senecio atripurpureus*, *S. frigidus*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa alpigena*, *Claytonia acutifolia*, *Nardosmia frigida* и др.

30. Обширные нагорные террасы, занятые разнотравно-кустарничковыми моховыми сырыми тундрами. Почвы суглинистые щебнистые оторфованные. Режим увлажнения очень непостоянный, в течение вегетационного периода увлажнение может быть избыточным, нормальным и недостаточным в зависимости от глубины протаивания почвы. Часто встречаются: *Empetrum nigrum*, *Dryas punctata*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Salix pulchra*, *Ledum decumbens*, *Diapensia obovata*, *Carex lugens*, *Hierochloa alpina*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix phlebophylla*, *Anemone sibirica*, *Poa alpigena*, *Luzula nivalis*, *Veratrum oxysepalum* и др.



На этом фото на переднем плане бугорковатая осоково-мохово-кустарничковая тундра, а на заднем - щебнистые и каменистые кустарничковые тундры. Осень здесь наступает в середине августа.
Фото А.А. Галанина.

Граф флористической структуры растительного покрова района окрестностей Усть-Чаунского биологического стационара показывает, что выявленная структура, также, как и в районе Раучуа, иерархична и наряду с типами местообитаний здесь тоже можно выделить классы и подклассы местообитаний. Подклассы местообитаний легко выделяются в пределах класса, это 24, 25, 30; 7, 19, 21; 8, 20; 9 и 16. Однако, в отличие от района Раучуа, в окрестностях стационара имеется класс местообитаний, связанных с особым экологическим режимом – засолением. Это маршевые луга и ивнячковые луговины. В самостоятельный класс выделились также озера с прибрежно-водной растительностью, широко распространенные в Чаунской низменности.

Особенностью растительности района окрестностей Чаунского стационара, в отличие от Раучуа, являются ольховники (16), занимающие во флористической структуре промежуточное положение между четырьмя классами местообитаний. По всей вероятности, это реликтовый тип растительности, который в эпоху голоценового оптимума занимал здесь доминирующее положение (Галанин, 1982). Эта гипотеза недавно была подтверждена нашей находкой в районе озера Эльгыгытгын кусков древесины и «шишек» кустарниковой ольхи в погребенном торфянике. Радиоуглеродная датировка образцов показала, что даже на высоте около 500 м над уровнем моря в истоках р. Чаун, где сегодня ольховник отсутствует, примерно 9,3 тыс. лет назад встречались его заросли на шлейфах склонов сопок и в долинах рек.

Также, как и на Раучуа, в районе стационара четко выделились классы пойменных местообитаний с аллювиальным экологическим режимом, местообитаний равнинных тундр с несколькими подклассами по градиенту увлажнения и обширный класс местообитаний сухих горных пятнистых разнотравно-кустарничковых тундр. Если тип экологического режима последнего класса можно в целом охарактеризовать как колювиальный, то тип экологического режима в классе местообитаний равнин в основном определяется преобладанием делювиальных процессов. Пролувиальный режим также четко отражается в характере растительности покрова.

Таким образом, с помощью графов флористического сходства типов местообитаний внутри ландшафтного района удастся выявить основные экологические градиенты растительного покрова. В Чаунской низменности изменение растительного покрова на ландшафтно-экологическом уровне организации связано с изменением интенсивности и характера увлажнения, степени засоленности, уровня трофности, нивальности.

На графах Б – Е изображены эколого-ценотические ареалы ряда стенопопных видов флоры района Чаунского стационара, на Ж – Л представлены ареалы гемистенопопных и гемизвритопопных видов, на М – Х эколого-ценотические ареалы основных эвритопопных видов, составляющих основу растительного покрова. Пояснения даны в подписях к рисункам. Здесь же следует отметить, что это весьма удачный прием наглядного изображения эколого-ценотических амплитуд видов в пределах района конкретной флоры. Этот метод позволяет более объективно оценивать и анализировать особенности внутриландшафтного поведения видов.

Воспроизводится по тексту: Галанин А.В. Флора и ландшафтно-экологическая структура растительного покрова. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 272 с. Компьютерный набор Комова Т.А.

Введение || Биосфера || Механизмы биоразнообразия || Растительный покров || Растительный покров и ландшафт || Элементарные фитогеохоры и экологическая структура ландшафта || Флористическая структура РП ландшафтных районов Калининградской области || РП хребта Куркуре || РП Чаунского стационара || Анализ графов флористической структуры || Сопряженный анализ структуры конкретных флор || Заключение || Литература