

АКАДЕМИЯ НАУК СССР



**Южные
тундры
Таймыра**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ
„БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ, ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ
РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА”

Ботанический институт им. В. Л. Комарова

Южные тундры Таймыра

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ



Ответственные редакторы
Ю. И. Чернов. Н. В. Матвеева



Ленинград
Издательство „Наука”
Ленинградское отделение
1986

Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986. — 208 с.

В сборнике приведены сведения об особенностях таксономического и экологического состава цветковых растений, листостебельных и печеночных мхов, почвенных водорослей и беспозвоночных животных. Охарактеризована структура растительного покрова, приведена классификация сообществ; рассмотрены особенности состава жизненных форм сосудистых растений и сезонной динамики сообществ. Охарактеризованы состав и структура сообществ почвенных микроорганизмов. Приведены данные микроклиматических наблюдений, прослежена динамика оттаивания мерзлоты; изучены некоторые химические свойства южнотундровых почв. Высказаны соображения о месте южных тундр в системе ландшафтно-зонального подразделения. Сборник представляет собой продолжение публикаций коллектива авторов, проводящих многолетние исследования сообществ Таймыра.

Книга рассчитана на ботаников, зоологов, микробиологов, экологов.

Рецензенты:

В. Д. АЛЕКСАНДРОВА, Б. Р. СТРИГАНОВА

Секретарь Л. Л. ЗАНОХА

ЮЖНЫЕ ТУНДРЫ ТАЙМЫРА

Сборник научных трудов

Утверждено к печати

Научным советом по проблеме „Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира“ и Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова Академии наук СССР

Редактор издательства Т. С. Сысоева

Художник А. И. Слепушкин

Технический редактор И. М. Кашеварова

Корректоры Н. Г. Каценко, Н. П. Кизим и Э. Н. Липпа

ИБ № 21506

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающем автомате. Подписано к печати 06.06.86. М-25634. Формат 70 X 108 ¹/₁₆. Бумага офсетная № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 18.20. Усл. кр.-отт. 18.37. Уч.-изд. л. 23.24. Тираж 650. Тип. зак. № 644. Цена 3 р. 60 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство „Наука“. Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства „Наука“.
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

ПРЕДИСЛОВИЕ

С 1965 г. на Таймыре проводятся комплексные биогеоэкологические исследования, возглавляемые Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР. Начатые на стационаре „Тарей” (подзона типичных тундр) под руководством профессора Б. А. Тихомирова в рамках Международной биологической программы, они были затем продолжены в ряде других районов Таймыра. Пункты проведения полустационарных исследований выбирались таким образом, чтобы получился широтно-зональный профиль. Только на Таймыре имеется достаточно обширная неостровная территория, на которой развиты все три подзоны тундр — арктических, типичных, южных, а также представлены и полярные пустыни (на мысе Челюскин). В связи с этим исследования на Таймыре следует считать ключевыми в разработке проблемы широтно-зональной типологии, районирования сообществ Арктики.

Результаты исследований в северных районах Таймыра (в подзонах типичных и арктических тундр, в зоне полярных пустынь) были опубликованы ранее в соответствующих сборниках.¹

В настоящем сборнике отражены работы, проводившиеся в подзоне южных тундр, и, таким образом, он завершает публикацию данных по широтному профилю на Таймыре. Исследования велись с 1975—1977 гг. в окрестностях пос. Кресты на правом берегу р. Пясины в месте впадения ее притока р. Дудыпты. В состав отряда входили ботаники, микробиологи, зоологи. Как и во всех предыдущих пунктах, основными принципами работ были следующие: 1) как можно более полный охват компонентов сообществ (микроорганизмы, растительность, животный мир); 2) выбор наиболее типичных вариантов сообществ, отражающих характерные особенности строения всего ландшафтного профиля района с учетом его зонального положения; 3) особенно большое внимание к собственно зональным плакорным типам сообществ; 4) стремление к максимальной увязке всех основных разделов работ (ботанических, зоологических, микробиологических).

Конечная цель этих работ — выявление главных особенностей флористических и фаунистических композиций, структуры сообществ с максимальным отражением их зональной специфики. Основой для этого служат данные о видовом составе всех групп организмов, принимающих участие в функционировании экологических систем. В связи с этим участники экспедиции уделяли особое внимание полноте выявления видового состава различных таксонов. В сборнике приведены полные аннотированные списки цветковых растений, листостебельных и печеночных мхов, почвенных водорослей — групп растений, составляющих основные компоненты сообществ. В окрестностях пос. Кресты была изучена и лишенофлора, но эти материалы уже опубликованы ранее² и поэтому в сборник не включены. Обработка материалов по ряду групп еще не закончена, что в особенности относится к животным. По мере обработки они будут публиковаться в последующих изданиях.

¹ Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971. 239 с. Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып. 2. Л.: Наука, 1973. 207 с. Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. 303 с. Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980. 255 с. Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. 206 с.

² Пийн Т. Х. Флора и распространение напочвенных лишайников южных тундр Таймыра. — В кн.: Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984, с. 134—172.

Приводимые в сборнике материалы демонстрируют весьма существенную специфику южных тундр, их резкие отличия от других подзон. Южные тундры по существу представляют собой экотон между собственно тундровыми травяно-моховыми и лесными сообществами. По многим характеристикам среды и структуры сообществ они примыкают к внеарктическим внетундровым биомам бореального пояса. Кроме того, в южной полосе тундровой зоны гораздо сильнее проявляются региональные, секторные различия. Это обуславливает чрезвычайную пестроту, конгломератность растительного и животного мира и тем самым создает существенные сложности при типологии, анализе структуры и оценке функциональной роли компонентов сообществ. По сравнению с типичными и арктическими тундрами, а тем более полярными пустынями здесь многократно возрастают трудности достаточно полной инвентаризации систематического состава разных групп организмов, выявления общих принципиальных особенностей организации сообществ. Иными словами, исследования в южной тундре требуют больших затрат труда и времени, участия большего количества специалистов. В связи с этим полнота и надежность сведений по тем или иным компонентам в данном случае может быть существенно меньшей, чем в аналогичных ситуациях в типичных или арктических тундрах. Эти обстоятельства необходимо учитывать при использовании публикуемых в настоящем сборнике материалов, при их интерпретации и сравнении с данными по другим регионам и подзонам.

Следует подчеркнуть, что южные тундры, занимающие краевое и пограничное положение в системе субарктических биомов, имеют ключевое значение при выявлении принципиальных сторон организации заполярных сообществ, при разработке принципов использования их компонентов и природоохранных мероприятий. Всестороннее и детальное изучение органического мира этой полосы следует признать особенно актуальным в аспекте общих задач теоретического и прикладного тундроведения. Авторы сборника надеются, что приводимые здесь материалы будут способствовать развитию этих исследований.

Ю. И. Чернов

Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЮЖНЫХ ТУНДР НА ЗАПАДНОМ ТАЙМЫРЕ

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

ВВЕДЕНИЕ

С 1965 г. на Таймыре проводятся ботанические исследования, возглавляемые Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР. Геоботанические работы рассматриваются как часть комплексной программы изучения структуры сообществ в ландшафтно-зональном аспекте. В 1975–1977 гг. авторы работали в подзоне южных тундр Таймыра в окрестностях пос. Кресты на правом берегу р. Пясины в районе устья р. Дудыпты. Растительность описана на территории площадью примерно 5 X 5 км на правом берегу р. Пясины, на левом берегу сделано 2 маршрута. Наиболее подробно изучен растительный покров 5 стационарных участков, 3 из которых являются вариантами зональных сообществ (осоково-кустарничково-ерниково-моховая мелкобугорковая и ерnikово-осоково-моховая пятнистая тундры, кустарничково-кустарниково-моховой ольшаник) и 2 — интразональных (злаково-разнотравный луг на южном склоне берега р. Пясины и осоково-моховая мочажина на плоскобугристом болоте).¹

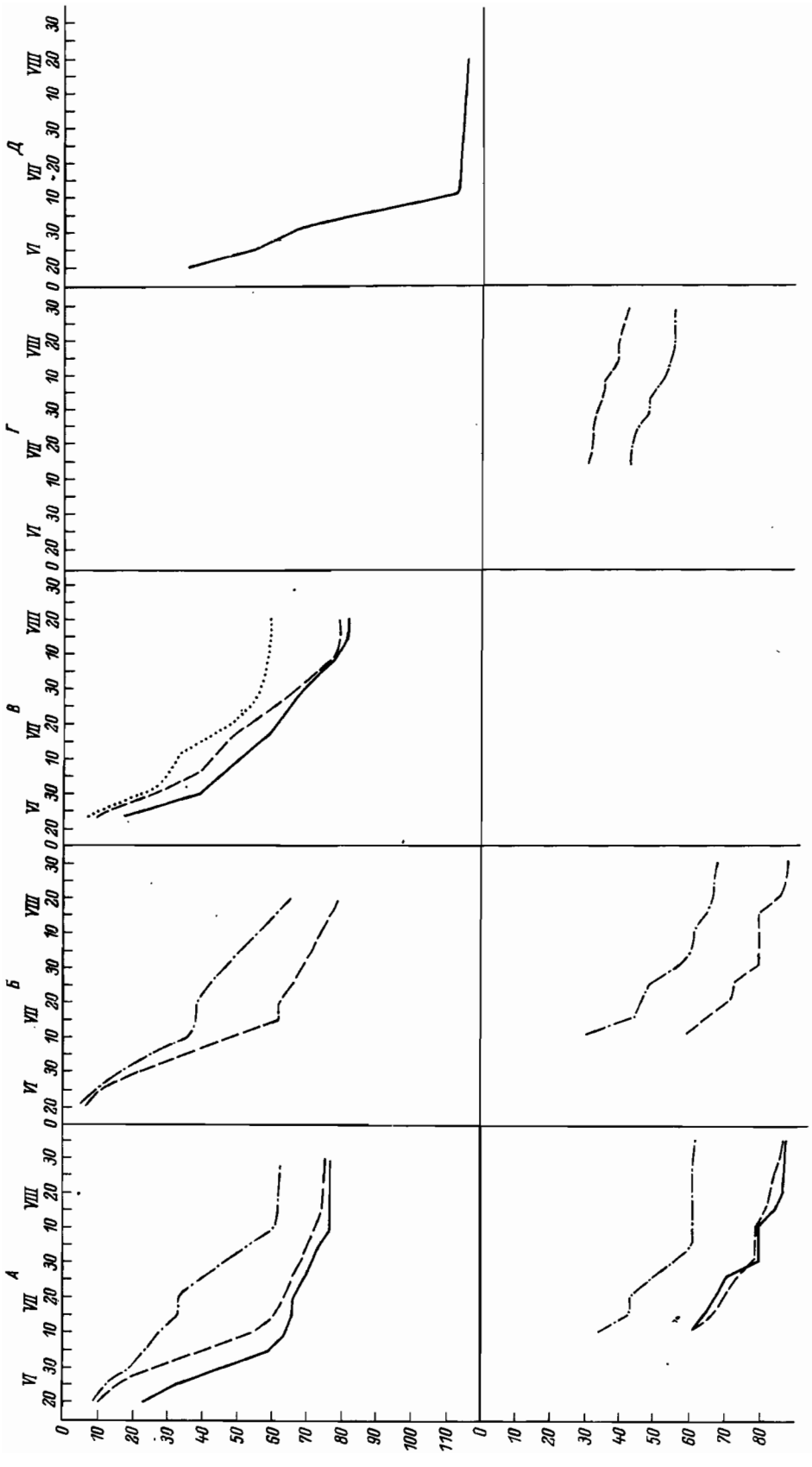
Район окрестностей пос. Кресты обычно относят к подзоне южных, или кустарниковых, тундр (Городков, 1935; Виноградова, 1937; Самбук, 1937; Чернов, Матвеева, 1979), но и в тех случаях, когда авторы используют иную терминологию (Лесков, 1947; Александрова, 1971, 1977), все равно это самая южная из подзон тундровой зоны. Из многочисленных признаков, характеризующих данную подзону, важнейший — наличие на плакорах сообществ с господством в верхнем ярусе кустарников. Основные доминантные виды кустарников на западном Таймыре — *Alnaster fruticosus*, *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. reptans*, *S. pulchra*, *S. myrtilloides* — входят в состав как зональных, так и интразональных сообществ. Участие кустарников обеспечивает формирование наиболее сложной для сообществ тундровой зоны вертикальной структуры. Другой важный признак — большая роль в покрове гипоарктических видов, которые входят в состав важнейших доминантов (Чернов, Матвеева, 1979) и определяют своеобразие, специфику, „лицо” растительного покрова исследуемого района. Роль высокоарктических видов (эварктов) невелика (Чернов, Матвеева, 1979).

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ

Климат

В годовом цикле температур преобладают отрицательные, среднегодовая температура —12,3 °С. Вегетационный период длится 3,5 мес. Положительные среднесуточные температуры воздуха наблюдаются с первых чисел июня до середины сентября. Средне-

¹ На этих участках в течение 3 полевых сезонов проводились комплексные биогеоценологические исследования, результаты которых излагаются в ряде статей настоящего сборника.



— 1 — 2 — 3 4

месячная температура июля (самого теплого месяца) 11,4, января $-30,6^{\circ}\text{C}$. Снежный покров устанавливается в 3-й декаде сентября, сходит в 1-й декаде июня. Глубина снежного покрова на открытых плоских поверхностях около 40 см. В распадках и глубоких ложбинах мощность снежных забоев превышает 3 м, но снежники стаивают каждый год. Годовая сумма осадков 344 мм, относительная влажность воздуха 72–86% (среднегодовая — 80%). Среднемесячная скорость ветра варьирует в пределах 5,3–8,6 м/с (среднегодовая 6,9 м/с).

Микроклиматические наблюдения, проведенные на стационарных участках,² показали, что в наиболее благоприятных термических условиях находятся луговые сообщества на южных склонах; различий в температурном режиме в почве трех зональных сообществ нет; в течение вегетационного сезона почва прогревается до $5-15^{\circ}\text{C}$; температура поверхности почвы или моховой дернины в наибольшей степени зависит от среднесуточной температуры воздуха и может быть одинаковой в начале или конце вегетационного периода при одном и том же типе погоды и резко различаться при смене погоды даже в течение суток, но уже на глубине 5 см, а тем более глубже, температура почвы более стабильна.

Мерзлота

Район исследований находится в зоне сплошного распространения вечной мерзлоты. Глубина ее сезонного оттаивания колеблется от 80 см на плакорах до 120 см на склонах южной экспозиции. Как видно из рис. 1, максимальная глубина оттаивания мерзлоты в зональных сообществах несколько меняется по годам: так, в 1976 г. она была равна 80, в 1977 г. — 88 см, но при этом в один и тот же год она одинакова во всех трех сообществах. Наибольшая глубина оттаивания наблюдалась на южном склоне на злаково-разнотравном лугу (120 см), наименьшая — на плоскобугристом болоте (55 см в мочажине, 42 см на торфяном бугре).

Протаивание начинается в начале июня, к началу августа оттаивает 80–90% всего профиля. В пятнистой тундре почва оттаивает быстрее всего под пятнами голого грунта и валиками и медленнее в ложбинках. В ольшанике под кустами ольховника уровень мерзлоты опускается с той же скоростью, что и на открытом месте. К концу сезона, когда уровень мерзлоты находится на максимальной глубине, поверхность мерзлого грунта выравнивается (видимые на графиках различия в глубине под разными элементами нанорельефа обусловлены разницей в их высоте относительно друг друга, а не волнистой поверхностью мерзлоты).

Рельеф

Для правобережья р. Пясины в районе впадения в нее р. Дудьшты характерен холмисто-увалистый рельеф, представленный пологими увалами, невысокими округлыми холмами и заболоченными межувальными депрессиями с болотами и термокарстовыми озерами. Территория прорезана немногочисленными распадками (короткими долинами с крутыми склонами, боковыми отрогами, оползнями), ручьями и маленькими речками со слабо выраженными долинами. Берег р. Пясины достаточно крутой и высокий (6–10 м), обращен на запад, но поскольку он изрезан многочисленными ложбинами, ориентация склонов различная. Ширина ежегодно заливаемой поймы реки с песчаным и галечниковым аллювием 30–50 м. На правом берегу в радиусе 5 км имеется только

Рис. 1. Динамика оттаивания мерзлоты в различных сообществах. Вверху 1976 г., внизу 1977 г.

А — пятнистая тундра, Б — мелкобугорковая тундра, В — ольшаник, Г — плоскобугристое болото, Д — злаково-разнотравный луг. 1 — пятно, 2 — валик (бугорок, торфяной бугор болота), 3 — ложбинка (мочажина болота), 4 — под кустом *Abnaster fruticosus*.

² Их результаты подробно изложены в статье Л. Л. Заноха (см. наст. сб.).

один выход коренных пород (алевролитов), на левом берегу на расстоянии 3—4 км от русла реки расположена гряда выходов алевролитов. В целом рельеф вполне типичен для равнинных территорий Таймыра.

Характеристика почв стационарных участков приводится в статье М. В. Чугуновой (см. наст. сб.).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Горизонтальное строение

Пестрота растительного покрова подзоны южных тундр проявляется как в мозаичности, так и в комплексности. На водораздельных увалах преобладают участки с мощным (5—10 см) сплошным моховым покровом. Мозаичность моховой дернины определяется прежде всего особенностями роста мхов, которые образуют грегации и агрегации (Петровский, 1960) небольших размеров, чередующиеся друг с другом. Моховой покров в зональных сообществах складывается 3—4 видами; чаще всего это различные комбинации *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum spadicum*, *D. fuscescens* var. *congestum*, *D. elongatum*, *Polytrichum strictum*, *Ptilidium ciliare*. Неравномерному распределению мхов и цветковых растений способствует также нанорельеф: к бугоркам чаще тяготеют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Dryas punctata*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, к ложбинкам обычно приурочены *Tomenthypnum nitens*, *Dicranum* spp., *Ptilidium ciliare*, *Betula nana*, *Salix pulchra*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*.

Достаточно широко представлены на водоразделах и пятнистые тундры. Пятна в большинстве случаев вторичны по отношению к растительной дернине, т. е. образовались в результате нарушения некогда сплошного покрова. Их размеры в зональных сообществах колеблются в поперечнике от 0,8 до 3 м (на склонах до 8 м). Несмотря на большие размеры пятен, они занимают обычно не больше 20—30% всей площади, а число их на 100 м² не превышает 20, что значительно меньше, чем в подзоне тундр и тем более арктических тундр (Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1979б). На пятнах интенсивно идет восстановление растительного покрова и поэтому на долю голого грунта здесь приходится не более 20—30%.

Пятнистые тундры по сравнению с мелкобугорковыми, в которых покров сплошной, занимают более дренированные и менее укрытые снегом зимой участки водораздельных увалов и пологих холмов. Между ними имеются переходные типы сообществ, в которых пятна менее регулярные и в основном заросшие. Отдельные пятна голого грунта есть даже на болотах, что указывает на высокую интенсивность криогенных процессов. Сплошной гомогенный растительный покров формируется в различных заболоченных местообитаниях, на отменях рек, а также на склонах южной экспозиции; куртинный тип распределения растений характерен только для редких в данном районе щебнистых выходов коренных пород.

Криогенные процессы приводят к образованию различных форм не только нано-, но и микрорельефа, что в свою очередь служит причиной сильной дифференциации растительного покрова и существования различного рода комплексов, или микрокомбинаций (Исаченко, 1969). Наиболее характерный тип комплекса — плоскобугристые болота, в которых плоские торфяные бугры округлой формы диаметром 10—20 и высотой 0,5—0,8 м разбросаны на значительном расстоянии друг от друга среди обводненной топи низинного болота. Другой широко представленный в исследуемом районе тип болотного комплекса — бугристо-ложбинный, когда выпуклые торфяные бугры неправильной формы и разного размера с кустарничково- или кустарничково-моховой растительностью чередуются с узкими обводненными ложбинами с осоковой, пушицевой или осоково-моховой растительностью. Не менее характерен комплекс длинных, извилистых, почти не выраженных в рельефе, но отличающихся по растительности пушицево-моховых мочажин на фоне осоково-кустарничково-ерниково-моховых тундр на водораздельных увалах. На склонах распадков хорошо выражены микропоясные ряды и их совокупности.

Вертикальное строение

Кустарниковые сообщества имеют наиболее полный вертикальный профиль по сравнению со всеми остальными сообществами. На плакорах господствует *Betula nana*. Средняя высота яруса, образуемого этим видом в зональных сообществах (а также на торфяных буграх в плоскобугристых болотах), 0,3–0,5 м. Вместе с березкой этот ярус часто слагают *Salix reptans*, *S. pulchra*. Максимальную высоту (0,8 м) березка имеет в верховьях распадков. Самый высокий из кустарников — ольховник *Alnaster fruticosa* (1–2 м) — образует довольно сомкнутые заросли на водораздельных увалах, но встречаются они спорадически. Второй по высоте кустарник *Salix lanata* на плакорах растет в виде единичных невысоких (0,5–0,8 м) кустов, но образует густые заросли высотой 1,5–2,0 м в долинах рек и ручьев, а также в нижних частях склонов водоразделов.

Кустарнички *Dryas punctata*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *V. uliginosum* ssp. *microphyllum* обильны на плакорах, а *Cassiope tetragona*, *Ledum decumbens*, *Empetrum sub-holarcticum*, *Salix polaris* более характерны для интразональных биотопов. Высота кустарничкового яруса 5–20 см.

Травяной ярус высотой 10–20 см слагается в основном *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*.

Почти повсеместно, за исключением сухих и бесснежных местообитаний, развит мощный, большей частью сплошной моховой покров мощностью 5–10, в болотах 5–6 см. Видов лишайников много, но их обилие невелико.

Таким образом, выделяются следующие наземные ярусы: кустарниковый (0,4–2,0 м), кустарничково-травяной (5–20 см) и лишайниково-моховой (5–10 см).

Роль разных групп видов в растительном покрове

Видовой состав зональных сообществ богат: в конкретном сообществе насчитывается от 100 до 150 видов. Разные группы растений по числу видов представлены примерно одинаково: цветковые — 35–60 видами, лишайники — 30–55, мхи — 20–40, но цено-тическое значение последних несомненно выше. Моховая дернина является субстратом для лишайников и подземных органов цветковых. Проективное покрытие цветковых растений около 50%, лишайников — не более 5%.

Наиболее разнообразен состав цветковых на южных склонах берега р. Пясины, а также в ивняках по долинам рек. Лишайники обильнее всего на малоснежных дренированных местообитаниях, а также в местах долгого лежания снега. Меньше всего видов всех групп растений в болотах и переувлажненных биотопах: там полностью исчезают лишайники, число видов цветковых растений сокращается до 10–15, обедняется и состав мхов.

ЗОНАЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Зональные варианты сообществ развиты на плакорах на сутлинистых, умеренно влажных почвах при не слишком мощном снежном покрове. Как и вообще в тундровой зоне, совершенно плоские участки водоразделов встречаются редко: всегда имеется хотя бы незначительный уклон, что препятствует заболачиванию, интенсивно идущему на плоских поверхностях. Такие местообитания в исследуемом районе имеются на невысоких водораздельных увалах и плоских округлых холмах в их верхних и средних частях. Эти элементы рельефа в междуречье рек Пясины и Дудыпты занимают примерно половину площади. Они немного различаются по механическому составу почвы, влажности, снежному покрову, поэтому зональные сообщества представлены несколькими вариантами.

Один из самых характерных элементов ландшафта — невысокие, с очень пологими (2–3°) склонами увалы, вытянутые вдоль реки в направлении с севера на юг, протяженностью 2–3 км, шириной около 1 км. Обычно они плавно переходят в депрессии с болотами. Такие увалы заняты осоково-кустарничково-ерниково-моховыми сообществами. Ниже приводится описание конкретного сообщества (стационарного участка) этого типа, в котором в течение 3 лет проводились комплексные биогеоценологические исследования.

Осоково-кустарничково-ерниково-моховая мелкобугорковая тундра (*Dicranum fuscescens* var. *congestum* + *Ptilidium ciliare* + *Aulacomnium turgidum* – *Betula nana* – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* acc.).

Участок расположен на пологом (2–3°) склоне западной экспозиции большого увала (1,5 × 3 км), поднимающегося от I надпойменной террасы в 2 км от реки. Хорошо развит нанорельеф в виде бугорков диаметром 30–50 см, высотой 10–15 см и ложбинок шириной 30–40 см, образующих сеть; оба элемента занимают примерно равные площади. Конфигурация бугорков и ложбинок сложная, четкого закономерного рисунка не образуется.

В сообществе отмечено 103 вида, из них 35 цветковых, 33 листостебельных и 10 печеночных мхов и 25 лишайников (табл. 1). Покрытие почвы сплошное. В моховом покрове содоминируют *Ptilidium ciliare* (30%), *Dicranum fuscescens* var. *congestum* (15%), *D. elongatum* (20%), *Aulacomnium turgidum* (15%), *Tomenthypnum nitens* (10%). Мхи не образуют чистых синузий, а почти всегда растут в смеси примерно в равном обилии. Доминанты надмоховых ярусов – *Betula nana* (20%), *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (15%), *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* (30%). Кроме них, довольно обильны также кустарники *Salix pulchra* (5%), *S. reptans* (5%), кустарнички *Cassiope tetragona* (5%), *Dryas punctata* (2%), *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* (5%) и хвощ *Equisetum arvense* ssp. *boreale* (10%). Все остальные виды цветковых встречаются единично. Лишайников мало, общее покрытие 2–3%, чаще других встречаются *Cladina rangiferina*, *Cladonia gracilis*, *C. amaurocraea*, *Cladina arbuscula* ssp. *beringiana*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica* s. l.

Горизонтальное расчленение растительного покрова связано с наличием нанорельефа (рис. 2, 3). На бугорках выше обилие кустарничков и лишайников, в ложбинках – осоки, хвоща, мхов. Распределение кустарников меньше связано с нанорельефом, укореняются они чаще в ложбинках у подножия бугорков, но их побеги могут располагаться над обоими элементами. Четких границ между микрогруппировками бугорков и ложбинок нет. Нельзя также сказать, что каждому из элементов соответствует одна микрогруппировка. Мы отметили несколько наиболее часто повторяющихся сочетаний: 1) *Ptilidium ciliare* + *Dicranum fuscescens* var. *congestum* – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Ledum decumbens*; 2) *Ptilidium ciliare* – *Salix pulchra* – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*; 3) *Aulacomnium turgidum* + *Dicranum fuscescens* var. *congestum* – *Betula nana* – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*; 4) *Tomenthypnum nitens* + *Aulacomnium turgidum* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*; 5) *Ptilidium ciliare* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* + *Equisetum arvense* ssp. *boreale*; 6) *Ptilidium ciliare* + *Dicranum elongatum* – *Cladina arbuscula* ssp. *beringiana* + *Cladina rangiferina* – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* + *Cassiope tetragona*; 7) *Ptilidium ciliare* + *Aulacomnium turgidum* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* – *Dryas punctata*; 8) *Dicranum elongatum* + *Sphenobolus minutus* + *Tritomaria quinqueidentata*. Часть из них приурочена или к бугоркам (6, 7, 8) или к ложбинкам (4, 5). Остальные встречаются на обоих элементах. Отличия между микрогруппировками не столько качественные (по составу они сходны), сколько количественные (меняется обилие одних и тех же видов). Площади, занимаемые особями цветковых растений, особенно кустарниками, превышают размеры элементов нанорельефа и приуроченных к ним микрогруппировок растительности.

В сообществе хорошо выражена ярусность. Кустарниковый ярус высотой 30–40 см, сомкнутостью 30%, слагаемый *Betula nana*, *Salix reptans* и *S. pulchra*, равномерно представлен во всех микрогруппировках. Средний – кустарничково-травяной, высотой 5–15 см, сомкнутостью 40–50%, слагается *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Cassiope tetragona*, *Dryas punctata* и также представлен на всех элементах нанорельефа, но несколько неравномерно: на бугорках кустарничков больше, чем в ложбинках. Моховой покров сплошь покрывает почву, его толщина возрастает от 5 см в ложбинках до 7–10 см на бугорках, толщина отдельных „кочек“ *Dicranum elongatum* и *Sphenobolus minutus* может достигать 15 см.

Описанное сообщество является довольно типичным представителем осоково-кустарничково-ерниково-моховой ассоциации, характерной для плакоров. Состав сообществ этой ассоциации несколько варьирует. Так, например, в конкретных сообществах, относимых к данной ассоциации, встречается от 24 до 38 видов цветковых растений, а всего для нее зарегистрировано 52 вида. Доминанты и содоминанты – *Betula nana*, *Salix reptans*, *S. pulchra*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Ledum decumbens*, *Cassiope tetragona*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* – имеют константность 100%. Их покрытие варьирует в пределах 5, реже 10%. Два вида могут отсутствовать в одних сообществах данного типа и иметь значимое покрытие (более 1%) в других – *Dryas punctata* и *Equisetum arvense* ssp. *boreale*. Постоянны, хотя и малообильны такие виды, как *Luzula nivalis*, *Arctagrostis latifolia*, *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, *Polygonum viviparum*, *Pyrola grandiflora*, *Pedicularis lapponica*. Константность выше 50% имеют *Juncus biglumis*, *J. castaneus*, *Carex vaginata*, *Tofieldia coccinea*, *Stellaria ciliatosepala*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifrage nelsoniana*, *S. foliolosa*, *Orthilia obtusata*, *Andromeda polifolia*, *Pedicularis sudetica*, *P. hirsuta*. Состав мхов и лишайников более стабилен.

При характеристике стационарного участка была описана неоднородность растительности, связанная с нанорельефом, когда меняется обилие одних и тех же видов и создается внутриценозная мозаичность. В некоторых сообществах бугорки образуют скопления, занимающие площадь в несколько квадратных метров. Если обычно

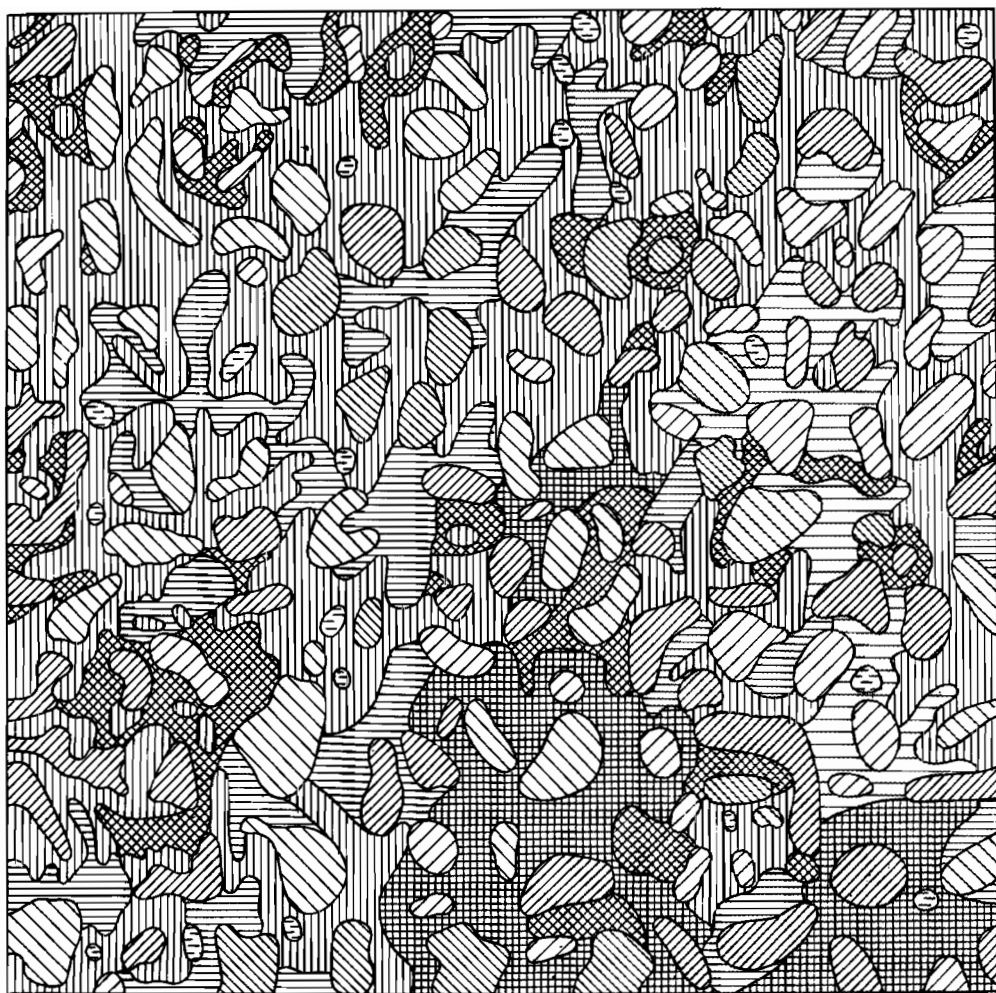
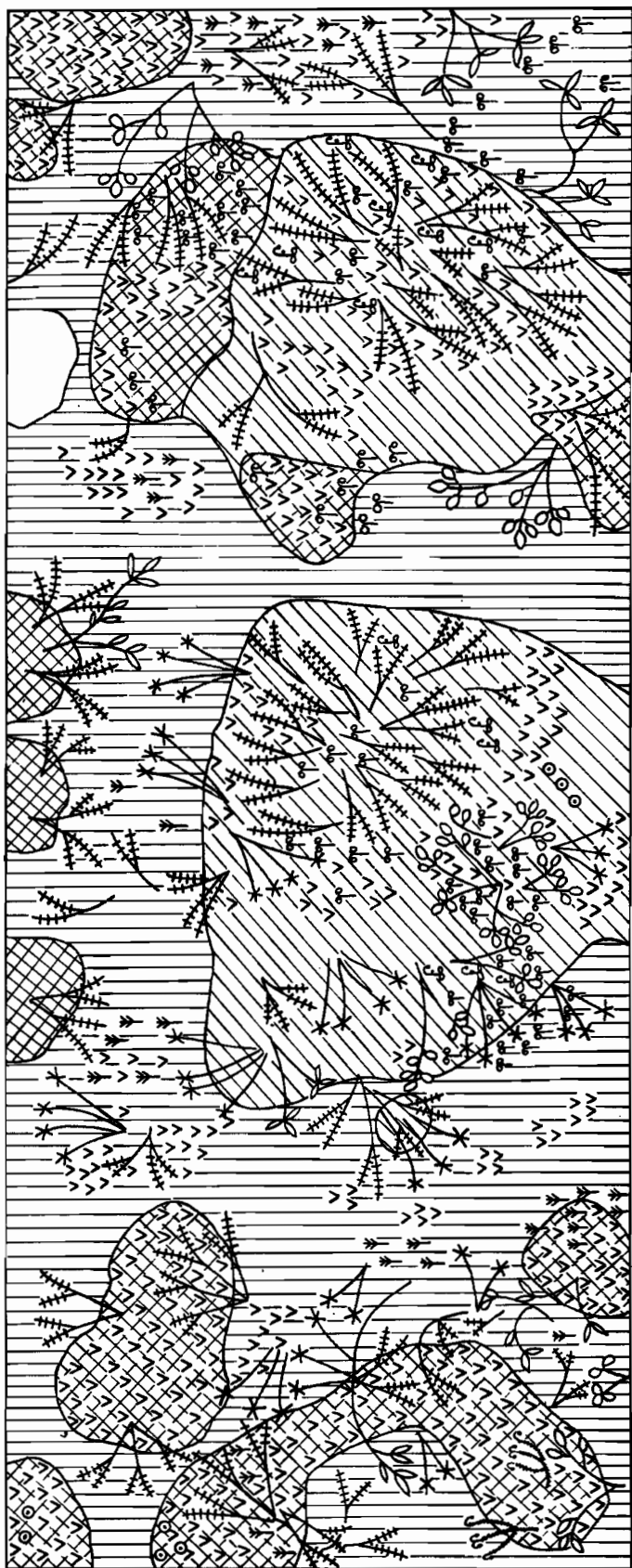
















Рис. 2. Горизонтальная структура растительности осоково-кустарничково-ерничково-моховой мелко-бугорковой тундры. Размер 10 × 10 м.

Микрогруппировки бугорков (1–5): 1 – *Ptilidium ciliare* + *Dicranum* spp. + *Aulacomnium turgidum* – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. minus + *Cassiope tetragona* + *Dryas punctata*; 2 – *Ptilidium ciliare* + *Dicranum* spp. + *Aulacomnium turgidum* – *Betula nana* + *Salix reptans*; 3 – *Ptilidium ciliare* + *Dicranum* spp. + *Aulacomnium turgidum* – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. minus + *Vaccinium uliginosum* ssp. microphyllum + *Ledum decumbens* – *Betula nana*; 4 – *Aulacomnium turgidum* + *Dicranum* spp. + *Ptilidium ciliare* – *Vaccinium uliginosum* ssp. microphyllum + *Ledum decumbens* – *Betula nana* – *Carex ensifolia* ssp. arctisibirica; 5 – *Dicranum* spp. + *Sphenolobus minutus* + *Tritomaria quinqueidentata*. Микрогруппировки ложбинок (6–10): 6 – *Tomenthyllum nitens* + *Aulacomnium turgidum* – *Carex ensifolia* ssp. arctisibirica; 7 – *Aulacomnium turgidum* + *Dicranum* spp. – *Betula nana*; 8 – *Ptilidium ciliare* + *Dicranum* spp. + *Aulacomnium turgidum* – *Vaccinium uliginosum* ssp. microphyllum + *Ledum decumbens* + *Cassiope tetragona*; 9 – *Ptilidium ciliare* + *Aulacomnium turgidum* + *Dicranum* spp. – *Carex ensifolia* ssp. arctisibirica – *Betula nana* + *Salix reptans*; 10 – *Tomenthyllum nitens* + *Ptilidium ciliare*.

бугорки имеют примерно равную площадь с ложбинками, то в таких фрагментах их доля возрастает до 70%. В растительном покрове этих фрагментов увеличивается обилие кустарничков *Dryas punctata*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. minus, *Cassiope tetragona*. Здесь мы имеем дело с начальным этапом направленного изменения в растительности, результатом которого будет вычленение этого участка в другой тип сообщества. Пока же эти изменения не столь существенны, потому подобные фрагменты при обычных геоботанических описаниях рассматриваются в составе того сообщества, в котором они образовались.



- 14 
- 13 
- 12 
- 11 
- 10 
- 9 
- 8 
- 7 
- 6 
- 5 
- 4 
- 3 
- 2 
- 1 

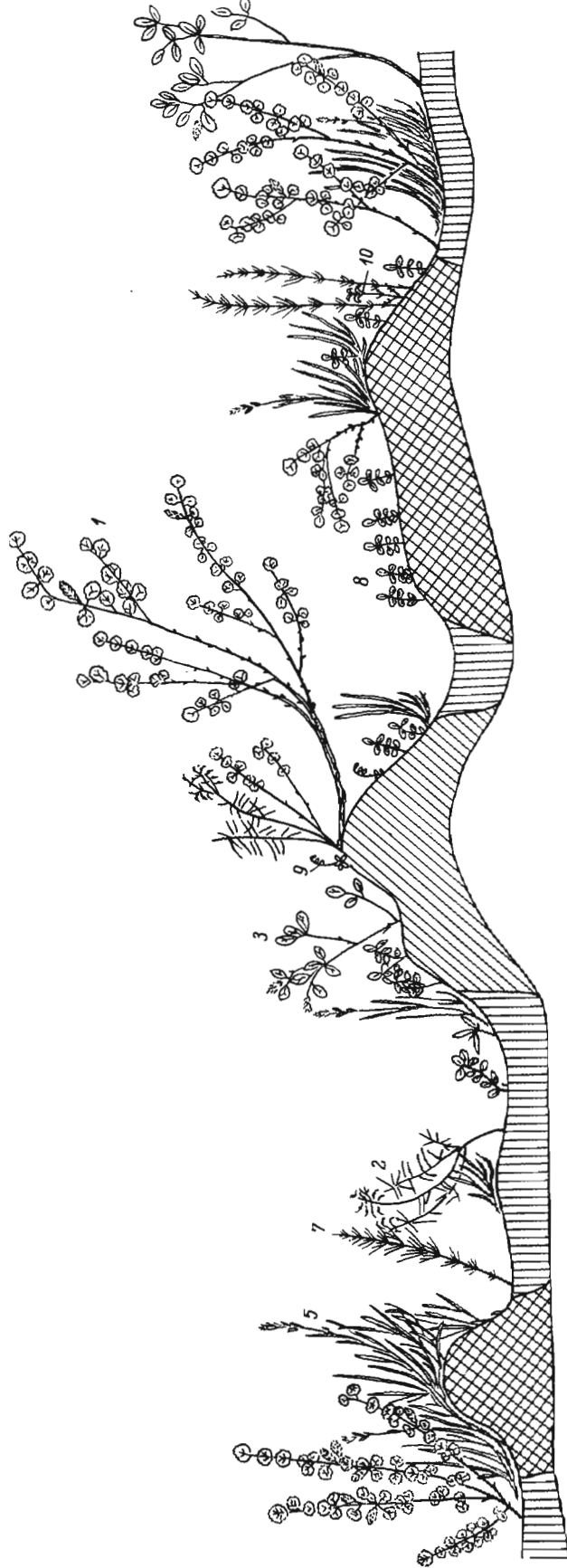


Рис. 3. Горизонтальная и вертикальная структура растительности осоково-кустарничково-ерничково-моховой мелкобугорковой тундры. Размер 2 X 5 м.

Виды: 1 — *Betula nana*, 2 — *Ledum decumbens*, 3 — *Salix reptans*, 4 — *S. pulchra*, 5 — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, 6 — *Cassiope arvensis* ssp. *boreale*, 8 — *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *maritimum*, 9 — *Orthilia obtusata*, 10 — *Pedicularis capitata*. Микротуппировки: 11 — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum*, 12 — *Dicranum* spp. + *Ptilidium ciliare*, 13 — *Tomenthypnum nitens* + *Ptilidium ciliare*; 14 — пятно голотого грунта.

Таблица 1

Видовой состав зональных растительных сообществ

Вид	Осоково-кустарничково-ерниково-моховая асс. (участок 2)	Ерниково-осоково-моховая асс. (участок 1)			Кустарничково-кустарничково-мохово-ольховниковая асс. (участок 3)			Ерниково-дриадово-моховая асс.		Ерниково-кустарничково-мохово-тушицевая асс.
		пятна грунта	валики	плоские участки	пятна грунта	моховая дернина	под кустами ольховника	пятна грунта	моховая дернина	
Деревья										
<i>Larix sibirica</i>	-	-	-	-	-	r	-	-	r	-
Кустарники										
<i>Salix reptans</i>	5	+	5	+	+	5	r	-	-	+
<i>S. myrtilloides</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. hastata</i>	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-
<i>S. pulchra</i>	5	+	5	+	-	5	-	+	+	+
<i>S. lanata</i>	+	-	r	+	-	+	-	+	-	+
<i>Betula nana</i>	20	+	10	20	+	5	+	-	10	10
<i>Alnaster fruticosa</i>	-	-	-	-	r	20	80	-	+	-
Кустарнички										
<i>Salix reticulata</i>	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. polaris</i>	-	-	r	-	-	-	-	-	-	r
<i>S. nummularia</i>	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rubus chamaemorus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Dryas punctata</i>	2	+	1	-	10	30	5	+	20	1
<i>Empetrum subholarcticum</i>	-	-	-	-	-	r	-	-	-	1
<i>Ledum decumbens</i>	1	-	-	+	+	1	+	+	1	1
<i>Cassiope tetragona</i>	5	+	2	+	-	+	-	-	+	-
<i>Andromeda polifolia</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arctous alpina</i>	-	-	+	-	+	3	5	-	+	+
<i>Vaccinium uliginosum</i> ssp. <i>microphyllum</i>	5	+	2	+	+	5	-	-	5	1
<i>V. vitis-idaea</i> ssp. <i>minus</i>	15	-	r	-	5	5	10	+	5	10
Травы										
<i>Equisetum arvense</i> ssp. <i>boreale</i>	10	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Lycopodium selago</i> ssp. <i>arcticum</i>	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hierochloë alpina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Arctagrostis latifolia</i>	+	-	r	+	+	+	-	-	+	+
<i>Calamagrostis holmii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Deschampsia borealis</i>	-	-	r	-	+	+	-	+	-	-
<i>Koeleria asiatica</i>	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Poa arctica</i>	+	r	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>P. alpigena</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>Festuca cryophila</i>	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. brachyphylla</i>	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+
<i>Eriophorum angustifolium</i>	+	-	r	-	-	-	-	-	-	+
<i>E. russeolum</i>	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. vaginatum</i>	+	-	r	-	-	-	-	-	+	-
<i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arctica-sibirica</i>	30	+	40	10	+	1	+	-	10	1
<i>C. vaginata</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. glacialis</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. fuscicula</i>	r	-	r	-	-	+	-	-	+	-
<i>C. saxatilis</i> ssp. <i>laxa</i>	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juncus biglumis</i>	r	+	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>J. triglumis</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>J. castaneus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Luzula confusa</i>	-	-	+	-	-	r	-	+	-	+
<i>L. nivalis</i>	r	+	-	-	+	+	-	-	-	+

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Осоково-кустарничково-ериково-моховая асс. (участок 2)	Ериково-осоково-моховая асс. (участок 1)			Кустарничково-кустарничково-мохово-ольховниковая асс. (участок 3)			Ериково-дриадово-моховая асс.		Ериково-кустарничково-мохово-пушицевая асс.
		пятна грунта	вадики	плоские участки	пятна грунта	моховая дернина	под кустами ольховника	пятна грунта	моховая дернина	
<i>Tofieldia coccinea</i>	r	+	+	-	+	-	-	+	-	-
<i>Rumex arcticus</i>	r	-	r	-	-	r	-	-	-	+
<i>Polygonum viviparum</i>	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+
<i>P. bistorta</i> ssp. <i>bistorta</i>	-	-	+	-	r	-	-	-	+	r
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	+	-	+	+	+	+	-	-	+	+
<i>Cerastium beeringianum</i> ssp. <i>beeringianum</i>	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>Sagina intermedia</i>	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Minuartia rubella</i>	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-
<i>M. macrocarpa</i>	-	+	+	-	+	+	-	-	r	-
<i>M. arctica</i>	-	-	r	-	+	+	-	+	+	r
<i>Silene paucifolia</i>	-	-	-	-	r	-	-	-	r	-
<i>Gastrollychnis affinis</i>	+	+	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Ranunculus lapponicus</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Parrya nudicaulis</i>	+	-	+	+	r	-	+	-	+	-
<i>Draba pilosa</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhodiola borealis</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-
<i>Saxifraga nelsoniana</i>	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>S. nivalis</i>	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. hieracifolia</i>	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-
<i>S. foliolosa</i>	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. hirculus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. cernua</i>	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-
<i>S. spinulosa</i>	-	+	-	-	r	r	+	-	+	-
<i>Potentilla stipularis</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+
<i>Epilobium davuricum</i>	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-
<i>Pyrola grandiflora</i>	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Orthilia obtusata</i>	+	-	-	r	-	+	-	-	-	r
<i>Lagotis minor</i>	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pedicularis capitata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. lapponica</i>	+	-	-	+	-	+	-	+	+	+
<i>P. labradorica</i>	r	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>P. verticillata</i>	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-
<i>P. hirsuta</i>	+	-	-	r	-	-	-	+	-	-
<i>P. dasyantha</i>	-	r	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. sudetica</i>	+	r	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pinguicula villosa</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Valeriana capitata</i>	-	-	-	+	+	+	+	-	-	+
<i>Nardosmia frigida</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>N. gmelinii</i>	-	+	+	-	+	+	-	+	-	+
Листостебельные мхи										
<i>Sphagnum aongstroemii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50
<i>S. balticum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>S. lenense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>S. nemoreum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>S. rubellum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>S. warnstorffii</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Polytrichum hyperboreum</i>	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-
<i>P. juniperinum</i>	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+
<i>P. piliferum</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>P. strictum</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ditrichum flexicaule</i>	l	-	+	-	-	+	+	-	-	+
<i>Ceratodon purpureus</i>	l	+	+	+	+	+	-	+	+	+
<i>Distichum capillaceum</i>	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>D. inclinatum</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>Racomitrium canescens</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Осоково-кустарничково-ерниково-моховая асс. (участок 2)	Ерниково-осоково-моховая асс. (участок 1)			Кустарничково-кустарничково-мохово-ольховниковая асс. (участок 3)			Ерниково-дриадово-моховая асс.		Ерниково-кустарничково-мохово-пушицевая асс.
		пятна грунта	валики	плоские участки	пятна грунта	моховая дернина	под кустами ольховника	пятна грунта	моховая дернина	
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	1	-	5	+	-	+	-	-	-	5
<i>Fissidens osmundoides</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. viridulus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anisothecium vaginale</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Oncophorus virens</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. wahlenbergii</i>	5	+	+	+	-	-	-	-	+	+
<i>Dicranum angustum</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>D. elongatum</i>	20	-	+	-	-	-	-	-	-	5
<i>D. fuscescens</i> var. <i>congestum</i>	15	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>D. groenlandicum</i>	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>D. muehlenbeckii</i>	-	-	+	+	-	-	-	+	-	+
<i>D. spadicum</i>	1	-	5	+	-	+	-	+	-	+
<i>Tortella fragilis</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostre</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Barbula reflexa</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Trichostomum crispulum</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Encalypta rhadocarpa</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Funaria hygrometrica</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Tetraplodon mnioides</i>	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Aplocladon wormskioldii</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leptobryum pyriforme</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Pohlia bulbifera</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>P. nutans</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Bryum weigelii</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. wrightii</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Cinclidium arcticum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. subrotundum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aulacomnium palustre</i> var. <i>imbricatum</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	10	-
<i>A. turgidum</i>	15	+	20	5	+	10	+	-	-	10
<i>Meesia uliginosa</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Catoscopium nigrum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myurella julacea</i>	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Abietinella abietina</i>	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-
<i>Campylopus polygamus</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Drepanocladus badius</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. intermedius</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>D. latifolius</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. revolvens</i>	1	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>D. sendtneri</i> f. <i>tenuis</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>D. vernicosus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>D. uncinatus</i>	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+
<i>Calliergon giganteum</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. richardsonii</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. sarmentosum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tomenthypnum nitens</i>	10	+	20	60	+	5	+	+	1	+
<i>Brachythecium albicans</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>B. mildeanum</i>	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-
<i>Cirriphyllum cirrosum</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Eurhynchium pulchellum</i>	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
<i>Isopterygium pulchellum</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Plagiothecium cavifolium</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. denticulatum</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. laetum</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Hypnum bambergeri</i>	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>H. cupressiforme</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Осоково-кустарничково-ериково-моховая асс. (участок 2)	Ериково-осоково-моховая асс. (участок 1)			Кустарничково-кустарничково-мохово-ольховниковая асс. (участок 3)			Ериково-дриадово-моховая асс.		Ериково-кустарничково-мохово-лушницевая асс.
		пятна грунта	валики	плоские участки	пятна грунта	моховая дернина	под кустами ольховника	пятна грунта	моховая дернина	
<i>Hypnum subimponens</i>	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-
<i>H. subplicatile</i>	+	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>Rhytidium rugosum</i>	-	-	+	+	+	5	-	-	5	-
<i>Pleurozium schreberi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i>	5	+	60	+	+	60	90	+	80	+
Печеночные мхи										
<i>Preissia quadrata</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Riccia sarocarpa</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Ricardia pinguis</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Blasia pusilla</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Prilidium ciliare</i>	30	+	1	2	+	10	-	+	+	+
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> var. <i>brevirostre</i>	-	+	+	-	+	+	-	-	+	+
<i>Anthelia juratzkana</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Barbilophozia barbata</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leucolea gilmani</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lophozia grandiretis</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. alpestris</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Orthocaulis binsteadii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>O. quadrilobus</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>O. kunzeanus</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-
<i>Sphenolobus minutus</i> s. l.	5	+	+	-	-	-	-	-	+	+
<i>S. saxicolus</i>	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	5	+	-	+	+	-	-	-	+	+
<i>T. scitula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Gymnomitrium corallioides</i>	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>Solenostoma leveri</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>S. pumilum</i> ssp. <i>polaris</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Arnellia fennica</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Plagiochilla arctica</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scapania brevicaulis</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>S. gymnostomophila</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. simmonsii</i>	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cephaloziella arctica</i>	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-
<i>C. subdentata</i> var. <i>spinigera</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. pleniceps</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Odontohisma macounii</i>	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Frullania tamarisci</i> var. <i>nisquallensis</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Лишайники										
<i>Sphaerophorus globosus</i>	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+
<i>Psoroma hypnorum</i>	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+
<i>Peltigera aphthosa</i>	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+
<i>P. lepidophora</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>P. polydactyloides</i>	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>P. rufescens</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+
<i>P. spuria</i>	-	+	-	-	+	+	-	+	-	+
<i>P. venosa</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Solorina bispora</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>S. saccata</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Nephroma arctica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>N. expallidum</i>	-	-	+	+	+	5	-	-	+	+
<i>Collema ceranicum</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Осоково-кустарничково-ерниково-моховая асс. (участок 2)	Ерниково-осоково-моховая асс. (участок 1)			Кустарничково-кустарничково-мохово-ольховниковая асс. (участок 3)			Ерниково-дриадово-моховая асс.		Ерниково-кустарничково-мохово-лушцевая асс.
		пятна грунта	валики	плоские участки	пятна грунта	моховая дернина	под кустами ольховника	пятна грунта	моховая дернина	
<i>Pannaria pezizoides</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bilimbia sphaeroides</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Lecidea epiphyaea</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. subcandida</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lopadium coralloideum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. pezizoideum</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Toninia lobulata</i>	-	60	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Lecanora epibryon</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Pachyospora verrucosa</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Asachinea chrysantha</i>	-	-	1	-	-	+	-	-	-	-
<i>Cetraria cucullata</i>	+	-	1	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. delisei</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>C. islandica</i> s. l.	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>C. laevigata</i>	+	-	+	+	-	1	-	-	-	-
<i>C. nivalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. subtubulosa</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Dactylina arctica</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+
<i>Alectoria nigricans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. ochroleuca</i>	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>Bryoria nitidula</i>	+	-	+	-	+	-	-	+	+	-
<i>Cornicularia divergens</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stereocaulon alpinum</i>	-	+	+	+	+	+	-	+	+	-
<i>S. glareosum</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Cladonia arbuscula</i> ssp. <i>beringiana</i>	+	-	1	+	+	+	-	+	+	+
<i>C. rangiferina</i>	+	-	1	+	-	+	-	-	+	+
<i>Cladonia acuminata</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>C. amaurocraea</i>	+	-	1	+	-	+	-	+	+	+
<i>C. cariosa</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>C. chlorophaea</i>	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. coccifera</i>	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. gracilis</i>	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>C. furcata</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. macroceras</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. macrophylla</i>	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. pleurota</i>	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+
<i>C. pocillum</i>	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. pyxidata</i>	+	5	+	+	+	+	-	+	-	-
<i>C. stricta</i> var. <i>stricta</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>C. symphyarpa</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. subfureata</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cuncialis</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Baeomyces placophyllus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>B. rufus</i>	-	+	-	-	10	-	-	-	-	-
<i>Thamnolia vermicularis</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
<i>Ochrolechia frigida</i>	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>O. geminipara</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. lapuensis</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Pertusaria bryontha</i>	-	-	+	-	+	+	-	+	-	-
<i>P. dactylina</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. glomerata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. panyrga</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rinodina roscida</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>R. turfacea</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3 цифры — покрытие вида, знак „+” — покрытие меньше 1%, „г” — меньше 5 экземпляров, „-” — вид отсутствует.

Кроме таких образований, в сообществах описываемого типа могут появляться включения, совсем не свойственные его структуре, а именно: пятна голого грунта и микрозападины с повышенным увлажнением. Эти включения, во-первых, нерегулярны, а, во-вторых, необязательны для каждого сообщества. Появление пятен голого грунта связано с криогенными процессами, в результате которых происходит разрыв сплошной растительной дернины. Обычно такие одиночные пятна постепенно зарастают, поэтому их существование можно рассматривать как относительно кратковременное динамическое состояние растительного покрова в данном месте. Появление микрозападин (обычно на самых плоских участках увала) связано с термокарстом, в результате которого проседает грунт, возникает застой воды и начинается процесс заболачивания. На начальных этапах изменяется соотношение мхов: увеличивается обилие *Tomenthypnum nitens*, затем появляются и начинают доминировать болотные мхи *Drepanocladus revolvens*, *Calliargon sarmentosum* и осоки *Carex stans*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, а также *Eriophorum angustifolium*. Это уже фрагменты других ассоциаций. Пока они единичны, можно говорить о формировании 2-членного тундрового термокарстового комплекса с фоновой группировкой. Подобные комплексы были описаны нами в окрестностях Тарей (Матвеева, 1978).

Кроме того, склон увала часто бывает разделен ложбинами стока с пушицево-моховой растительностью. Собственно, вреза у них на склоне еще нет, он появляется лишь у самого подножья и наиболее отчетливо выражен в бугристо-ложбинных болотных комплексах. Ложбины на склонах увалов — это извилистые „ленты“ шириной от 2 до (5) 7 м, по которым осуществляется почвенный и поверхностный сток весенних вод после таяния снега. В середине лета они относительно такие же сухие, как и окружающие их осоково-кустарничково-ерниково-моховые сообщества. Ложбины располагаются на расстоянии примерно 50–70 м друг от друга; их регулярное чередование с описанными выше сообществами создает неоднородность покрова ранга микрокомбинаций, а конкретно — комплекса. Специфика такого комплекса — его факультативность: осоково-кустарничково-ерниково-моховые тундры могут встречаться большими массивами и без пушицево-моховых полос. Последние же могут образовывать комбинации и с другими сообществами, т. е. быть членами других комплексов.

Все сказанное свидетельствует о большой степени неоднородности растительного покрова водораздельных увалов, которой при маршрутных геоботанических работах и при картировании обычно пренебрегают.

В условиях, близких к таковым в осоково-кустарничково-ерниково-моховых мелкобугорковых тундрах, но при большей дренированности и меньшей мощности снега зимой, в частности на высоких увалах и вдоль кромки высокого берега р. Пясинь, встречаются ерниково-осоково-моховые пятнистые тундры, в которых пятна голого грунта, появляющиеся в результате криогенных процессов, — постоянный элемент горизонтальной структуры. Ниже дается описание конкретного сообщества этого типа — стационарного участка.

Ерниково-осоково-моховая пятнистая тундра (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Tomenthypnum nitens* + *Aulacomnium turgidum* — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* — *Betula nana* acc.).

Участок (400 × 700 м) расположен на высокой I надпойменной террасе р. Пясинь, на правом берегу вытянут вдоль кромки берега. Выделяются 3 элемента нанорельефа: пятна голого грунта (30%), валки вокруг пятен (20%), плоские участки (50%). Пятна неправильной формы, часто вытянутые, 1–2 м в поперечнике. Вокруг пятна имеется невысокий (10 см от поверхности пятна) валик, он редко замкнут, обычно имеет форму дуги на $\frac{2}{3}$ окружности, а бывает и в виде лишь небольшого бугорка на одной стороне пятна. В отличие от пятнистых сообществ подзоны типичных тундр в окрестностях пос. Тарей (Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1978) здесь мало явных ложбинок, отделяющих валки друг от друга. Скорее можно говорить о широких плоских полосах неправильной формы, смыкающихся между собой и образующих фон, среди которого разбросаны пятна грунта. Ширина таких полос 1–2 м. Расстояние между центрами пятен 2.8 м. Число пятен на 100 м² в среднем равно 17.

Данное сообщество слагают 166 видов, из них 61 вид цветковых растений, 52 мхов (42 листо-стебельных и 10 печеночных) и 53 лишайников (см. табл. 1). Доминируют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Betula nana*; заметные обилие и встречаемость имеют также *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*.

Соответственно трем элементам нанорельефа выделяются микрогруппировки растительности (рис. 4, 5). Наиболее специфична растительность на пятнах. Растительность на пятнах представляет сукцессионную серию от почти голого грунта до сомкнутого покрова. В рассматриваемом

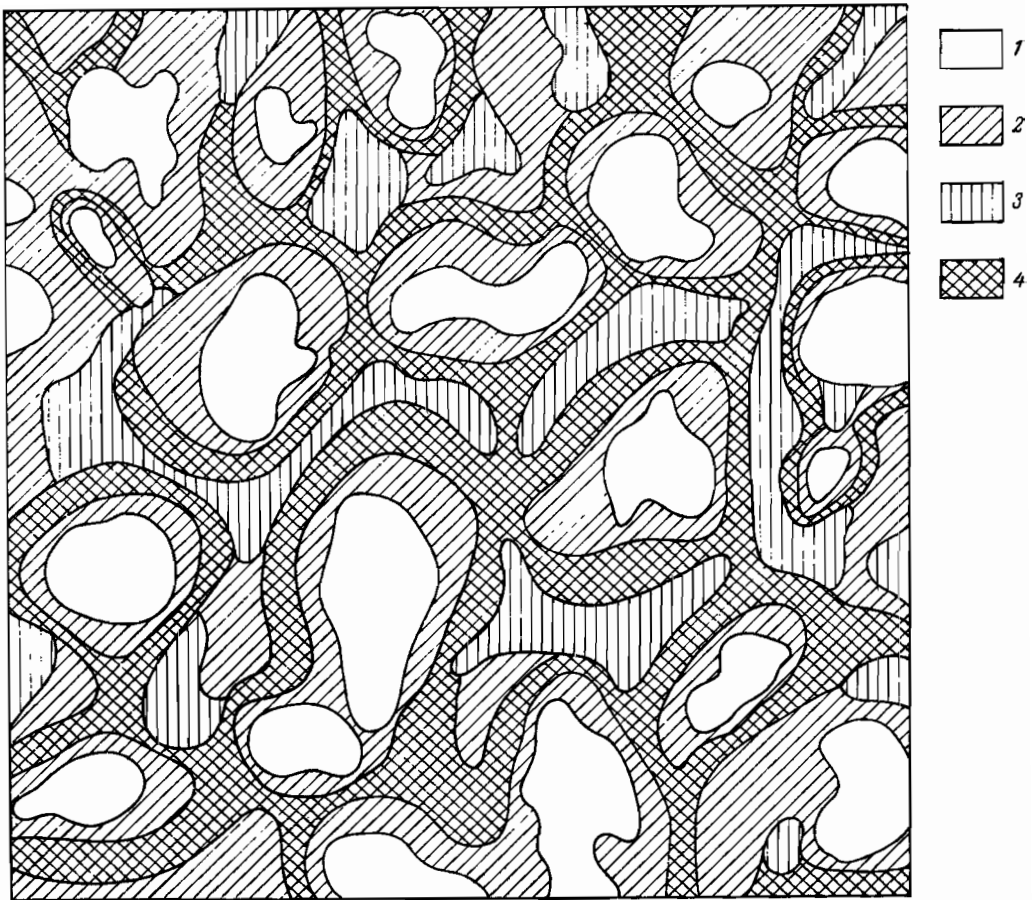


Рис. 4. Горизонтальная структура растительности ерничково-осоково-моховой пятнистой тундры. Размер 10 × 10 м.

Микрогруппировки: 1 – пятна грунта на разных стадиях зарастания; 2 – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* – *Dryas punctata*; 3 – *Tomenthypnum nitens* – *Betula nana* – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*; 4 – *Tomenthypnum nitens* + *Aulacomnium turgidum*.

сообществе пятна, находящиеся на самых начальных стадиях зарастания (голый грунт без растений), отсутствуют. Поверхность грунта даже наименее заросших пятен на 80–90 % покрыта корочкой слоевищ накипных лишайников (рис. 6), в основном *Toninia lobulata*, печеночных и листоватых мхов *Anthelia juratzkana*, *Arnellia fennica*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Odontoschisma macounii*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichum capillaceum*, *Myurella julacea*, а также и синезеленых водорослей. Ее толщина 1–1.5 мм, в сухое время летом она отстает от поверхности почвы, коробится, под ней образуются пустоты, где часто скапливаются колонии *Nostoc*. На данной стадии зарастания для пятен „голового” грунта характерными специфическими видами цветковых растений являются *Juncus biglumis*, *Sagittaria intermedia*, *Epilobium davuricum*, *Pinguicula villosa*. На более продвинутых стадиях обильными становятся виды из окружающих микрогруппировок, основные задернители грунта – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, часто встречаются *Salix reptans*, *S. pulchra*, *Nardosmia gmelinii*. Всего на пятнах в данном сообществе отмечено 33 вида цветковых растений (почти 50 % флористического состава). В составе мхов и лишайников пятен, находящихся на средних стадиях зарастания, преобладают виды, отсутствующие в окружающей фоновой растительности. Это, кроме перечисленных выше, лишайники *Pertusaria dactylina*, *P. glomerata*, *Solorina saccata*, *S. spongiosa*, *Ochrolechia frigida* s. l., *Rinodina rosida*, *Baeomyces rufus*, *Peltigera spuria* s. l., мхи *Bryum wrightii*, *Catocopium nigratum*, *Campyllum stellatum*, *Ceratodon purpureus* и другие. Для более поздних стадий зарастания пятен характерна моховая дернина из *Hypnum bambergeri*. Встречаются и полностью заросшие пятна: их поверхность сплошь затянута моховой дерниной, которая состоит не из пионерных мхов, а из доминирующих в окружающей фоновой растительности, но толщина ее еще не превышает 2–3 см. На таких „бывших” пятнах обильна осока. Преобладают пятна средних стадий зарастания. Отсутствие самых начальных стадий (голый грунт без растений) свидетельствует об интенсивном процессе восстановления растительного покрова в данном типе тундр на нестабильных грунтах, каковыми являются пятна. Севернее, в подзоне типичных тундр (Матвеева и др., 1973), в аналогичных условиях бывает много пятен, или полностью лишенных растений, или очень слабо задернованных (покрытие

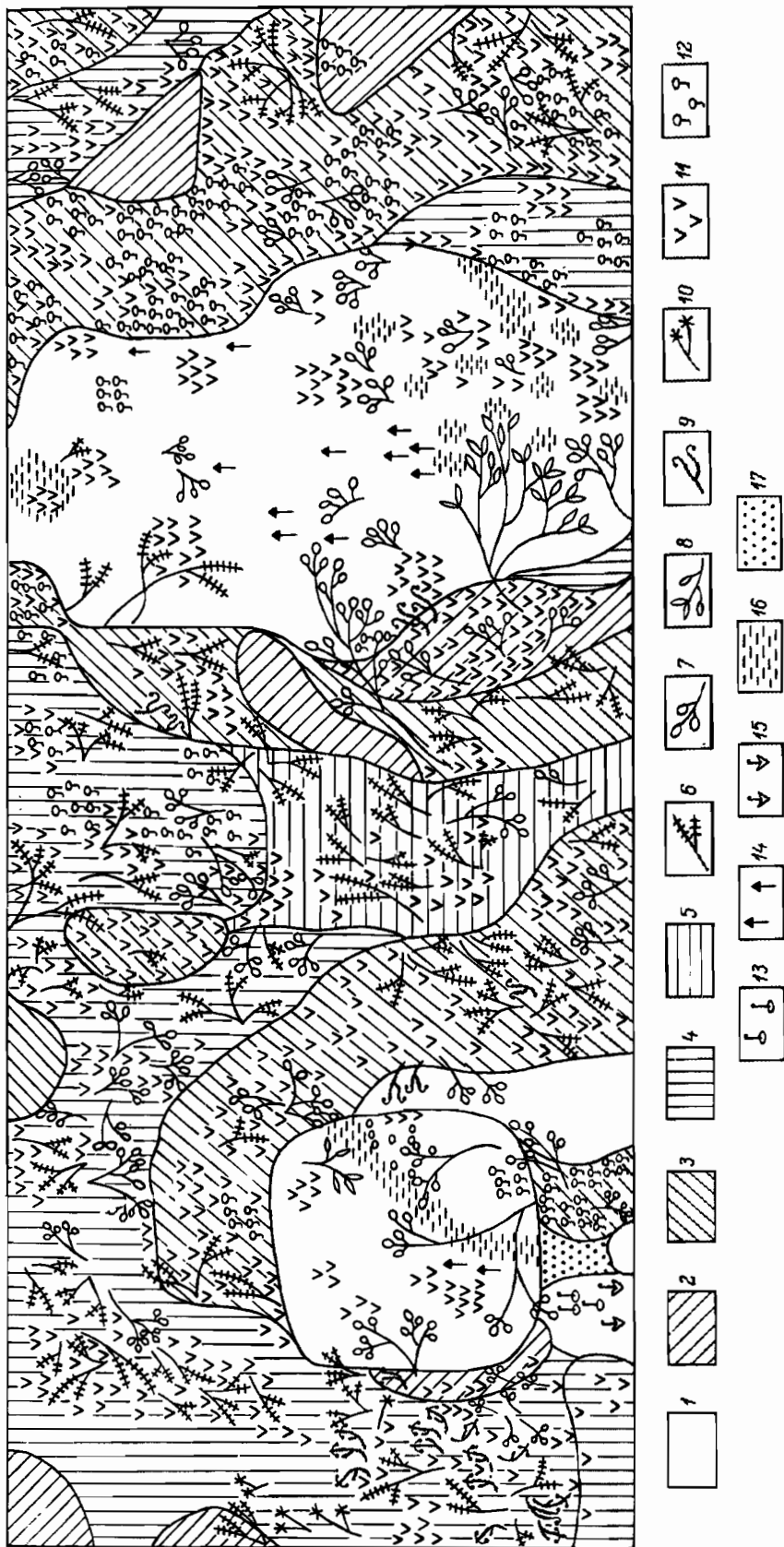


Рис. 5. Горизонтальная структура растительности ерниково-осоково-мохово-пятнистой тундры. Размер 2 × 5 м.

Микротипировки: 1 — пятна грунта на разных стадиях зарастания; 2 — *Aulacomnium turgidum* + *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*; 3 — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*; 4 — *Tomentothurnium nitens* + *Ptilidium ciliare*; 5 — *Ptilidium ciliare* + *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Виды: 6 — *Betula nana*, 7 — *Salix reptans*, 8 — *S. pulchra*, 9 — *Cassiope tetragona*, 10 — *Ledum decumbens*, 11 — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, 12 — *Dryas punctata*, 13 — *Pinguicula villosa*, 14 — *Juncus biglumis*, 15 — *Tofieldia soccinea*; 16 — мхи на пятнах голого грунта, 17 — лишайники.



Рис. 6. Пятно голого грунта в пятнистой тундре.

10–20%). На пятнах рассматриваемого сообщества намечается серия группировок, представляющих этапы сукцессии от почти голого грунта до восстановленного покрова, почти не отличающегося от фоновой растительности (на валиках): эпигейнолишайниковая группировка (*Toninia lobulata*); лишайниково-моховая (*Ditrichum flexicaule* – *Pertusaria* spp. + *Ochrolechia* spp.); разнотравно-лишайниково-моховая (*Ditrichum flexicaule* – *Pertusaria* spp. + *Ochrolechia* spp. + *Cladonia pyxidata* – *Juncus biglumis* + *Minuartia rubella* + *Tofieldia coccinea*); моховая (*Hypnum bambergeri*); осоково-моховая (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*).

Предложенная нами схема – всего лишь схема, основанная на визуальных наблюдениях за разным состоянием растительности на разных пятнах, результат сведения во временной ряд того, что мы видим в пространстве. Но следует заметить, что сукцессия может идти не последовательно, а под воздействием криогенных процессов обрываться на промежуточных стадиях, возвращаться к исходной точке и начинаться сначала, могут быть также некоторые варианты.³

Иной характер растительности на валиках вокруг пятен, где формируется сплошной покров за счет развития моховой дернины, а также густого шпеления корневищ осоки. Эта осоково-моховая микрогруппировка занимает около 20% площади. Доминирует *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* (40%), заметное обилие и высокую встречаемость имеют кустарнички *Dryas punctata*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Cassiope tetragona*, часто попадаются и кустарники *Betula nana* и *Salix reptans*. Здесь же встречается основная часть видов разнотравья, отмеченных в данном сообществе: *Polygonum bistorta*, *Stellaria ciliatosepala*, *Minuartia macrocarpa*, *Parrya nudicaulis*, *Lagotis minor* и другие, но все они малообильны и даже единичны. В моховом покрове преобладают *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, довольно обильны также *Tomenthypnum nitens*, *Dicranum spadicum*, *D. elongatum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidiium rugosum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Ptilidium ciliare*, *Sphenobolus minutus*. Общее покрытие лишайников около 5%, самые обильные – *Cladina arbuscula* ssp. *beringiana*, *Cladonia amaurocraea*, *C. gracilis*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica* s. l., *Thamnoia vermicularis*.

На плоских, слегка пониженных участках между пятнами развита кустарниково-моховая микрогруппировка с доминированием в нижнем ярусе *Tomenthypnum nitens* (с примесью тех же видов, которые растут на валиках), а в верхнем – *Betula nana*. Высота кустов березки 10–20 см, сомкнутость 20%. Эта микрогруппировка беднее по составу, чем осоково-моховая на валиках; обильны осока и голубика; кассиопея, брусника редки, а дриада отсутствует, видов разнотравья мало и все они единичны. Очень невелико участие лишайников: это те же виды, что и на валиках, но в еще меньшем обилии.

Границы между микрогруппировками часто размыты. Последние по составу видов сходны: меняется лишь соотношение различных видов и групп. Это типичное явление для сложения растительного покрова тундровых сообществ; несмотря на мозаичность сложения, отдельные элементы горизонтальной структуры различаются количественно, а не качественно. Происхождение мозаичности покрова в сообществе двойное – криогенное и фитогенное. В первом случае она обусловлена криогенными процессами, в результате которых формируется нанорельеф, что и вызывает

³ Начальные стадии зарастания пятен голого грунта описаны в статье Т. Х. Пийн и др. (1984).

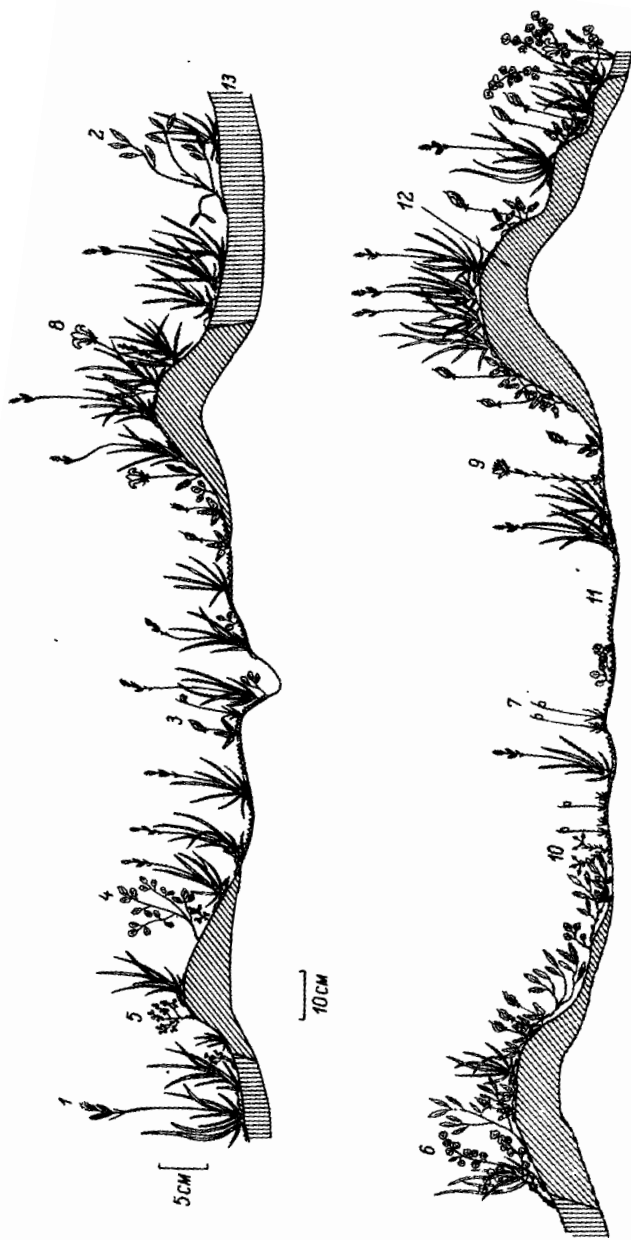


Рис. 7. Вертикальная структура растительности ерничково-осоково-моховой пятнистой тундры.

Виды: 1 — *Carex ensifolia* ssp. *arctivibrica*, 2 — *Saxifraga pulchra*, 3 — *Dryas punctata*, 4 — *S. reptans*, 5 — *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, 6 — *Betula nana*, 7 — *Juncus biglumis*, 8 — *Pedicularis capitata*, 9 — *Saxifraga hirculus*, 10 — *Andromeda polifolia*. Микрогруппировки: 11 — пятна грунта на разных стадиях зарастания; 12 — *Hylacomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum*; 13 — *Tomentothnum nitens* + *Aulacomnium turgidum*.

дифференциацию экологических факторов и отражается в распределении видов, чем и объясняется различие в покрытии видов мхов на разных элементах нанорельефа, отсутствие дриады в понижениях. Во втором случае мозаичность вызвана разрастанием особой отдельных видов и прежде всего *Betula nana*: обильная листва этого кустарника и довольно большое количество опада под кустами выделяют кустарниково-моховую микрогруппировку.

В сообществе хорошо выражена ярусность, хотя ни один из ярусов не имеет сплошного простирания (рис. 7). Верхний кустарничковый ярус высотой 20 см, сомкнутостью 30 %, который слагается *Betula nana* (20 %), *Salix reptans* (5 %) и *S. pulchra* (5 %), хорошо представлен на плоских участках, отчасти на валиках и отсутствует на пятнах. Средний кустарничково-травяной высотой 5–10 см, сомкнутостью 60 % из *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus* лучше всего представлен на валиках, в двух других микрогруппировках его сомкнутость уменьшается до 20–30 %. Моховой ярус-слой, имеющий толщину 5–7 см, есть в микрогруппировках валиков и плоских участков и отсутствует на пятнах. Лишайниковый ярус-корка (2–3 мм) имеется фрагментарно на пятнах, слагается накипными видами родов *Toninia*, *Baeomyces*, *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Rinodina*, слоевищами *Cladonia* spp.

Описанное сообщество вполне типично для данных тундр и, так же как и сообщества мелкобугорковых тундр, отражает зональные черты растительного покрова в исследуемом районе. Состав разных сообществ этой ассоциации немного варьирует; покажем это на примере цветковых растений. Всего для ассоциации зарегистрировано 66 видов, в конкретных сообществах их встречается от 33 до 61. Все доминанты и содоминанты имеют константность 100 %, такую же константность имеют еще 10 видов: *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Arctagrostis latifolia*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta*, *Pedicularis capitata*, *P. lapponica*, *Juncus biglumis*, *Epilobium davuricum*, *Tofieldia coccinea* (последние 3 вида встречаются на пятнах). Константность свыше 50% имеют 46 видов, т. е. около 70 % всего флористического состава ассоциации. Наиболее постоянны *Carex vaginata*, *C. fuscidula*, *Stellaria ciliatosepala*, *Sagina intermedia*, *Minuartia rubella*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga hirculus*, *Ledum decumbens*, *Pinguicula villosa*, *Nardosmia gmelinii* (все встречаются единично). Низкую константность имеют 20 видов, 13 из них отмечены только для одного сообщества (вероятно, константность этих видов выше, они просто недовывяляются при обычных геоботанических описаниях: 11 видов, встреченных однажды, были отмечены на стационарном участке, где проводился особо тщательный учет состава).

Проективное покрытие доминантов и содоминантов цветковых растений варьирует в разных сообществах в пределах 1–5, реже 10%. Примерно так же меняется покрытие основных видов мхов. Не остается совершенно одинаковой и горизонтальная структура. Площадь пятен варьирует от 20 до 50 %, что зависит от их размеров, а также частоты расположения. Соответственно меняется площадь, занимаемая валиками (40–25 %) и плоскими участками (50–25 %). Могут быть различными число пятен на единицу площади (15–20 на 100 м²), доля голого грунта на пятнах (от 10 до 50 %), конфигурация пятен — от неправильно округлых до вытянутых.

Издredка встречаются сообщества, в которых пятен голого грунта нет, но они легко угадываются по особому соотношению видов (в частности, по набору и повышенному обилию лишайников), а также по некоторым специфическим видам цветковых растений. Поверхность полностью заросших пятен сильно вогнута: в центре толщина дернины меньшая, чем по краям; обильны лишайники, особенно *Cladonia pocillum* (часто только чешуйки слоевища), изредка имеются даже небольшие участки голого грунта (всего несколько квадратных сантиметров). На таких заросших пятнах еще можно встретить *Minuartia rubella*, *Sagina intermedia*, *Epilobium davuricum*, *Pinguicula villosa* — виды, характерные для голого грунта, но выносящие относительно слабую задернованность. Этот тип сообществ можно рассматривать как конечный результат процесса восстановления нарушенного криогенными процессами растительного покрова. Несмотря на сплошной покров, такие сообщества мы рассматриваем в составе той же ассоциации, о которой речь шла выше, т. е. пятнистой тундры (2 структурных динамических варианта). По структуре этот тип сообществ с заросшими пятнами является как бы промежуточным вариантом между ерничково-осоково-моховыми пятнистыми и осоково-кустарничково-ерничково-моховыми мелкобугорковыми тундрами, но по составу явно тяготеет к пятнистым тундрам.

Описанные пятнистые и мелкобугорковые тундры отличаются по составу доминантов и содоминантов. Особенно различается обилие основных видов мхов. Если в пятнистых тундрах доминируют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, часто встречаются *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*,

то в мелкобугорковых — *Ptilidium ciliare*, *Dicranum fuscescens* var. *congestum*, *D. elongatum*, *D. spadiceum*, нередко *Drepanocladus revolvens*, *Calliergon sarmentosum*, попадают даже виды р. *Sphagnum*. В мелкобугорковых тундрах в состав доминантов травяно-кустарничкового яруса входят брусника, каспиея, багульник, в пятнистых кустарнички играют меньшую роль и в состав доминантов не входят. В них никогда не встречается хвощ *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, который может быть довольно обилен в мелкобугорковых тундрах. В целом состав видов пятнистых тундр богаче, чем мелкобугорковых, причем не только за счет специфических видов пятен. Различия между рассматриваемыми типами затрагивают как структуру, так и состав доминантов и содоминантов, поэтому мы относим их к двум ассоциациям, а не к экологически обусловленным структурным вариантам одной ассоциации, что было сделано нами для осоково-дриадово-моховых пятнистых и мелкобугорковых сообществ в подзоне типичных тундр (Матвеева, 1968; Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1978). Если проводить сравнение между зональной растительностью в Крестах (подзона южных тундр) и Тарее (подзона типичных тундр), то аналогом ерnikово-осоково-моховых пятнистых тундр (Кресты) будут дриадово-осоково-моховые пятнистые тундры (Тарей), а аналогом осоково-кустарничково-ерnikово-моховых мелкобугорковых (Кресты) — кустарничково-кустарничково-осоково-моховые (Тарей).

Очень близкие состав и структуру с вышеописанными имеют ивово-ерnikово-осоково-моховые пятнистые тундры (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Tomenthypnum nitens* + *Aulacomnium turgidum* — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* — *Betula nana* + *Salix lanata*). Признак, отличающий этот тип сообщества от предыдущего — участие в сложении кустарничкового яруса *Salix lanata* наравне с *Betula nana*. В остальном их состав и структура сходны. Оба кустарника создают разреженный (20%) невысокий (40 см) ярус. Это единственный тип, где *Salix lanata* входит в состав доминантов зональных сообществ на плакорах. Нам представляется важным подчеркнуть это особо, поскольку севернее, в подзоне типичных тундр, такого уже никогда не наблюдается. В подзоне южных тундр экологический и ценогический оптимумы этого вида приходятся на интразональные условия, но активность его здесь еще настолько высока, что он встречается на плакорах, а в редких случаях может даже принимать заметное участие в сложении кустарничкового яруса зональных сообществ.

Еще один вариант, также близкий к основному зональному типу, — кустарничково-голубично-осоково-моховые тундры (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* + *Tomenthypnum nitens* — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* — *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* — *Betula nana* + *Salix reptans*) с заметным обилием голубики: ее столько же, сколько кустарников *Betula nana* и *Salix reptans*. В сообществах этого типа (встречаются они нечасто) имеются почти заросшие пятна грунта, но они не так регулярны, как в пятнистых тундрах. По составу всех групп растений они почти не отличаются от ерnikово-осоково-моховых пятнистых тундр, но несколько беднее. Отметим лишь присутствие *Salix nummularia*, что указывает на более легкий механический состав почвы. Здесь те же основные доминанты как цветковых — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* (40%), *Betula nana* (10%), так и мхов — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*. Голубика распределена диффузно по площади сообщества, растет в виде приземистых кустиков, ее проективное покрытие около 20%. Это редко встречающийся вариант, где голубика входит в состав доминантов зональных сообществ. Голубика — один из самых высокоактивных видов флоры, она растет повсеместно, но наиболее обильна все-таки в интразональных условиях.

Невысокие округлые холмы, увалы низкого уровня, окаймляющие или разделяющие обширные болотные депрессии, перемычки между ними (типа седловин) заняты ерnikово-кустарничково-мохово-пушицевыми кочкарными тундрами (*Eriophorum vaginatum* — *Sphagnum aongstroemii* + *Aulacomnium turgidum* — *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* — *Betula nana*). Самая характерная особенность таких сообществ — нанорельеф фитогенного происхождения, образованный кочками *Eriophorum vaginatum*. Кочки высотой 10–20 см, диаметром 20–30 см занимают 40–50% площади сообщества. Межкочечные понижения заняты моховой дерниной. Иногда имеются пятна голого грунта общей площадью не более 5%. Пятна небольшие, неправильной формы, обычно не задернованы — нет даже корочки лишайников, грунт свежий, вязкий.

Состав и строение сообществ довольно стабильны, физиономически они очень похожи. Всего в них отмечено 48 видов цветковых растений, в конкретных сообществах встречается от 27 до 35 (см. табл. 1); из них 19 имеют константность 100%, а 32 — более 50%. К постоянным видам относятся доминанты и содоминанты *Eriophorum vaginatum*, *Betula nana*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*; виды со значимым покрытием (более 1%) — *Dryas punctata*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*; малообильные, но имеющие высокую встречаемость в сообществах — *Salix pulchra*, *S. reptans*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Arctagrostis latifolia*; единичные — *Juncus biglumis*, *Luzula nivalis*, *Stellaria ciliatosepala*, *Pedicularis lapponica*, *P. capitata*, *Polygonum viviparum*, *Valeriana capitata*, *Eriophorum angustifolium*. В некоторых сообществах довольно обильным может быть *Cassiope tetragona* (2–3% покрытия), но в остальных этот вид может отсутствовать. Обычны для данной ассоциации *Hierochloë alpina*, *Pedicularis labradorica*, *Saxifraga nelsoniana*, *Ranunculus lapponicus*. В моховом покрове доминируют сфагновые мхи *Sphagnum saongstroemii* и *S. lindbergii* var. *microphyllum*; их общее покрытие около 50%. В примеси к сфагнам наиболее обильны *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *D. angustum*, *Polytrichum strictum*, *Sphenolobus minutus*, *Ptilidium ciliare*. Здесь был найден *Pleurozium schreberi* — вид, редкий в данном районе. Лишайники малочисленны и малообильны, это обычный набор кустистых форм: *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula* ssp. *beringiana*, *Cladonia uncialis*, *C. amaurocraea*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica* s. l., *C. laevigata*, а также *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *Sphaerophorus globosus*. Листоватые формы представлены *Peltigera aphthosa*, *P. malacea* и относительно редким в данном районе *Nephroma arctica*.

Кочка *Eriophorum vaginatum* играют особую роль в структуре кочкарных тундр. Другие растения используют их как субстрат и, поселяясь на них, образуют микрогруппировки фитогенного происхождения. На кочках пушицы хорошо растут кустарнички *Dryas punctata*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Ledum decumbens*, много мхов, лишайников. Иногда сквозь кочку прорастает даже березка. Формирование специфических микрогруппировок на кочках *Eriophorum vaginatum* было детально изучено для района Тарей Т. Г. Полозовой (1970).

Кроме описанной неоднородности внутриценозного уровня, в пределах сообществ этой ассоциации (кочки пушицы, моховые межкочечные понижения, пятна голого грунта), может иметь место неоднородность другого порядка: возрастает площадь, занятая межкочечными понижениями, увеличивается проективное покрытие и мощность мохового покрова, кочки пушицы располагаются реже, на самых плоских участках на месте расширенных межкочечных понижений образуются микрозападины термокарстового происхождения с высоким обилием *Eriophorum angustifolium* и болотных мхов, т. е. образуется 2-членный комплекс с фоновым сообществом.

Значительные пространства на самых плоских частях относительно низких увалов заняты своеобразными сообществами — переходными по структуре и составу между ерничково-осоково-моховыми пятнистыми и ерничково-кустарничково-мохово-пушицевыми кочкарными. Это сложное образование, не похожее на привычные комплексы, где компоненты, обычно приуроченные к разным элементам микрорельефа, хорошо разделяются в пространстве. Здесь же, с нашей точки зрения, мы имеем дело с состоянием динамического перехода от одного типа сообщества (кочкарник) в другой (пятнистая тундра). В таких сообществах пятна голого грунта — обязательный и регулярный компонент горизонтального расчленения. В центре пятен, а также по их краям располагаются кочки пушицы, к ним (как в типичных кочкарных тундрах) приурочены кустарнички *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Ledum decumbens*. Валик вокруг пятен образован осоково-моховой микрогруппировкой из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* (как в пятнистых тундрах), а также кочками пушицы. В моховом покрове уже отсутствуют сфагновые мхи, а среди цветковых растений нет таких характерных для кочкарных тундр видов, как *Hierochloë alpina*, *Ranunculus lapponicus*, *Empetrum subholarcticum*. В зависимости от того, на какой стадии перехода находится то или иное конкретное сообщество, в нем сильнее проявляются черты структуры и состава того типа, к которому оно ближе.

Если принять точку зрения Б. Н. Городкова (1935), который рассматривал пушицевые кочкарные сообщества в тундровой зоне как заключительный этап сукцессии болотного ряда сообществ, то те сообщества, о которых идет речь, представляют собой переходную стадию от болотной (гидросерии) к элювиальной мезосерии (Разумовский,

1981) на суглинистых водоразделах. Поэтому мы пока затрудняемся отнести такие сообщества к какой-либо классификационной единице в принятой нами типологической системе: их ясная переходность очевидна. Подобные сообщества были описаны нами и для подзоны типичных тундр в Тарее (Матвеева, 1978).

Сообщества с заметным участием *Eriophorum vaginatum* весьма характерны для междуречья рек Пясины и Дудыпты, и мы относим их к зональным. По нашему мнению, они приурочены к почвам немного более тяжелого механического состава и к условиям большей заснеженности и влажности почвы, чем пятнистые и мелкобугорковые тундры.

Особое положение в ландшафте исследуемого района занимают сообщества с доминированием в верхнем ярусе *Alnaster fruticosus*. Именно они в большой степени определяют специфику растительного покрова в подзоне южных тундр на Таймыре. *A. fruticosus* — самый высокий кустарник, который не только растет на плакорах, но и формирует на них густые заросли; это единственный из бореальных видов кустарников, который занимает такую сильную позицию в ландшафте. Хотя активность этого вида ниже, чем активность другого кустарника — *Betula nana*, именно он может рассматриваться как хороший дифференциальный вид подзоны южных тундр Таймыра, поскольку в отличие от *B. nana* он не идет на север за пределы этой подзоны. Сообщества с *A. fruticosus* наиболее продвинуты в сукцессионном ряду по сравнению со всеми остальными в данном районе, и их, по нашему мнению, следует считать наиболее близкими к климаксовым. Это последняя, кустарниковая, стадия покрова перед формированием древесных сообществ. Не случайно только в сообществах *A. fruticosus* единично встречается единственный представитель деревьев *Larix sibirica*.

Ольховник появляется вначале в виде одиночных кустов и затем начинает постепенно завоевывать просторство тех растительных сообществ, в которые этот вид внедрился. В исследуемом районе хорошо прослеживаются все стадии от поселения одиночных кустов через редкие скопления до почти сомкнутых, труднопроходимых зарослей. *Alnaster fruticosus* — мощный эдификатор, в сравнение с которым не идет ни один из видов местной флоры сосудистых растений. Конечный итог этой сукцессионной стадии — образование мертвопокровных ольшаников. Мы не встретили таких сообществ, занимающих большую площадь, но в центральной части массивов кустарниковых зарослей (где сомкнутость 90%) образуется мертвый покров из опада листьев *A. fruticosus*. На начальной стадии ольховник — это „чужак“, внедрившийся в сообщество с уже сформировавшимся составом и структурой покрова. Вместе с ним не появляются никакие другие растения травяно-кустарничкового яруса. Единственный вид, который можно зачислить в свиту *A. fruticosus*, — это бореальный кустарник *Salix hastata*, встречающийся на плакорах только в этих сообществах. В результате расселения кустов ольховника и все время возрастающей их сомкнутости постепенно меняются обилие и проективное покрытие видов приземных ярусов, но не их состав.

Все сообщества, которые мы описали в данном районе, находятся как раз на той промежуточной стадии, когда изменения в нижних ярусах затрагивают лишь их структуру, и только на небольших участках, в густых зарослях, а также у основания стволов крупных кустов отмечается и изменение состава, которое можно охарактеризовать предельно просто: виды исчезают. Поэтому, когда мы говорим о сообществах с *Alnaster fruticosus* в исследуемом районе, мы имеем в виду такие промежуточные стадии, когда первоначальное сообщество, в которое внедрились кусты ольховника, еще не утратило свойственные ему черты состава и структуры, а конечное сообщество — мертвопокровный ольшаник — еще не сформировалось. Косвенным подтверждением этого может служить то, что заросли ольховника мы встречали по крайней мере в трех разных типах местообитаний, и состав и структура нижних ярусов зависели от того, в какое сообщество этот вид внедрился (последнее, кстати, в его первоначальном виде располагается тут же, за пределами кустарниковых зарослей).

Наиболее распространенный тип сообществ, который „захватывается“ кустами ольховника — ерниково-дриадово-моховые пятнистые тундры (*Hylacomium splendens* var. *alaskanum* — *Dryas punctata* — *Betula nana*), приуроченные к верхним и средним частям пологих округлых холмов. Поверхность почвы разбита трещинами на полигоны размером в поперечнике 1.5–2.0 м, ширина трещин 30 см. Центральная часть полигонов свободна от растительности, летом поверхность грунта покрыта трещинками усыхания, на ней отсутствуют корочки накипных лишайников, столь типичные для пятнистых ерnikово-осоково-моховых тундр, описанных выше. Голый



Рис. 8. Ольшаник.

грунт в разных сообществах данного типа занимает от 40 до 60%. По краю полигона имеется кайма растительности, слагаемая тонкой (менее 1 см) моховой дерниной из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, а также *Dryas punctata*. Ложбинки между полигонами заполнены моховой дерниной из того же мха (но толщина дернины здесь около 6 см), в которой растет *Betula nana*, имеющая форму гемипростратного кустарника. Всего для ассоциации отмечено 49 видов цветковых растений, в конкретных сообществах встречается от 36 до 44 видов (см. табл. 1). Из них 39 видов (80%) имеют константность более 80%, т. е. состав очень постоянный. Кроме названных уже доминантов, покрытие более 1% имеют *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, иногда *Cassiope tetragona*, относительно высока встречаемость *Salix lanata*, *Polygonum viviparum*, *Tofieldia coccinea*, *Deschampsia borealis*, *Ledum decumbens*. В моховом покрове доминирует *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, остальные виды мхов (всего их около 20) малообильны, за исключением *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Rhytidium rugosum* (их проективное покрытие около 5%). Лишайников в таких сообществах очень мало: единично встречаются около 20 самых тривиальных видов, в основном кустистых и листоватых. Здесь могут расти, но не обязательно, и единичные кусты ольховника.

Заросли ольховника обычно располагаются ниже по склону холмов. Экспозиция может быть разной: мы встречали ольшаники на склонах северной, юго-восточной и северо-восточной экспозиций. Там, где заросли *Alnaster fruticosus* еще недостаточно густы, структура приземных ярусов изменена слабо: есть пятна голого грунта, а доминанты имеют то же самое покрытие. По мере смыкания кустов происходят заметные изменения в структуре, которые будут описаны ниже. Одно из таких сообществ было выбрано в качестве стационарного участка.

Кустарничково-кустарничково-моховой ольшаник (*Alnaster fruticosus* – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Betula nana* + *Salix punctata* + *Salix reptans* – *Dryas punctata* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*).

Участок расположен на увале, находящемся на расстоянии 5 км от реки. Увал шириной около 200 м окружен болотами, широкими, с пологими склонами ложинами, он делится на отдельные округлые холмы. Кусты *Alnaster fruticosus* в виде куртин площадью 4–10 м² появляются в средней части склона холма. В верхней части склона образуется скопление таких куртин, которые формируют пояс вокруг вершины холма. Между большими скоплениями кустов располагаются более мелкие, а также отдельные кусты (рис. 8). Сомкнутость *A. fruticosus* варьирует от 20 до 80%, высота основной массы кустов около 1.0–1.3 м, хотя отдельные ветви вытягиваются до 2 м, но они часто сухостойные. Участки между скоплениями кустов ольховника заняты ерниково-дриадово-моховой пятнистой тундрой (рис. 9). Пятна грунта в поперечнике 0.8–2.0 м имеют выпуклую поверхность

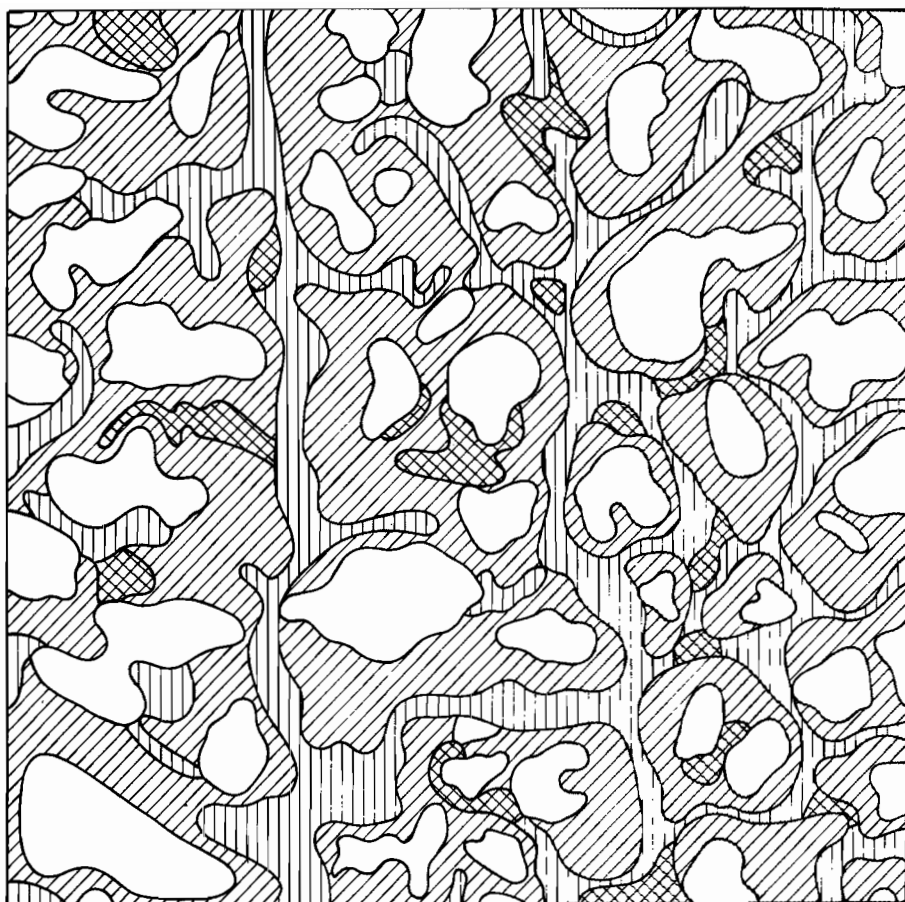


Рис. 9. Горизонтальная структура растительности пятнистой тундры между заростями ольховника. Размер 10 × 10 м.

Микрогруппировки: 1 – пятно голого грунта; 2 – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – *Dryas punctata* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*; 3 – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – *Betula nana* + *Salix reptans* + *Salix lanata* + *Salix pulchra*; 4 – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* с примесью *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*.

и занимают около 40 % площади. Они более сближены между собой, чем в ерниково-осоково-моховых пятнистых тундрах, на единицу площади здесь приходится втрое больше пятен – 44 на 100 м². Пространство между пятнами занято растительной дерниной из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* с примесью *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Dicranum spadicum*, *Rhytidium rugosum*, *Ptilidium ciliare* и др. (см. табл. 1). В верхнем ярусе доминируют кустарнички *Dryas punctata*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *V. uliginosum* ssp. *microphyllum*, много *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, а также кустарников *Betula nana*, *Salix reptans*, *S. pulchra*, *S. lanata*, *S. hastata*. Здесь же единичными экземплярами растет *Larix sibirica* менее 1 м высотой. Лишайники не обильны, но состав их довольно богат – 37 видов.

Можно говорить о наличии 3 микрогруппировок растительного покрова. Пионерная, на пятнах, отражает самое начальное состояние зарастания голого грунта. Здесь отсутствует корочка накипных лишайников, скрепляющая грунт, но лишайники все-таки растут, отчасти на почве, отчасти на растительных остатках: это *Psoroma hypnorum*, *Lecanora epibryon*, *Pachyospora verrucosa*, *Solorina bispora*, *Baeomyces placophyllus* и др. Вдоль мелких трещин имеются небольшие куртинки мхов *Myurella julacea*, *Ditrichum flexicaule*, *Tortula mucronifolia*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Distichum inclinatum*, *D. capillaceum*, *Leptobryum pyriforme*. Довольно часты на пятнах стоецловые печеночники *Riccia sorocarpa*, *Blasia pusilla*, *Riccardia pinguis*. Единично растут многие виды цветковых растений, также приуроченные к трещинкам; всего на пятнах отмечено примерно $\frac{3}{4}$ всех цветковых растений, встреченных в этом сообществе. Специфические для голого грунта виды – *Tofieldia coccinea*, *Minuartia rubella*, *Cerastium beeringianum* ssp. *beeringianum*, *Epilobium davuricum*, *Sagina intermedia*, *Juncus biglumis*, но довольно обычны на пятнах и *Dryas punctata*, *Festuca brachyphylla*, *Poa alpigena*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*. Взрослых кустарников на пятнах нет, но ювенильные экземпляры *Alnaster*



Рис. 10. Корни кустарников на поверхности пятен голого грунта.

fruticosa, *Betula nana*, *Salix reptans* попадают. В дальнейшем они, видимо, погибают в результате нестабильности грунта. На высокую интенсивность криогенных процессов, идущих на пятнах в данном сообществе, указывает то, что корни лиственницы и кустарников оказываются на поверхности пятен в сильно натянутом состоянии (рис. 10).

Вокруг пятен имеется невысокий валик, который слагается мхами и кустарничками. Довольно часты здесь *Luzula nivalis*, *Valeriana capitata*, *Saxifraga nelsoniana*, *Stellaria ciliatosepala*, *Pyrola grandiflora*. Интересно отметить виды, которые хотя и встречаются единично, но весьма характерны для этих сообществ: *Koeleria asiatica*, *Pedicularis verticillata*, *P. dasyantha*, *Polygonum bistorta*, *Silene paucifolia*. Оптимум их обитания — южные склоны высокого берега р. Пясины. Здесь же, на удалении 5 км от реки, они растут в зональных сообществах.

Трещины между полигонами (с пятнами и валиками) заняты моховой дерниной, в основном *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Они слишком узки, чтобы можно было составить для них отдельный список видов, к тому же границы между микрогруппировками валиков и трещин размыты. Можно только отметить, что кустарники — *Betula nana*, *Salix reptans*, *S. pulchra*, *S. lanata* — выходят на дневную поверхность в трещинах, но безусловно, их корни распределены гораздо шире, захватывают все элементы нанорельефа: это хорошо видно на пятнах, где они нередко появляются на поверхности.

Кусты ольховника, как уже говорилось выше, изменяют структуру растительного покрова, и влияние это зависит от степени их сомкнутости. Пока они растут одиночно, их воздействие на нижние ярусы очень слабо, ограничивается площадью непосредственно под кроной и проявляется в незначительном накоплении опада. Сухие листья легко выдуваются из-под отдельных кустов, поэтому никаких физиономически заметных изменений в структуре нижних ярусов не наблюдается. Под небольшими куртинами опад задерживается лучше, и непосредственно у стволиков ольховника прелые листья сплошь покрывают почву, но уже на расстоянии 15–20 см покров не отличается от окружающего фонового. Если в таких куртинах есть пятно голого грунта, оно находится на той же начальной стадии зарастания, что и на открытых участках. На валиках вокруг пятен под небольшими куртинами возрастает обилие *Stellaria ciliatosepala*.

В густых зарослях, образующихся в результате разрастания отдельных куртин и их смыкания, меняются экологические режимы: освещение и отчасти температура в приземных слоях воздуха, глубина снежного покрова, глубина оттаивания мерзлоты. Это приводит к изменению прежде всего нанорельефа. Если схематически нанорельеф на открытых участках можно изобразить как полигоны (с пятнами грунта в центре), разделенные узкими трещинами (рис. 11, б), то в зарослях ольховника эти полигоны как бы раздвинуты, поверхность их более выпуклая, они приобретают форму бугорков, а площадь голого грунта на них заметно уменьшается (рис. 11, а). Кусты ольховника укореняются чаще всего на бугорках, но могут расти и в центре пятна. Но даже в тех случаях, когда куст растет на бугорке, в точке выхода стволиков имеется небольшое углубление, забитое опадом листьев. В этом углублении уровень мерзлоты стоит выше, чем под окружающим бугром, а в начале лета под прелыми листьями долго сохраняется лед. Основные изменения в нижних ярусах густых зарослей по сравнению с открытыми участками, которые мы отметили в данном сообществе, состоят в следующем. Полностью или почти зарастают пятна грунта, и при этом всегда видно, что это заросшие пятна. Моховой покров становится монодоминантным из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, который образует ровный ковер. В нем лишь единичными стебельками попадаются *Drepanocladus*

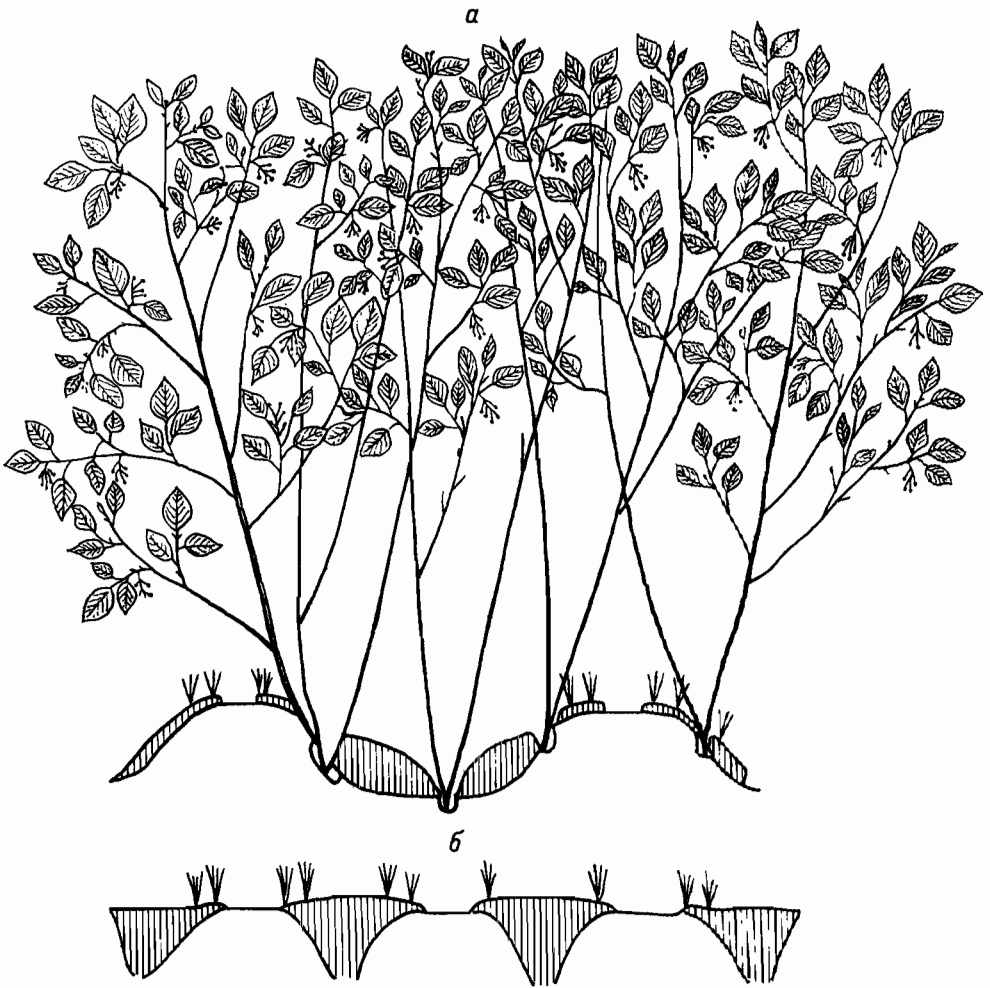


Рис. 11. Нанорельеф на открытом пространстве пятнистой тундры (б) и под кустами ольховника (а).

uncinatus, *Brachythecium mildeanum*, *Dicranum muchlenbeckii*, *Thuidium abietinum*, *Hypnum subimponeus*. Возрастает обилие и покрытие *Stellaria ciliatosepala*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, местами *Arcious alpina*, *Ledum decumbens*, *Pyrola grandiflora*, *Valeriana capitata*, *Saxifraga nelsoniana*, уменьшается обилие (до полного исчезновения в густых зарослях) *Dryas punctata* и *Cassiope tetragona*. Лишайники, и без того малочисленные, под кустами ольховника исчезают почти полностью, причина этого – видимо, недостаточная освещенность (?). Хорошо чувствует себя в густых зарослях *Betula nana*, которая образует второй кустарниковый ярус высотой 40 см.

Несмотря на перечисленные изменения в нижних ярусах, всегда хорошо видно, что это видоизмененный покров окружающего фонового сообщества. Изменения не затрагивают флористического состава. Даже в самых густых зарослях *Alnaster fruticosus* растут те же самые виды, что и в окружающем сообществе, меняется лишь их обилие.

Кроме этого наиболее распространенного варианта наступления *Alnaster fruticosus* на ерничково-дриадово-моховые пятнистые тундры, мы встретили в исследуемом районе еще 2 типа сообществ с ольховником. Одно из них сформировалось на основе кустарничково-мохового сообщества (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – *Cassiope tetragona* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Ledum decumbens*). Это сообщество расположено на пологом склоне западной экспозиции, в его верхней части; в нем имеются пятна голого грунта в верху склона. Сначала появляются отдельные кусты ольховника, затем их скопления, в просветах между которыми сохраняются фрагменты „материнского” сообщества. Если спускаться вниз по склону, то сомнительность кустарникового яруса изменяется в таком порядке: 50 → 95 → 40%, соответственно меняется высота кустов: 0.5 → 1.0 → 0.3 м (отдельные ветви достигают высоты 2 м). В густых зарослях ольховника пятна голого грунта исчезают. По сравнению с фоновым сообществом меняется проективное покрытие кустарничков: возрастает у *Ledum*

decumbens (от 1 до 10%), у *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* (от 5 до 10%), у *Betula nana* (от 10 до 30%), уменьшается у *Cassiope tetragona* (от 30 до 10%). Характер распределения остальных видов, в том числе и обильных (*Dryas punctata* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*) не меняется. Исключение составляет *Stellaria ciliatosepala* — ее обилие под кустами ольховника заметно возрастает. В самых густых зарослях образуется мертвый покров из опада листьев *A. fruticosa*. Участие лишайников в покрове незначительно, характерно присутствие *Asahinea chrysantha*. Этот вариант сообщества с *A. fruticosa* занимает более дренированные местообитания, чем описанные выше.

Встречаются заросли ольховника и в неглубоких лощинах между холмами на фоне хвощово-осоково-ерниково-моховых сообществ (*Tomenthypnum nitens* + *Drepanocladus revolvens* + *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* — *Betula nana* — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* + *Equisetum arvense* ssp. *boreale*). Сомкнутость кустов всего 40—50%, высота — не более 1.5 м. Пятна голого грунта занимают 10—20%. В моховом покрове доминируют *Drepanocladus revolvens*, *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* с примесью *Aulacomnium palustre*, *Dicranum spadiceum*, остальные виды единичны, состав мхов очень обеднен (около 10 видов). Так же беден состав лишайников, довольно часто попадаются *Cladonia pocillum*, *C. pyxidata*. Из кустарников, кроме *Alnaster fruticosa*, доминирует *Betula nana*, создавая второй ярус высотой 0.5 м. Характерная особенность таких влажных биотопов — заметное обилие *Equisetum arvense* ssp. *boreale*. В состав видов, имеющих значимое (>1%) проективное покрытие, входят кустарнички — голубика, брусника, багульник, а также травы *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Stellaria ciliatosepala*, *Eriophorum vaginatum* (появление последнего вида — результат соседства с кочкарными тундрами). Остальные виды цветковых (всего около 30) малочисленны. Этот тип ольшаников редок на правобережье р. Пясины, но широко представлен на низкой надпойменной террасе левого берега.

Еще один экотоп, который осваивает ольховник, — щебнистые выходы на солончковой гряде на левом берегу р. Пясины в 6 км от русла. На почти безжизненном щебне отдельные кусты или куртины *Alnaster fruticosa* воспринимаются как оазисы. Здесь особенно сильно проявляются эдификаторные свойства этого вида. Если на щебне алевролитов удастся выжить лишь отдельным экземплярам растений (*Dryas octopetala*, *Thymus reverdattoanus*, *Oxytropis nigrescens*, *Poa arctica*, *Dianthus repens*, *Campanula langsdorfiana*, *Salix nummularia*), то под кустами ольховника и около него формируются кустарничковые группировки из *Dryas punctata*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Cassiope tetragona*, *Ledum decumbens*, бывают обильны *Poa arctica*, *Stellaria ciliatosepala*, в моховом покрове доминирует *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Если заросли занимают микродепрессии, то в центре куртины всегда имеется мощная подушка *Sphagnum* sp. В густых зарослях накапливается значительное количество листового опада. На вершине гряды ольховник не образует сплошных зарослей, а растет отдельными куртинами. Высота кустов небольшая, около 0.5 м, но отдельные ветви вытягиваются до 1.5 м. Встречаются и стелющиеся формы с изогнутыми, распластанными по земле ветвями.

Густые заросли ольховника покрывают северные склоны гряды, где они формируют сообщества, подобные последнему из трех типов, описанных нами на правом берегу, но с еще большим обилием гилоарктических кустарничков (*Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*). Такие сообщества воспринимаются не как стадия „захвата” ольховником исходного сообщества, а как вполне сформированный самостоятельный тип.

Поведение *Alnaster fruticosa* в ландшафте южных тундр на западном Таймыре дает основание сделать предположение о современной экспансии этого вида на север в пределах данного сектора Арктики.

Итак, зональная растительность представлена 7 ассоциациями мохового и 2 ассоциациями кустарничкового типа растительных сообществ.⁴ Доминантами и содоминантами в растительном покрове зональных сообществ являются кустарнички *Alnaster*

⁴ Тип растительных сообществ мы выделяем по жизненной форме доминантов, взяв за основу классификацию, предложенную Ф. В. Самбуком (1937) и более детально разработанную нами для подзоны типичных тундр Таймыра (Матвеева, 1978); типологическая схема растительных сообществ данного района приведена в конце статьи.

fruticosa, *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. reptans*, *S. pulchra*, кустарнички *Dryas punctata*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Ledum decumbens*, *Cassiope tetragona*, травы *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Eriophorum vaginatum*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, мхи *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*, *Sphagnum aongstroemii*, *Dicranum fuscescens* var. *congestum*, *D. spadicum*, *D. elongatum*, *Racomitrium lanuginosum*. Лишайники в состав доминантов и содоминантов не входят. В конкретных сообществах встречаются от 80 до 150 видов, в том числе цветковых растений 30–60, мхов 20–40, лишайников 30–50. Всего в зональных сообществах встречено 85 видов цветковых растений (35.7% их флоры), 75 видов листостебельных мхов (48.1%), 25 видов печеночников (47.2%) и 90 лишайников (49.5%).⁵ Ниже приведено соотношение широтных географических элементов в составе флоры цветковых растений в зональных сообществах и во всей флоре (в скобках — %):

Широтная географическая группа	Число видов	
	зональные сообщества	вся флора
Арктическая	47 (55.3)	118 (49.6)
Гипоарктическая	27 (31.8)	67 (28.1)
Бореальная	11 (12.9)	53 (22.3)

Таким образом, во флоре зональных сообществ по сравнению с конкретной флорой выше доля гипоарктических и ниже — бореальных видов. Среди доминантов преобладают гипоарктические виды.

Приведем описание нескольких типов, переходных между зональной и интразональной растительностью, приуроченных к различным экотонам.

Один из таких экотонов — переход от плакоров к болотным депрессиям. Обычно это нижние и средние части пологих (особенно вогнутых) склонов водоразделов, а также места перегибов склонов к плоской поверхности и до перехода в болотную депрессию. В исследуемом районе они заняты кустарничково-пушицево-моховыми сообществами (*Tomenthypnum nitens* + *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* + *Ptilidium ciliare* — *Eriophorum angustifolium* — *Betula nana* + *Salix pulchra*). Летом это довольно сухие местообитания, но весной и осенью переувлажненные, нанорельеф не выражен, сложение растительного покрова равномерное. Доминируют *Eriophorum angustifolium* (50%), *Betula nana* (15%), *Salix pulchra* (10%). В заметном обилии встречаются кустарнички: голубика, брусника, багульник. Остальные виды цветковых (всего их около 20) единичны: это *Pyrola grandiflora*, *Orthilia obtusata*, *Eriophorum vaginatum*, *Calamagrostis holmii*, *Pedicularis lapponica* и др.; характерно присутствие таких болотных видов, как *Carex stans* и *Rubus chamaemorus*. Такой состав указывает на тяготение к болотному ряду сообществ. Лишайников почти нет. Сплошной моховой покров слагается в равных пропорциях видами, перечисленными в названии ассоциации, т. е. характерными для водораздельных тундр. Сообщества с доминированием *Eriophorum angustifolium* на Таймыре приурочены к пологим склонам и, особенно, пологим шейфам сопочных гряд, по которым идет постепенный, но продолжительный поверхностный сток воды, что приводит к длительному повышенному увлажнению почвы. Такие сообщества мы встречали в бассейнах рек Тарей и Ленивой, они отмечались Б. А. Тихомировым (1956) для центрального Таймыра. Кроме подсклоновых биотопов, подобные сообщества приурочены к широким и плоским „ложбинам” стока (о них упоминалось при описании растительности водоразделов).

Еще один переходный тип между собственно зональными и долинными сообществами — это моховые ерники, которые встречаются в верховьях распадков на месте перегиба от плоской поверхности к склону долины. Главное условие формирования сфагновых ерников (*Betula nana* — *Sphagnum* ssp. + *Aulacomnium turgidum*) — глубокий (около 1 м) снежный покров зимой, который довольно быстро тает весной. Это настоящие кустарничковые сообщества, сомкнутость кустарничкового яруса

⁵ Полный список лишайников из окрестностей пос. Кресты приведен в статье Т. Х. Пийн (1984).

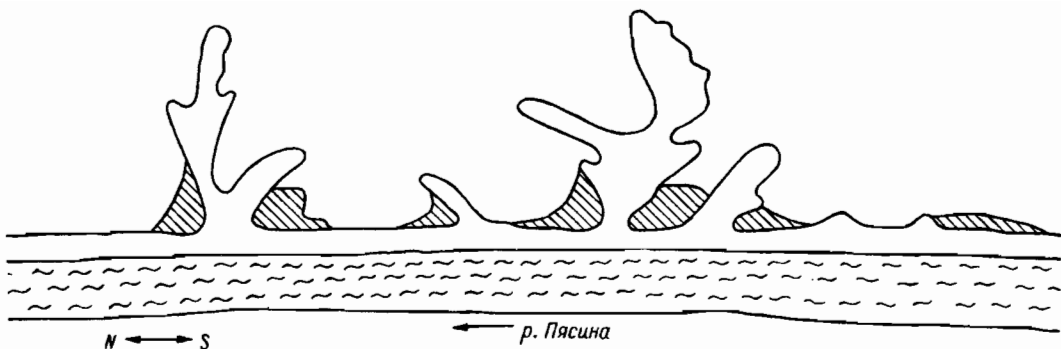


Рис. 12. Схэма расположения дриадовых сообществ (заштрихованы) вдоль кромки берега р. Пясины.

около 90%, сложение его равномерное. Он образован *Betula nana*, высота кустов 0.6–0.7 м, отдельные ветви достигают 1 м. Разреженный кустарничковый ярус образует *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* (10%). Иногда бывает много *Rubus chamaemorus*, остальные виды (около 10) единичны: *Pyrola grandiflora*, *Ledum decumbens*, *Calamagrostis holmii*, *Pedicularis labradorica* и др. Сплошной моховой покров слагается *Sphagnum nemoreum*, *S. teres*, *S. russowii*, *S. fimbriatum* (вместе 60%) с примесью *Aulacomnium palustre* (30%), *Polytrichastrum alpinum*, *Tritomaria quinquedentata*.

Реже в верховьях распадков встречаются кустарничково-лишайниково-моховые ерники (*Betula nana* – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – *Cladina rangiferina* + *Cetraria islandica* – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* + *Ledum decumbens*), в моховом покрове которых доминируют не сфагновые мхи, а *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Ptilidium ciliare*. Высота березки в них 40–50 см, сомкнутость 50–60%. В кустарничковом ярусе обильны голубика, брусника и багульник, остальные виды (около 15) единичны. Для этого типа характерно заметное обилие кустистых лишайников *Cladina rangiferina*, *Cetraria islandica* s. l., *Stereocaulon alpinum*, их общее проективное покрытие около 40%.

Следующий переходный тип местообитания – это кромка высокого берега р. Пясины у его перегиба в долину, с почвами более легкого механического состава, чем на плакорах, менее укрытая снегом зимой, а иногда и бесснежная, дренажная и хорошо прогреваемая летом. Здесь формируются сообщества с доминирующим *Dryas punctata* (50%), они вытянуты полосами шириной около 10 м (или меньше) вдоль кромки берега между распадками, прорезающими берег (рис. 12), в глубь от берега они постепенно переходят в ерничково-осоково-моховые пятнистые тундры (зональный тип). Заметное участие кустарничков и лишайников дает основание относить такие сообщества к лишайниково-кустарничково-дриадовой ассоциации (*Dryas punctata* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Salix nummularia* – *Ochrolechia frigida* + *Rinodina turfacea*). Поверхность почвы разбита на небольшие (около 40–50 см в поперечнике) полигоны, в центре которых имеются пятна голого грунта (не более 10–15% площади сообщества). Поверхность пятен чуть выпуклая, гладкая, без следов морозного кипения, покрыта корочками накипных лишайников родов *Pertusaria*, *Rinodina*, *Ochrolechia*. Полностью заросшие пятна грунта хорошо просматриваются среди покрова из дриады, которая образует сплошную, плотно прижатую к земле шпалеру. *Dryas punctata* – вид с широкой экологической амплитудой, он входит в группу высоко активных видов в данном районе, является содоминантом ряда зональных сообществ, но именно здесь находится его ценотический и экологический оптимум: он имеет хорошую жизненность, всегда активно цветет и плодоносит. Кроме дриады, заметную роль играют другие кустарнички – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* (20%), *Salix nummularia* (5–10%), *Cassiope tetragona* (5%). Заметное обилие имеют также *Arctous alpina*, *Tofieldia coccinea*, *Luzula confusa*, *Hedysarum arcticum*, *Astragalus subpolaris*. Здесь же встречается *Oxytropis nigrescens*, характерно присутствие *Rhodiola borealis*, с яров из луговых сообществ заходят *Artemisia tilesii*, *A. borealis*, *Hierochloë alpina*. Константны, хотя и не обильны *Pedicularis capitata*, *Minuartia arctica*, *Festuca brachyphylla*, *Pedicularis dasyantha*, *Arctagrostis latifolia*, *Polygonum viviparum*. Из 55 видов, отмеченных в сообществе данного типа, более половины имеют константность 80–100%, остальные встречаются единично и не во всех сообществах (обычно это виды, заходящие из окружающих группировок). В небольших западинах-трещинках образуются фрагмен-

ты маломощной моховой дернины (0.5–2.0 см) из *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Ditrichum flexicaule*. Очень характерны, но не обильны в этих сообществах *Polytrichum piliferum*, *Rhytidium rugosum*, *Pogonatum urnigerum*, *Tortula ruralis*, *Abietinella abietina*. Общее проективное покрытие мхов 5–10%. Несколько более обильны здесь лишайники (10–15%), преобладают накипные формы — *Ochrolechia frigida* var. *frigida*, *O. upsaliensis*, *Lecanora epibryon*, *Rinodina turfacea*, *R. cinnamomea*, *R. mniaraeiza*, *Pachyospora verrucosa*, *Psoroma hypnorum*, *Baeomyces rufus*, *Lopadium coralloideum* и др. (всего отмечено около 50 видов).

Для пологих слабовогнутых склонов водоразделов, как правило западной и юго-западной экспозиции, характерны ивково-травяно-моховые ивняки (*Salix lanata* — *Drepanocladus uncinatus* — *Carex stans* + *Equisetum arvense* ssp. *boreale* — *Salix polaris*). Экологический и ценотический оптимумы *S. lanata* находятся в долинах рек и ручьев. Однако в подзоне южных тундр благодаря высокой активности этот вид выходит из свойственных ему биотопов и поселяется в шакорных кустарниково-кустарничково-осоково-моховых пятнистых тундрах. По мере смыкания кустарникового яруса увеличивается заснеженность и увлажненность почвы, что ведет к изменениям в составе и структуре нижних ярусов. Мхи и цветковые растения, обычные для зональных сообществ, постепенно вытесняются нивальными и болотными видами. Смыкание моховой дернины приводит к выравниванию экологических условий: между ложбинками и валиками исходного сообщества, в результате чего исчезает мозаичность, растительный покров приземных ярусов становится более однородным. Высота ивы в зависимости от положения на склоне варьирует от 60–70 см (вверху) до 1.5–2 м (внизу). Сомкнутость верхнего яруса 40–60%, общее проективное покрытие нижних ярусов 80–90%. В верхних частях склонов до 5% площади занимают пятна голого грунта. Основные доминанты кустарничково-травяного яруса в верхней и средней частях склона — *Equisetum arvense* ssp. *boreale* (10–30%), *Salix polaris* (10–15%), в нижней переувлажненной — *Carex stans* (20–25%). Характерны, но не обильны *Carex tripartita*, *Lagotis minor*, *Antennaria villifera*, *Comarum palustre*, *Polemonium acutiflorum*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*; большинство этих видов распределено равномерно. Почти сплошной моховой покров, мощностью 4–6 см образован *Drepanocladus uncinatus* и *To menthyprnum nitens* с примесью *Dicranum spadicum*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichum capillaceum*.

Кроме того, было встречено два массива ивняков, нижние ярусы которых сохранили характерную для пятнистых тундр структуру — валики, ложбинки, пятна голого грунта. В видовом составе этих сообществ, кроме вышеназванных доминантов, еще достаточно обильны виды зональных сообществ *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Betula nana*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *To menthyprnum nitens*.

На поверхности пятен голого грунта имеются многочисленные оленьи следы. Такие ивняки активно посещаются весной оленями, которые выбивают растительную дернину, что препятствует смыканию наземного растительного покрова, и поэтому нарушается естественный ход сукцессии. Выход крупных кустарников *Salix lanata* и *Alnaster fruticosus* на водораздельные увалы — проявление их высокой активности в освоении ландшафта и характерная черта растительного покрова подзоны южных тундр на западном Таймыре.

ИНТРАЗОНАЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Условия, в которых развиты интразональные сообщества, отличаются от тех, в которых развиваются зональные, по крайней мере одним из 3 факторов: механическим составом почвы, ее влажностью или глубиной снежного покрова. В исследуемом районе мы выделили 3 крупные группы интразональных биотопов и соответственно сообществ.

Первую из них составляют сообщества, которые встречаются, так же как и зональные, на водораздельных увалах, но в местах с иным механическим составом грунта: на щебнистых выходах коренных пород и на выходах песков.

На правом берегу р. Пясины имеется только один невысокий холм со щебнистыми выходами алевролитов, где развиты дриадовые куртинные сообщества с несомкнутым покровом. Отдельные, иногда довольно большие куртины

Dryas punctata (в поперечнике 0.5–0.7 м), имеющие причудливую конфигурацию, располагаются на щебне. Куртины в большинстве случаев в надземной части между собой не смыкаются, а расстояние между ними того же порядка, что и размеры самих куртин. Иногда несколько куртин, разрастаясь, образуют кольцо, в центре которого остается щебнистый грунт. Дриада образует плотную, прижатую к земле шпалеру, над которой возвышаются ее генеративные побеги высотой 7–8 см. Проективное покрытие дриады около 50%. Все остальные виды цветковых растений единичны, состав их в целом сходен с описанными выше лишайниково-кустарничково-дриадовыми сообществами на кромке высокого берега р. Пясины. Из константных видов упомянутой ассоциации в данном типе отсутствуют *Oxytropis nigrescens*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *Astragalus subpolaris*. Кроме того, встречаются *Thymus reverdattoanus*, *Poa glauca*, *Senecio tundricola*, *Nardosmia gmelinii*, *Lloydia serotina*, *Eritrichium sericeum* ssp. *arctisibirica*. Мхов очень мало и растут они только вдоль мелких трещин и в маленьких западинках: это *Oncophorus wahlenbergii*, *Racomitrium lanuginosum*, *R. canescens*, *Dicranum fuscescens* var. *congestum*, *D. groenlandicum*, *Polytrichum piliferum*, *P. hyperboreum*, *P. strictum* и очень редкий в данном районе *Orthotrichum killiasii*. Лишайники в основном накипные, приурочены к поверхности грунта в тех местах, где имеется мелкозем. Это те же самые виды, что и в лишайниково-кустарничково-дриадовых сообществах. К ним можно добавить *Hypogymnia subobscura*, *Parmelia omphalodes*, *Pertusaria dactylina*, *P. coriacea*, *Ochrolechia upsaliensis*. Вместе мхи и лишайники имеют проективное покрытие не более 5%.

На водораздельных увалах среди осоково-кустарничково-ерниково-моховых мелкобугорковых тундр изредка встречаются выходы песка. Они занимают небольшие площади, имеют слегка выпуклую поверхность. К ним приурочены лишайниково-кустарничковые сообщества (*Salix nummularia* + *Dryas punctata* + *Cassiope tetragona* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* + *Ledum decumbens* + *Empetrum subholarcticum* – *Ochrolechia frigida* + *Pertusaria octomela* + *Pertusaria dactylina* + *Pertusaria panyrga* + *Cetraria cucullata*). Нанорельеф почти не выражен, имеются участки голого грунта, которые занимают от 20 до 40%. Доминируют кустарнички, общее покрытие 50%, они растут вперемежку и имеют примерно равное покрытие по 5–10%: это *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Salix nummularia*, *Arctous alpina*, *Ledum decumbens*. Всегда присутствуют *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и *Betula nana*. Половина видов цветковых растений константна для всех сообществ данной ассоциации; к ним, кроме перечисленных, относятся *Poa arctica*, *Pedicularis capitata*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta*, *Minuartia macrocarpa*, *M. arctica*, *Tofieldia coccinea*, *Juncus biglumis*, *Carex melanocarpa*, *Stellaria ciliatosepala*, *Koeleria asiatica*. Остальные встречаются единично и не в каждом сообществе. Лишайников много, их общее покрытие около 20%, особенно они обильны на пятнах грунта, но растут также и среди кустарничков, самые обильные – *Ochrolechia frigida* s. l., *Pertusaria octomela*, *P. dactylina*, *P. panyrga*, *Sphaerophorus globosus*, *Asahinea chrysantha*, *Nephroma arctica*, *N. expallidum*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula* ssp. *beringiana*, *Cornicularia divergens*. Общее покрытие мхов примерно 50%, они не образуют мощной дернины, как в зональных сообществах, а дают как бы тонкую „пленку“. Основные виды – *Racomitrium lanuginosum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare* – имеют равное обилие. Небольшую примесь составляют *Polytrichum strictum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Sphenolobus minutus* и др.

Очень близки по составу и структуре к ним дриадово-кассиопевые сообщества (*Cassiope tetragona* + *Dryas punctata*), приуроченные к мысам между распадками в отдалении от реки, не на песках, но на почва легкого механического состава (супеси), с заметной примесью щебня. Отличие состоит в том, что 2 вида кустарничков (*Cassiope tetragona* и *Dryas punctata*) имеют большее, чем у других, покрытие (30 и 20% соответственно), из состава содоминантов выпадает брусника, проективное покрытие остальных видов остается тем же (5–10%). Константные виды также не меняются, дополнительно здесь встречаются *Rhodiola borealis*, *Saxifraga spinulosa*, *Cerastium beerianum* ssp. *beringianum*. Состав и распределение мхов и лишайников те же, что и в предыдущей ассоциации.

Описанные сообщества, приуроченные к выходам песков и щебня, в окрестностях пос. Кресты встречаются редко и занимают очень небольшую площадь.

Ко второй группе интразональных относятся сообщества, связанные с обширными депрессиями рельефа без глубокого вреза. Такие плоско-вогнутые обширные депрессии

(протяженность 1—4 км, ширина 0.5—2 км) между увалами заняты плоскобугристыми болотами. Это постоянно переувлажненные местообитания с относительно застойным увлажнением. В центральной части болотных массивов имеется ряд небольших (50—100 м в поперечнике) и неглубоких (менее 1 м) озер, а также серия плоско-выпуклых, почти округлых бугров диаметром от 15 до 30 м и высотой от 20 до 100 см. Бугры занимают не более 20% площади болотного массива. Растительный покров таких болот комплексный: фоновой является осоково-моховая растительность мочажин, в которую включены бугры с моховыми ерниками. Ниже дается описание мочажины болота, где был заложен стационарный участок, на котором в течение одного полевого сезона (1977 г.) проводились комплексные исследования.

Осоково-моховое болото (*Meesia triquetra* + *Drepanocladus revolvens* — *Carex stans* + *Carex chordorrhiza*).

Участок расположен в центральной части большого массива, в переувлажненной мочажине, на расстоянии более чем 50 м от бугров. Поверхность выровненная, сложение растительного покрова равномерное, во флористическом составе насчитывается 23 вида: 10 цветковых растений и 13 мхов (табл. 2). Лишайников нет. Верхний травяной ярус складывается упомянутыми в названии ассоциации осоками, его сомкнутость 70%, высота 40 см. Можно говорить о двух пологих одного яруса, слагаемого двумя видами осок — *Carex stans* (35—40 см) и *C. chordorrhiza* (20—25 см). Все остальные виды цветковых растений встречаются единично. Моховой покров толщиной 5—6 см сложен в основном *Meesia triquetra* с незначительной примесью *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Polytrichum jense-nii*, *Drepanocladus revolvens*, *D. fluitans*, *Sphagnum* spp. Сфагновые мхи и *Aulacomnium turgidum* образуют небольшие грегации, остальные растут в виде отдельных стебельков среди дернины доминанта. В течение всего лета болото не пересыхает, после дождей вода стоит над поверхностью мохового покрова, в период без дождей открытой воды нет, но моховая дернина напитана водой.

Хотя на первый взгляд растительный покров мочажины кажется очень однородным, он не абсолютно одинаков на всей обширной площади. Ближе к окраинам массива немного меньше воды и в травяном ярусе преобладает *C. chordorrhiza*, в центре массива, напротив, доминирует только *C. stans*, а в наиболее обводненных местах (в том числе у самого края бугров) — *E. angustifolium*. Иногда встречаются небольшие участки, где много *Salix pulchra* и *S. myrtilloides*. Меняется и покрытие мхов: преобладает то *Meesia triquetra*, то *Drepanocladus revolvens*, местами довольно обильны *Sphagnum aongstroemii*, *S. squarrosum*, *S. balticum*. Иногда попадаются небольшие участки „вымокания” с *Drepanocladus exannulatus* и *Calliargon stramineum*. Все эти изменения постепенны, резких границ нет, меняется обилие одних и тех же видов, а их состав остается тем же на всем протяжении огромной болотной мочажины, растительность которой мы относим к одной осоково-моховой ассоциации (*Meesia triquetra* + *Drepanocladus revolvens* — *Carex stans* + *Carex chordorrhiza*).

Совершенно другая растительность на буграх, что обусловлено иным типом увлажнения и наличием мощного (5—15 см) торфяного слоя. Растительность бугров менее однородна, но и она, по нашему мнению, представлена одной группой ассоциаций, а именно — моховыми ерниками. Общим для всех них является хорошо выраженный кустарниковый ярус из *Betula nana* сомкнутостью 50—90% и высотой 35—40 см, а также сплошной моховой покров. Флористический состав беден, отмечено всего 18 видов цветковых растений, которые встречаются на буграх во всех обследованных массивах болот. Высокую константность из них имеют *Salix pulchra*, *S. myrtilloides*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Arctagrostis latifolia*, *Eriophorum angustifolium*. Но даже и эти виды малообильны или единичны. Относительно часто присутствуют *Ledum decumbens* и *Calamagrostis holmii*. На нескольких буграх обильна брусника. Остальные виды встречаются редко и единично: *Salix reptans*, *Pyrola grandiflora*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex stans*, *Stellaria ciliatosepala*, *Saxifraga nelsoniana*, *Arctous alpina*, *Empetrum subholarticum*, *Valeriana capitata*. Различаются ерники по моховому покрову. Мы выделили 3 ассоциации (см. табл. 2): ерники политрихово-дикрановые (*Betula nana* — *Dicranum elongatum* + *Dicranum angustum* + *Polytrichum strictum*), ерники гилокомиевые (*Betula nana* — *Hylacomnium splendens* var. *alaskanum*), ерники политриховые (*Betula nana* — *Polytrichum strictum*). В политрихово-дикрановых ерниках в моховом покрове доминируют перечисленные в их названии виды, заметную примесь дают *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, а также *Sphagnum rubellum*, весьма активны печеночники *Ptilidium ciliare* и *Sphenobolus minutus*. Лишайников около 15 видов и встречаются они единично, наиболее константны *Cetraria cucullata*, *Cladina arbuscula* ssp. *beringiana*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*.

Таблица 2

Видовой состав растительных сообществ болот

Вид	Мочажины		Бугры				
	осоко- во-мее- зиевая асс. 1 (учас- ток 5)	осоко- во-мее- зиевая асс. 2	гилоко- миево- ернико- вая асс.	политри- хово-ди- краново- ернико- вая асс.	политри- хово-ер- никовая асс.	кустар- ничково- мохово- ернико- вая асс.	кустар- ничково- моховая асс.
Кустарники							
<i>Salix reptans</i>	+	-	+	-	-	-	-
<i>S. myrtilloides</i>	+	+	+	-	-	-	-
<i>S. pulchra</i>	-	+	+	+	-	+	+
<i>Betula nana</i>	+	+	90	60	40	60	10
Кустарнички							
<i>Rubus chamaemorus</i>	-	-	-	-	-	10	25
<i>Ledum decumbens</i>	-	-	-	1	-	10	10
<i>Cassiope tetragona</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Andromeda polifolia</i>	+	-	-	-	-	-	+
<i>Vaccinium uliginosum</i> ssp. <i>microphyllum</i>	-	-	+	+	-	10	+
<i>V. vitis-idaea</i> ssp. <i>minus</i>	-	-	-	-	-	-	20
Травы							
<i>Arctagrostis latifolia</i>	-	+	+	+	-	-	+
<i>Calamagrostis holmii</i>	-	-	+	+	+	+	+
<i>Eriophorum angustifolium</i>	+	+	-	2	-	-	+
<i>E. russeolum</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>E. vaginatum</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>Carex chordorrhiza</i>	30	-	-	-	-	-	-
<i>C. stans</i>	40	40	-	-	-	-	-
<i>C. rotundata</i>	-	20	-	-	-	-	-
<i>Luzula nivalis</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	-	-	+	-	-	-	+
<i>Caltha arctica</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ranunculus pallasii</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga nelsoniana</i>	-	-	+	+	-	-	+
<i>Comarum palustre</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Pyrola grandiflora</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Orthilia obtusata</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Pedicularis lapponica</i>	-	-	-	-	-	+	+
<i>P. labradorica</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>P. sudetica</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Valeriana capitata</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Senecio congestus</i>	-	-	-	-	-	-	+
Листостебельные мхи							
<i>Sphagnum aongstroemii</i>	+	-	-	-	-	-	+
<i>S. balticum</i>	+	-	+	-	-	-	-
<i>S. nemoreum</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>S. obtusum</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. rubellum</i>	-	-	-	+	-	5	30
<i>S. squarrosum</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>S. subsecundum</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. teres</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>S. warnstorffii</i>	-	-	-	-	-	-	40
<i>Polytrichum hyperboreum</i>	+	-	-	-	-	+	-
<i>P. jensenii</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. strictum</i>	-	-	10	30	60	30	1
<i>Dicranum angustum</i>	-	-	5	20	+	+	+
<i>D. elongatum</i>	-	-	10	40	30	30	5
<i>D. fuscescens</i> var. <i>congestum</i>	-	-	+	+	-	-	+
<i>D. muehlenbeckii</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Cinclidium subrotundum</i>	+	+	-	-	-	+	-
<i>Aulacomnium palustre</i>	+	+	10	+	+	-	+
<i>A. turgidum</i>	+	-	+	5	+	30	15

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Мочажины		Бугры				
	осоково-мее-зиевая асс. 1 (участок 5)	осоково-мее-зиевая асс. 2	гилокомиево-ерниковая асс.	политрихово-дикраново-ерниковая асс.	политрихово-ерниковая асс.	кустарничково-мохово-ерниковая асс.	кустарничково-моховая асс.
<i>Meesia triquetra</i>	90	80	—	—	—	—	—
<i>Drepanocladus fluitans</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>D. revolvens</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>D. vernicosus</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i>	—	—	30	+	+	+	1
<i>Hypnum subimponens</i>	—	—	+	—	—	—	—
Печеночные мхи							
<i>Ptilidium ciliare</i>	—	—	20	1	+	5	1
<i>Sphenobolus minutus</i>	—	—	—	5	5	+	+
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	—	—	—	—	—	+	1
Лишайники							
<i>Peltigera aphthosa</i>	—	—	+	—	—	—	—
<i>P. polydactyloides</i>	—	—	+	+	—	—	—
<i>Cetraria cucullata</i>	—	—	+	+	—	+	—
<i>C. islandica</i> s.l.	—	—	+	—	—	+	+
<i>C. laevigata</i>	—	—	—	—	—	—	+
<i>Dactylina arctica</i>	—	—	—	—	—	—	+
<i>Cladonia arbuscula</i> ssp. <i>beringiana</i>	—	—	—	—	5	+	2
<i>C. rangiferina</i>	—	—	—	+	5	+	2
<i>Cladonia amaurocraea</i>	—	—	—	+	5	+	2
<i>C. gracilis</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. furcata</i>	—	—	—	—	+	—	—
<i>C. stricta</i>	—	—	—	—	+	—	—

Гилокомиевые ерники отличаются от политрихово-дикрановых по соотношению мхов; здесь более обилен *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (30—40%), состав остальных видов тот же самый, но *Polytrichum strictum*, *Dicranum elongatum* и *D. angustum* имеют меньшее покрытие. Никаких других отличий ни в составе, ни в структуре нет.

Политриховые ерники можно рассматривать как следующую стадию в сукцессионном ряду после политрихово-дикрановых. Это очень обедненный вариант: из цветковых растений там растут всего еще 2 вида (кроме березки) — *Calamagrostis holmii* и *Eriophorum vaginatum*. В моховом покрове преобладает *Polytrichum strictum* (60%), кроме него заметное покрытие имеют еще *Dicranum elongatum* (30%) и *Sphenobolus minutus* (5%), остальные единичны: *Dicranum angustum*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Ptilidium ciliare*. Бугры с политриховыми ерниками имеют более выпуклую поверхность по сравнению со всеми остальными. Моховая дернина растрескивается, видно, что мхи отмирают, на поверхности отмершей части дернины в обилии поселяются накипные лишайники, появляются пятна суглинка. Высота и сомкнутость кустарничкового яруса уменьшаются соответственно до 20 см и 40%. Состояние всех растений угнетенное, налицо все признаки деградации. Это конечная стадия естественной эндогенной сукцессии. Политриховые ерники ничем не сменяются, а разрушаются и отмирают, и на их месте начинается новая сукцессия, уже не болотного ряда. Бугры с такой растительностью располагаются по краям болотных массивов, особенно в местах выхода из них водотоков.

На окраинах болота изредка встречается еще один тип бугров — с кустарничково-моховой растительностью. Бугры имеют меньшие размеры (до 10 м в поперечнике), округло-четыреугольную форму и высоту 0.5—0.8 м. На них хорошо выражен мелкобугорковый рельеф: бугорки высотой 20 см, в поперечнике 40 см образованы „кочками” *Polytrichum strictum*, которые часто пересыхают,

растрескиваются, в результате чего обнажается торф, а затем на этом месте появляется пятно суглинка. Кустарнички растут у основания таких бугорков. Основные виды — *Lequm decumbens* (30%), *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (5%), *Betula nana* (1–2%), *Rubus chamaemorus* (1–2%). Остальные виды единичны: *Calamagrostis holmii*, *Eriophorum angustifolium*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Saxifraga foliolosa*. Из мхов, кроме доминанта, довольно обильны *Dicranum elongatum*, *Sphagnum compactum*, в примеси растут *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Dicranum fuscescens* var. *congestum*, *Polytrichum hyperboreum*, а на пятнах суглинка — *Pogonatum dentatum*. Отмечено всего 10 видов лишайников, преобладают *Baeomyces carneus* и *Pertusaria dactylina*, очень характерен *Cetraria cucullata*, единичны *Cladina arbuscula* ssp. *beringiana*, *Cladonia amaurocraea*, *C. pyxidata*, *C. pocillum*. Такие бугры располагаются настолько близко друг от друга, что мочажины между ними приобретают вид извилистых ложбин. Один или два из них обычно избираются хищными птицами в качестве „столовых”. На них полностью исчезают кустарнички и остается лишайниково-моховой покров из упоминавшихся выше видов, но *Dicranum elongatum* частично замещается *D. fuscescens* var. *congestum*. На остатках костей съеденных леммингов часто растет *Tetraplodon mnioides*.

Описанные болотные массивы наиболее типичны и занимают большие пространства в исследуемом районе. Они описаны в литературе как плоскобугристые болота. С позиций структурного подхода к растительному покрову их можно рассматривать как плоскобугристо-мочажинные болотные комплексы.

В окрестностях пос. Кресты имеются болотные массивы и других типов. Широко представлены болота бугристо-ложбинного типа,⁶ приуроченные к депрессиям между увалами или к их подножиям в месте перегиба к плоским участкам. В отличие от плоскобугристых болот, где бугры располагаются на фоне обширной мочажины на значительном отдалении друг от друга, в этом типе болотного комплекса разные его элементы занимают равные площади, а бугры настолько сближены, что мочажины между ними приобретают форму ложбин. Последние имеют извилистую форму, их ширина 5–7 м, весной и осенью они сильно переувлажнены (в некоторых есть открытая поверхность воды), но летом большинство из них пересыхает. Ложбины, соединяясь друг с другом, образуют сеть. Иногда мочажины имеют вид почти правильного тетрагона диаметром около 10 м. Бугры высотой 0.5–0.8 м неправильной формы, чаще всего вытянуты, с поперечником в наиболее узких частях 2–5 м, в наиболее широких — до 20 м. На буграх, в противоположность ложбинам, всегда относительно сухо. Все бугры имеют хорошо выраженный торфяной слой мощностью 5–15 см. Растительный покров бугров и ложбин отличается и по составу и по структуре.

В ложбинах мы выделили 5 типов сообществ. В самых обводненных формируются почти чистые, густые заросли пушицы *Eriophorum angustifolium* без мохового покрова (вода в течение всего лета). Кроме пушицы, единично растут *Betula nana*, *Salix reptans*, *S. pulchra*, *S. myrtilloides*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Carex stans*.

Наиболее распространены довольно узкие ложбины с осоково-моховой ассоциацией (*Meesia triquetra* — *Carex stans*). Видовой состав их всегда беден, кроме доминантов, только *C. chordorrhiza* бывает относительно обильна, остальные виды единичны: *Salix pulchra*, *S. myrtilloides*, *Betula nana*, *Arctagrostis latifolia*, *Eriophorum russeolum*, *E. angustifolium*, *Comarum palustre*, *Pedicularis sudetica*. Сложение как травяного, так и мохового ярусов гомогенное.

В наиболее широких частях ложбин, а также в замкнутых тетрагональных мочажинах представлен другой тип, а именно осоково-моховая ассоциация с доминированием в моховом покрове *Meesia triquetra*, а в травяном — *Carex rotundata* (30–50%), *C. chordorrhiza* (30%) с примесью *C. stans* и *C. rariflora*. В остальном состав и структура сходны с предыдущей ассоциацией.

Встречаются и почти сухие кустарничково-пушицево-моховые ложбины с доминированием *Sphagnum rubellum* (80%) в моховом покрове, *Eriophorum angustifolium* (50%) в травяном и *Betula nana* (5%) и *Salix pulchra* (5%) в кустарниковом ярусе. Это уже переходный тип к растительности бугров.

⁶ Название типа условное и предварительное, в литературе по арктическим болотам описания подобного типа комплекса нам не встретились.

Довольно редок тип узких ложбин с доминированием *Arctagrostis latifolia* (40%). Это обводненный вариант, в котором в заметном обилии еще встречаются *Betula nana* (20%), *Salix pulchra* (5%), *Eriophorum angustifolium* (10%), *Comarum palustre* (5%).

Отличительная черта растительного покрова ложбин в этом типе болот — бедность видового состава, слабое его варьирование в разных ассоциациях (в основном меняется обилие доминирующих видов), гомогенность горизонтальной структуры (отсутствие деления на микрогруппировки), двухъярусное вертикальное сложение (травяной и моховой ярусы).

На буграх формируются кустарничково-мохово-ерниковые и кустарничково-моховые сообщества (см. табл. 2). Первые имеют большое сходство с моховыми ерниками на буграх в плоскобугристых болотах. Здесь тоже имеется сомкнутый (50–70%) ярус из *Betula nana*. Но, кроме этого, хорошо выражен и кустарничковый ярус из голубики и багульника. Часто оба эти кустарничка присутствуют вместе в равном (10%) обилии, иногда багульника меньше, иногда исчезает голубика, багульника же становится больше (30%), а вместе с ним и брусники (10%). Остальных видов цветковых мало, постоянны, но в небольшом обилии *Salix pulchra*, *Arctagrostis latifolia*, *Calamagrostis holmii*, изредка попадают *Pedicularis lapponica*, *Eriophorum angustifolium*, иногда довольно обильной бывает морошка. В моховом покрове наибольшее проективное покрытие имеют *Polytrichum strictum*, *Dicranum elongatum*, *Aulacomnium turgidum*, *Sphagnum rubellum*, *Ptilidium ciliare*. Они не бывают одинаково обильными в одном сообществе: если больше сфагнов, то заметно меньше дикранума и политрихума. Участие аулакомниума почти не меняется. По степени участия кустарничков мы предварительно выделили в этой группе следующие ассоциации: багульничково-моховые ерники (*Betula nana* — *Aulacomnium turgidum* — *Ledum decumbens*); голубично-моховые ерники (*Betula nana* — *Aulacomnium turgidum* + *Sphagnum* spp. — *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*) и багульничково-голубично-моховые ерники (*Betula nana* — *Aulacomnium turgidum* — *Polytrichum strictum* + *Dicranum elongatum* — *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Ledum decumbens*).

В кустарничково-моховых сообществах на буграх, кроме багульника и голубики, много морошки и брусники. Березка также присутствует, но ее покрытие 5–10%, и она не создает сомкнутого кустарничкового яруса. Обилие кустарничков меняется на разных буграх, но иногда они в равных количествах могут расти и на одном, тогда формируются полидоминантные сообщества. В тех случаях, когда становится много голубики, остальные виды кустарничков (как, например, брусника) редки или отсутствуют. Состав цветковых растений в этой группе сообществ богаче, чем в кустарничково-моховых ерниках. К перечисленным ранее видам здесь добавляются *Luzula nivalis*, *Stellaria ciliatosepala*, *Ranunculus lapponicus*, *Pedicularis labradorica*, *Senecio congestus*. Моховой покров слагается теми же видами, что и в предыдущей группе ассоциаций. Их соотношение несколько варьирует на разных буграх в сторону некоторого преобладания то сфагнов, то зеленых мхов, а иногда довольно обильны печеночники *Ptilidium ciliare*, *Sphenobolus minutus*. В этой группе мы выделили ассоциации: голубично-моховую (*Sphagnum rubellum* + *Aulacomnium turgidum* — *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*) и смешаннокустарничково-моховую (*Sphagnum rubellum* + *Sphagnum warnstorffii* — *Ledum decumbens* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* + *Rubus chamaemorus*). По составу обе они близки к кустарничково-моховым ерникам.

Подобные болотные комплексы очень характерны для исследуемого района и занимают почти такую же площадь, как и плоскобугристые болота.

Редким типом (мы встретили только один раз) являются полигональные болота. Очень небольшой участок (примерно 50–60 м в поперечнике) на I надпойменной террасе р. Пясины, ограниченной с одной стороны зарослями *Salix lanata* вдоль русла небольшой речки, с другой — подъемом на водораздельный увал, включает всего 6 рядов полигонов неправильной формы, от 8 до 15 м в поперечнике. Полигоны имеют вогнутую поверхность, переувлажнены, занимают 70% площади комплекса. Сплошной растительный покров слагается мхами (толщина дернины 6 см), доминируют *Meesia triquetra*, *Drepanocladus revolvens*, *D. exannulatus*. В травяном ярусе господствует *Carex stans* (60%) с большой примесью *Comarum palustre* (20%), менее обильны *Carex chordorrhiza*, *C. rariflora*, *Eriophorum russeolum*. Состав такой же, как в осоково-моховой мочажине плоскобугристого болота. Полигоны окружены невысокими валиками шириной 1–2 м,

которые занимают 20% площади комплекса. На валиках формируется пушицево-осоково-ерниково-моховые сообщества с доминированием *Tomenthyprnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum* (имеются включения *Sphagnum squarrosum*) в моховом покрове, *Betula nana* в кустарниковом ярусе и *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium* в травяном. Единично на валиках встречаются *Salix pulchra*, *S. reptans*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Arctagrostis latifolia*, *Stellaria ciliatosepala*, *Pedicularis labradorica*, *Comarum palustre*. Растительность узких (0.5 м) мочажин, разделяющих валики, такая же, как и на полигонах, только обилие всех видов цветковых растений, включая доминанты, несколько меньше.

Кроме трех обязательных для полигональных болот элементов, в описываемом комплексе имеется еще несколько торфяных бугров с моховыми ерниками, которые по растительности близки к аналогичным буграм в плоскобугристых болотах. Присутствие этого элемента как бы подчеркивает некоторую „экстразональность” полигональных болот в подзоне южных тундр Таймыра. Во всей своей полноте они представлены севернее в подзоне типичных тундр (Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1978; Боч, 1980).

Гомогенный растительный покров имеют болота на низких берегах озер термокарстового происхождения. Обычно это неширокие (3–5 м) полосы вокруг озера. В осоково-моховой ассоциации (*Calliergon richardsonii* – *Carex stans*) моховой покров слагается *Calliergon richardsonii*, *Drepanocladus aduncus* var. *polycarpus*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum jensenii*, *Sphagnum warnstorffii*, *Paludella squarrosa*. В травяном ярусе доминирует *Carex stans*. Кроме обычных для всех болотных мочажин *Comarum palustre*, *Eriophorum angustifolium*, *Salix pulchra*, *Betula nana*, здесь встречается еще целый ряд видов, не свойственных мочажинам плоскобугристых болот, а именно: *Saxifraga cernua*, *S. hieracifolia*, *S. nelsoniana*, *Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata*, *Nardosmia frigida*. Иногда обилие *Comarum palustre* возрастает настолько, что можно выделить сабельниково-осоково-моховую ассоциацию (*Calliergon richardsonii* – *Carex stans* + *Comarum palustre*), фрагменты которой также могут образовывать лентовидные сообщества вокруг озера. Ближе к воде постепенно исчезают мхи, заросли осоки становятся более разреженными. Собственно в воде образуются чистые заросли *Carex stans* или *Arctophila fulva*, местами попадаются небольшие участки с *Hippuris vulgaris*.

Завершая описание растительного покрова переувлажненных местообитаний, скажем еще несколько слов о гидрофильной растительности. В ручьях, водотоках, на болотах, вдоль русел и в руслах небольших речек с быстротекущей водой растет *Carex stans*, у берегов речек с медленно текущей водой формируются мощные плотные сплавины из мхов *Drepanocladus exannulatus*, *Calliergon giganteum*, *C. sarmentosum*. У самой воды вдоль ручьев всегда обилие *Polytrichum fragile*, а в русле ручьев – *Paludella squarrosa*, *Filonotis tomentella*, *Calliergon stramineum*, *C. sarmentosum*, *Drepanocladus exannulatus*, *Polytrichum jensenii*.

Наибольшей пестротой отличается растительный покров третьей группы интразональных биотопов – депрессий долинного типа. В исследуемом районе к ним относятся долины крупных рек (Пясины и Дудыпты), мелких речек и распадков.

Пойма р. Пясины шириной 30–50 м ежегодно заливается во время весенних паводков. Большая ее часть занята песчано-галечниковым пляжем с единичными растениями, часть из которых встречается только здесь: *Roegneria subfibrosa*, *Rumex sibiricus*, *Cerastium regelii*, *Polygonum laxmanii*. На низких участках поймы (особенно в устьях распадков и маленьких речек) с высоким содержанием илестых частиц в почве формируются заросли злаков (*Arctophila fulva*, *Dupontia fisheri*, *Poa alpigena*, *Deschampsia glauca*, *D. obensis*), осоки (*Carex stans*), пушиц (*Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri* – рис. 13), либо почти чистые, либо с примесью разнотравья (*Stellaria crassifolia*, *Cardamine pratensis*) и кустарников (*Salix reptans*, *S. lanata*), либо смешанные в полосе контакта чистых зарослей. Мы выделили следующие ассоциации: арктофиловая (*Arctophila fulva*); мохово-арктофиловая (*Arctophila fulva* – *Drepanocladus lapponicus*); дюпонциевая (*Dupontia fisheri*), разнотравно-мятликовая (*Poa alpigena* + *Stellaria crassifolia* + *Cardamine pratensis*); разнотравно-щучковая (*Deschampsia glauca* + *Deschampsia obensis* + *Stellaria crassifolia* + *Cardamine pratensis*); осоковая (*Carex stans*), пушицевая (*Eriophorum angustifolium*), пушицевая (*Eriophorum scheuchzeri*), ивово-осоково-мятликовая (*Poa alpigena* + *Carex saxatilis* – *Salix reptans*). Эти сообщества отличает простота горизонтального



Рис. 13. Заросли *Eriophorum scheuchzeri* на отмели р. Пясины.

и вертикального сложения (они гомогенные, одно- или двухъярусные и бедные по видовому составу), кроме перечисленных выше доминантов и содоминантов, в них единично встречаются *Juncus castaneus*, *J. arctica*, *Pedicularis sudetica*, *Calamagrostis holmii*, *Saxifraga cernua*, *Stellaria ciliatosepala*. Высота травяного яруса 25–40 см, сомкнутость 50–100%. В пойме господствуют цветковые растения. Мхи, которые являются неотъемлемым, а часто и главным компонентом зональных и большинства интразональных сообществ, или отсутствуют, или малочисленны: виды рода *Bryum*, *Calliergon stramineum*, *Drepanocladus lapponicus*, *D. uncinatus*, *Aulacomnium palustre*, *Psilopylum cavifolium*. Даже в тех случаях, когда мхи имеют высокое проективное покрытие, они не образуют мощной дернины. Отсутствуют в пойменных сообществах и лишайники, которые не выдерживают пойменного режима. Сообщества в пойме располагаются не в виде полос, а распределены в зависимости от микрорельефа, степени увлажненности и механического состава почвы.

В долинах маленьких речек вблизи их устья, на невысоких берегах, не ежегодно или вообще не заливаемых во время паводков, встречаются злаково-разнотравные и разнотравные луга. Обычно они вытянуты неширокими (5–10 м) полосами вдоль русла. Вегетативные органы злаков и разнотравья образуют здесь плотную дернину. Сложение травостоя равномерное, сомкнутость 80–95%, генеративные побеги создают более разреженный полог; высота основной массы 15–20 см, генеративных побегов 30–40 см. Сохраняется много ветоши и опада. Доминируют в таких сообществах *Pyrethrum bipinnatum*, *Allium schoenoprasum*, *Poa alpigena*, *Festuca cryophila*, в заметном обилии также встречаются *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Ranunculus borealis*, *Calamagrostis holmii*, *Veratrum lobelianum*, единично – *Rumex arcticus*, *Polygonum viviparum*, *Pedicularis verticillata*, *Arenaria stenophylla* ssp. *polaris*, *Trisetokoeleria taimyrica* и др. Обилие видов разнотравья меняется в разных сообществах: может, например, становиться больше *Sanguisorba officinalis*, *Campanula langsdorffiana*, *Galium boreale*, могут прибавляться, хотя и в небольшом количестве, *Hedysarum arcticum*, *Astragalus subpolaris*, *Cerastium maximum*, *Arenaria stenophylla* ssp. *polaris*, *Gastrolychnis affinis*. В угнетенном состоянии попадают единичные стебельки мхов родов *Drepanocladus*, *Campyllum*. Лишайники отсутствуют. Мы наметили несколько ассоциаций, исходя из доминирования видов (табл. 3). Но, может быть, имеет смысл все луговые сообщества, встречающиеся в поймах речек, рассматривать в составе единой ассоциации, так как в них меняется обилие одних и тех же видов, и они, по нашему мнению, представляют одну стадию сукцессионной серии.

Таблица 3

Видовой состав злаково-разнотравных и разнотравных луговых сообществ

Вид	Южные склоны берега р. Пясины		Долины маленьких рек				
	овсяни- цево-раз- нотрав- ный луг (учас- ток 5)	астра- галовый луг	разно- травно- мятлико- вый луг	злаково- разно- травный луг	овсянице- во-пире- трумо- вый луг	крово- хлебково- пиретру- мовый луг	подма- рени- ковый луг
Кустарники							
<i>Salix reptans</i>	+	—	—	—	—	—	—
<i>S. lanata</i>	+	—	+	+	—	—	+
<i>Betula nana</i>	+	+	—	—	—	—	—
Кустарнички							
<i>Salix nummularia</i>	5	2	—	—	—	—	—
<i>Dryas punctata</i>	10	10	—	—	—	—	—
<i>Arctous alpina</i>	2	+	—	—	—	—	—
<i>Vaccinium uliginosum</i> spp. <i>microphyllum</i>	2	+	—	—	—	—	—
Травы							
<i>Equisetum arvense</i> s. l.	1	+	10	—	2	+	+
<i>Alopecurus alpinus</i>	—	+	—	—	—	—	—
<i>Calamagrostis holmii</i>	—	—	1	1	+	+	+
<i>Trisetum spicatum</i>	+	—	—	—	—	—	—
<i>Koeleria asiatica</i>	1	+	—	—	—	+	—
<i>Trisetokoeleria taimyrica</i>	—	—	—	—	+	+	—
<i>Poa arctica</i>	+	1	—	—	—	—	—
<i>P. sublanata</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. alpigena</i> s. l.	+	1	10	50	+	—	+
<i>P. glauca</i>	+	—	—	—	—	—	—
<i>Festuca cryophila</i>	20	3	10	+	30	+	+
<i>F. vivipara</i>	10	5	—	—	—	—	—
<i>Carex melanocarpa</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Juncus castaneus</i>	—	—	—	+	—	—	—
<i>Luzula confusa</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Veratrum lobelianum</i>	—	—	1	1	+	3	+
<i>Allium schoenoprasum</i>	—	—	20	+	3	+	—
<i>Rumex arcticus</i>	—	—	+	—	—	—	—
<i>Polygonum viviparum</i>	+	+	+	—	+	1	+
<i>P. bistorta</i> s. l.	+	—	—	—	—	—	—
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	+	+	—	10	—	—	—
<i>Cerastium jenisejense</i>	—	—	+	+	+	+	+
<i>C. maximum</i>	+	3	—	—	—	—	—
<i>Minuartia arctica</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Arenaria stenophylla</i> ssp. <i>polaris</i>	+	+	+	+	+	+	—
<i>Silene paucifolia</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Gastrolychnis affinis</i>	+	+	—	+	+	+	—
<i>Dianthus repens</i>	3	+	—	—	—	—	—
<i>Ranunculus borealis</i>	—	—	20	10	+	+	5
<i>Arabis septentrionalis</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Parrya nudicaulis</i>	—	+	—	—	—	—	—
<i>Rhodiola borealis</i>	+	—	—	—	—	—	—
<i>Saxifraga nelsoniana</i>	+	—	—	—	—	—	—
<i>S. spinulosa</i>	—	+	—	—	—	—	—
<i>Potentilla stipularis</i>	+	—	—	—	—	—	—
<i>Sanguisorba officinalis</i>	+	—	+	—	+	30	+
<i>Astragalus subpolaris</i>	20	60	—	—	—	—	—
<i>Hedysarum arcticum</i>	2	+	—	—	—	3	+
<i>Pachypleurum alpinum</i>	+	+	—	—	+	+	+
<i>Armeria maritima</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Polemonium boreale</i>	+	+	—	—	—	—	—
<i>Myosotis asiatica</i>	5	3	—	—	—	—	—
<i>Thymus reverdattoanus</i>	+	1	—	—	—	—	—

Таблица 3 (продолжение)

Вид	Южные склоны берега р. Пясины		Долины маленьких рек				
	овсяни- цево-раз- нотрав- ный луг (учас- ток 5)	астра- галовый луг	разно- травно- мятливо- вый луг	злаково- разно- травный луг	овсянице- во-пире- трумо- вый луг	крово- хлебково- пиретро- вый луг	подма- рени- ковый луг
<i>Lagotis minor</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pedicularis verticillata</i>	3	-	+	-	-	-	-
<i>Galium boreale</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Valeriana capitata</i>	5	1	-	-	-	2	70
<i>Campanula langsdorffiana</i>	10	-	-	-	-	-	-
<i>Erigeron eriocephalus</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Antennaria villifera</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Pyrethrum bipinnatum</i>	+	+	30	10	60	50	25
<i>Artemisia borealis</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>A. tilesii</i>	+	-	-	+	-	-	+
<i>Arnica iljinii</i>	+	10	-	-	-	-	-
<i>Taraxacum ceratophorum</i>	+	-	-	-	-	-	-
Листостебельные мхи							
<i>Pogonatum umigerum</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Polytrichum juniperinum</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>P. hyperboreum</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>P. piliferum</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>P. strictum</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Ditrichum flexicaule</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Saelania glaucescens</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Ceratodon purpureus</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Distichum capillaceum</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Racomitrium canescens</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Anisothecium vaginale</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Dichodontium pellucidum</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Dicranum angustum</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>D. fuscescens</i> var. <i>congestum</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostre</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Barbula</i> sp.	+	+	-	-	-	-	-
<i>Aloina brevirostris</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Tortula ruralis</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Encalypta affinis</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>E. alpina</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>E. procera</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>E. rhabdocarpa</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Funaria hygrometrica</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Leptobryum pyriforme</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Pohlia cruda</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>P. prolifera</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Bryum wrightii</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Aulacomnium turgidum</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Abietinella abietina</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Thuidium recognitum</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Drepanocladus aduncus</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>D. uncinatus</i>	5	+	-	-	-	-	+
<i>Calliergon sarmentosum</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Tomenthypnum nitens</i>	+	+	-	-	-	-	+
<i>Brachythecium mildeanum</i>	+	+	-	-	-	-	+
<i>B. campestre</i>	+	+	-	-	-	-	+
<i>Eurynchium pulchellum</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Hypnum subimponens</i>	5	+	-	-	-	-	-
<i>Rhytidium rugosum</i>	1	+	-	-	-	-	-
<i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i>	1	+	-	-	-	-	+

Вид	Южные склоны берега р. Пясины		Долины маленьких рек				
	овсяни-цево-раз-нотрав-ный луг (учас-ток 5)	астра-галовый луг	разно-травно-мятливо-вый луг	злаково-разно-травный луг	овсянице-во-пире-трумов-ый луг	крово-хлебково-пиретру-мовый луг	подма-ренни-ковый луг
Песчаночные мхи							
<i>Orthocaulis kunzeanus</i>	+	+	-	--	-	-	--
<i>Cephaloziella arctica</i>	+	+	-	--	-	-	--
<i>Marchantia polymorpha</i>	+	+	-	-	-	-	-
Лишайники							
<i>Peltigera spuria</i>	+	+	-	--	-	-	-
<i>P. venosa</i>	+	+	-	--	-	-	-
<i>Solorina saccata</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Lecanora epibryon</i>	+	+	-	--	-	-	-
<i>Pachyospora verrucosa</i>	+	+	-	--	-	-	-
<i>Cetraria cucullata</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>C. laevigata</i>	+	+	+	--	-	-	-
<i>Cladonia pocillum</i>	+	+	-	-	-	-	-

Крутые и высокие склоны южной экспозиции коренного берега р. Пясины представляют исключительно благоприятные в микроклиматическом отношении биотопы. Почвы (супеси и легкие суглинки) за вегетационный период оттаивают на 110–120 см. Защищенные мощным снежным покровом от низких зимних температур, дренированные и хорошо прогреваемые летом, они являются как бы „оазисами”, где развивается пышная растительность лугового типа со сплошным покровом из злаков и разнотравья. Особенности экологических условий, обусловленные характером биотопа, различия в гидротермическом режиме верхних и нижних частей склона отражаются на распределении основных групп доминантов. Вверху преобладают злаки, в средней и нижней частях — обильнее разнотравье (сообщества такого типа в литературе получили название „клинальные” — см. Василевич, 1967). Здесь встречается около 80 видов цветковых растений, что составляет $\frac{1}{3}$ флоры района. Ядро флоры луговых сообществ образуют не бореальные и гипоарктические виды (30%), как можно было бы ожидать, а арктические и арктоальпийские (70%), которым принадлежит ведущая роль в формировании сообществ: *Festuca vivipara*, *Poa alpigena*, *Hedysarum arcticum*, *Astragalus subpolaris*.

Особенность тундровых лугов — участие в них *Dryas punctata*, обилие которой зависит от густоты и сомкнутости травяного яруса. Светолюбивый арктоальпийский кустарничек предпочитает участки с менее плотным или нарушенным растительным покровом. Под сомкнутым и густым пологом разнотравья с обилием ветоши *D. punctata* представлена только ювенильными экземплярами. Встречаются также кустарники *Betula nana* и *Salix lanata*. Моховой покров сильно угнетен, образует „щеточку” толщиной 3–4 мм. Лишайники единичны.

Наиболее широко представлена группа злаково-разнотравных сообществ с доминированием в травяном ярусе *Astragalus subpolaris* (40–60%), *Festuca cryophila* (5–25%), *F. vivipara* (5–25%), разнотравье (10–15%) представлено *Cerastium maximum*, *Myosotis asiatica*, *Thymus reverdattoanus*, *Valeriana capitata*, *Arnica iijinii*. Сообщества этой группы отличаются очень густым и сомкнутым (100%) покровом высотой (12) 14–25 (30) см. Нижний полог образован листьями *Astragalus subpolaris*, верхний — злаками и остальными видами разнотравья. Поверхность почвы выстилает слой ветоши толщиной 1–2 см, ограничивающий развитие кустарничков, которые здесь малообильны и занимают небольшие участки на границах сообществ, где покров более разрежен. Иногда встречаются менее сомкнутые (70–80%) сообщества с доминированием *Hedysarum arcticum*. В них покрытие *Dryas punctata* может достигать 15–20%. Высота кустарничкового яруса 3–5 см, разнотравного — 25–30 см.



Рис. 14. Злаково-разнотравный луг на южном склоне берега р. Пясины.

Один из таких склонов был выбран в качестве стационарного участка, на котором в течение 3 полевых сезонов проводились комплексные биогеоценологические исследования.

Овсяничево-разнотравно-астрагаловый луг (*Astragalus subpolaris* + *Mixerbae* + *Festuca cryophila* + *Festuca vivipara*). Участок расположен на высоком крутом юго-западном склоне берега р. Пясины, поднимающемся под углом около 40° в 30 м от уреза воды. Это хорошо дренированный экотоп, в зимнее время укрытый снегом, который быстро сходит к середине или концу июня. Экспозиция обеспечивает оптимальный температурный режим во время вегетации. Площадь сообщества около 100 м². Общий флористический состав — 98 видов, в том числе цветковых 49, мхов 41 (38 листостебельных и 3 печеночных), лишайников 8 (см. табл. 3). Доминируют злаки и разнотравье (рис. 14). Сомкнутость покрова (с ветошью) 100%. Характерна полидоминантность состава: из злаков преобладают *Festuca cryophila*, *F. vivipara*, высокую встречаемость имеют также *Poa arctica*, *Koeleria asiatica*, из разнотравья наиболее массовы *Astragalus subpolaris*, *Valeriana capitata*, *Dianthus repens*, *Pedicularis verticillata*, *Thymus reverdattoanus*. Часто встречаются *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Cerastium maximum*, *Arenaria stenophylla* ssp. *polaris*, *Hedysarum arcticum*, *Pyrethrum bipinnatum*, *Erigeron eriocephalus*, *Myosotis asiatica*; очень характерны, хотя и не обильны, *Arnica iljinii*, *Antennaria villifera*, *Sanguisorba officinalis*, *Artemisia tilesii*, *Silene paucifolia*, *Polemonium boreale*, *Armeria maritima*. Злаки образуют равномерный покров, а разнотравье распределено куртинами, что создает мозаичность покрова, особенно заметную во время цветения *Dianthus repens*, *Campanula langsdorffiana*, *Arnica iljinii*, *Astragalus subpolaris*, *Pedicularis verticillata*, *Hedysarum arcticum*. Как и во всех луговых сообществах южных склонов в исследуемом районе, здесь есть кустарнички *Dryas punctata*, *Salix nummularia*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* и кустарники *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. reptans*. Кустарничков больше всего в верхней части склона, злаков — в средней, разнотравье распределено равномерно.

Из-за густого травяного покрова мхи находятся в угнетенном состоянии. Ранней весной, когда травостой еще нет, хорошо видно, что местами мхи сплошь покрывают почву, но они не образуют мощной дернины, как в зональных сообществах. Это скорее очень тонкая „щетка” из стебельков (высотой 0.3–0.5 см) *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Pogonatum urnigerum*, *Myurella julacea*, *Pohlia cruda*, *Tortula ruralis*, *Ditrichum flexicaule*, *Distichum capillaceum*, *Saelania glaucescens*, *Racomitrium canescens* и др. Особенно хорошо развиваются мхи там, где цветковые растения не растут — на боковых стенках уступов, в трещинах в почве. Они распределяются неравномерно, небольшими латками, образуя грегации. Когда трава отрастает, они не видны под густым сплетением листьев и стеблей. Лишайники еще малочисленнее и встречаются единично (см. табл. 3).

Высота вертикального профиля 50 см (рис. 15). Можно выделить травяной, кустарничковый и моховой ярусы. В травяном различаются 2 полога: верхний высотой 20–50 см слагается в основном злаками (*Festuca cryophila*, *F. vivipara*, *Koeleria asiatica*), но также и разнотравьем (*Valeriana capitata*, *Arnica iljinii*, *Pyrethrum bipinnatum*). Такую же высоту имеют и малочисленные кустарнички; второй полог (20–30 см) сложен главным образом представителями разнотравья (*Campanula langsdorffiana*, *Dianthus repens*, *Cerastium maximum*, *Pedicularis verticillata* и др.). Кустарничковый ярус (3–5 см) слагается *Dryas punctata*, *Salix nummularia*, *Arctous alpina*. сюда же попадает *Thymus reverdattoanus*. О наземном моховом ярусе говорилось выше.

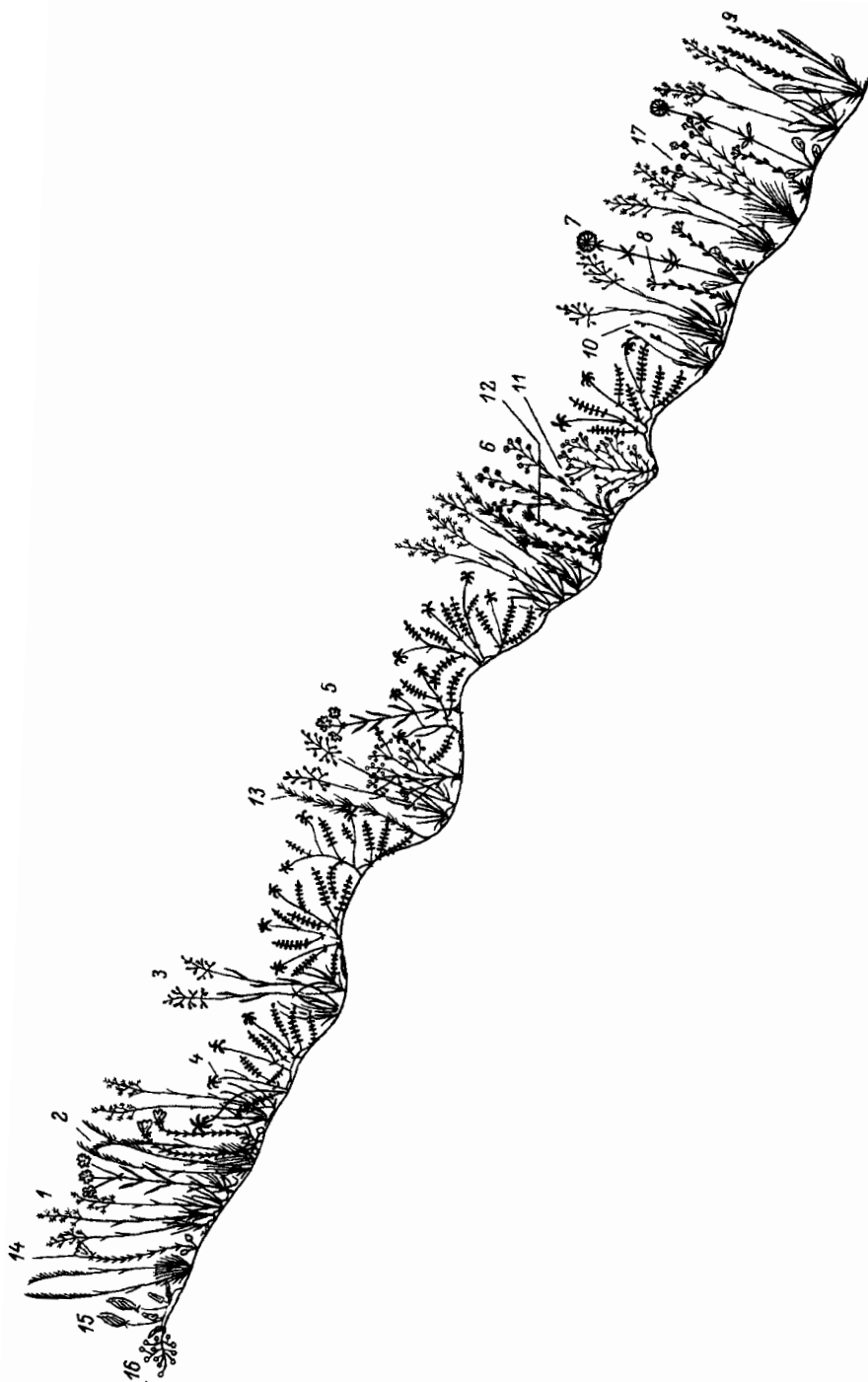


Рис. 15. Вертикальный профиль злаково-разнотравного луга на южном склоне берега р. Пясины.

1 - *Festuca corymbosa*, 2 - *F. vivipara*, 3 - *Poa alpigena*, 4 - *Cerastium maximum*, 5 - *Astragalus subpolaris*, 6 - *Myosotis asiatica*, 7 - *Valeriana capitata*, 8 - *Antennaria villifera*, 9 - *Polygonum viviparum*, 10 - *Carex melanocephala*, 11 - *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, 12 - *Erigeron erioccephalus*, 13 - *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, 14 - *Campanula langsdorffiana*, 15 - *Dryas punctata*, 16 - *Salix nummularia*, 17 - *Arenaria stenophylla* ssp. *polaris*.



Рис. 16. Подножие яров с разнотравными группировками, образованными видами, спускающимися со склона.



Рис. 17. Заросли *Salix lanata* и луговые сообщества в долине маленькой речки.

Высокий берег р. Пясины изрезан ложбинами. Склоны этих ложбин, обращенные на север, заняты кустарничково-моховыми группировками с доминированием *Cassiope tetragona* (30–60%) и *Dryas punctata* (15–50%). Общее покрытие 100%, проективное покрытие цветковыми 60–70%. Содоминируют *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* (3–5%), *Salix nummularia* (5–10%). В верхних частях склонов здесь обычны виды луговых сообществ *Festuca cryophila*, *F. vivipara*, *Myosotis asiatica*, *Koeleria asiatica*, *Pyrethrum bipinnatum*, *Cerastium maximum*, *Hedysarum arcticum*, в нижних, менее дренированных, нивальных – *Oxyria digyna*, *Pachypleurum alpinum*, *Saxifraga nelsoniana*, *Lagotis minor*, *Antennaria villifera*, а с пнища ложбин заходят *Betula nana* и *Salix lanata*. Всего в этих сообществах встречается до 80 видов цветковых растений. Сплошной

моховой покров толщиной 3—4 см образован *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Drepanocladus uncinatus* с примесью *Aulacomnium turgidum*. Характерно двухъярусное сложение: высота приземного яруса, образованного мхами и вегетативными органами *Dryas punctata*, 3—4 см, верхнего кустарничкового — 18—25 см.

У подножия высокого берега р. Пясины иногда формируются разнотравные сообщества из видов, которые „спускаются” с яров (рис. 16). Общая сомкнутость травостоя здесь меньшая, чем в луговых сообществах склонов (40—60%), и явно преобладает разнотравье, хотя присутствуют и злаки. Обильнее других бывают *Hedysarum arcticum*, *Astragalus subpolaris*, *Potentilla stipularis*, *Allium schoenoprasum*, *Arenaria stenophylla* ssp. *polaris*, *Myosotis asiatica*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis verticillata*, *Pyrethrum bipinnatum*, *Arabis septentrionalis*, *Polemonium boreale*, *Arnica iljinii*. Только в этих сообществах встречаются *Chamaenerion latifolium* и *Phlojodicarpus villosus*. Всего в них отмечено примерно 30 видов (заметно меньше, чем на ярах). Часто в такие заросли разнотравья внедряется низкорослая (20 см) ива *Salix lanata*.

Луговые сообщества — обычный компонент растительного покрова подзоны южных тундр на Таймыре, но встречаются они небольшими фрагментами и в целом занимают не более 1—2% площади.

В долине р. Пясины на склонах берега имеются участки незакрепленных песков. Растительный покров здесь сильно разрежен, покрытие не более 30%, наиболее обильны *Festuca cryophila*, *Polygonum laxmanii*, *Papaver pulvinatum*, *Artemisia borealis*, характерны также *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *Luzula confusa*, *Rumex graminifolius*, *Dianthus repens*, *Armeria maritima*. Специфичность условий экотопа отражается на форме роста видов, большинство которых встречается небольшими группами, образуя дерновинки. По мере увеличения задернения (до 50—80%) уменьшается обилие *Papaver pulvinatum*, *Artemisia borealis*, *Festuca cryophila*, возрастает роль мятликов *Poa alpigena* и *P. arctica*, становится больше *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Luzula confusa*, появляются бобовые — *Astragalus subpolaris*. Моховой покров развит слабо, представлен преимущественно *Polytrichastrum alpinum*, лишайники отсутствуют.

Для долин притоков р. Пясины, в том числе и такого крупного, как р. Дудыпта, характерны кустарничковые заросли из *Salix lanata* (рис. 17). Они вытянуты вдоль русла неширокими полосами (20—30 м), сомкнутость их 50—100%. Высота кустов меняется от 0.8 до 2.5 м, но наиболее обычная 1.8—2.0 м. Из других кустарников в таких зарослях единично попадает только *Betula nana*. По участию в нижних ярусах различных видов выделяется несколько групп ассоциаций: ивняки разнотравные, хвощовые, осоково-моховые, разнотравно-кустарничковые.

Наиболее хорошо представлены разнотравные ивняки (*Salix lanata* — *Mixherbae*). Покрытие травяного яруса 30—90%, высота — 15—30 см. В различных сочетаниях доминируют *Ranunculus borealis*, *Veratrum lobelianum*, *Trollius asiaticus*, *Polygonum viviparum*, *Hedysarum arcticum*, *Astragalus subpolaris*, *Galium boreale*, *Pyrethrum bipinnatum*, *Sanguisorba officinalis*, *Cardamine macrophylla*, *Nardosmia frigida*. Чаще всего встречающиеся комбинации: *Ranunculus borealis* + *Hedysarum arcticum* + *Astragalus subpolaris* + *Galium boreale* — чистые заросли (покрытие 90%) или с примесью *Pyrethrum bipinnatum*, *Cardamine macrophylla*, *Veratrum lobelianum*, *Trollius asiaticus*, а также *Trollius asiaticus* + *Veratrum lobelianum*. Обычный компонент, иногда обильный (10—15%) — *Equisetum arvense* ssp. *boreale*. Только здесь растут *Ranunculus monophyllus*, *Cardamine macrophylla*, *Delphinium elatum*, *Potentilla gelida*, *Saussurea parviflora*, характерны злаки *Calamagrostis holmii*, *Poa alpigena*, *P. alpina*, *Festuca cryophila*, *Trisetum spicatum*. Всего в ивняках этой группы отмечено около 80 видов.

Особый случай представляют нардоосмиевые ивняки (*Salix lanata* — *Nardosmia frigida*) с почти сплошным покровом из *Nardosmia frigida*. Подобные сообщества формируются на слабовогнутых переувлажненных участках пологих склонов речных долин, встречаются редко. Проективное покрытие *N. frigida* 60—80%, мхов 20—30%. В моховом покрове доминируют *Drepanocladus uncinatus* и *Sphagnum* sp., образующий подушки диаметром 15—20 см и высотой 8—10 см. Мощность неразложившегося опада из листьев *N. frigida* может достигать нескольких сантиметров. Видовой состав нардоосмиевых ивняков беден: всего около 30 видов цветковых растений, в конкретных сообществах — 15—17.

К низким прирусловым участкам, частично затопляемым во время весеннего половодья, приурочены хвощовые ивняки. Сомкнутость ивы 70—100%, высота —

1.7–2.0 м, реже попадаются более низкорослые (0.8–1.1 м) и разреженные (40–50%) заросли. В травяном ярусе доминирует *Equisetum arvense* ssp. *boreale*. Поверхность почвы покрыта тонким слоем листьев (опада), сквозь которые прорастает хвощ. Если остальные виды цветковых растений единичны, то это хвощово-ивовая ассоциация (*Salix lanata* – *Equisetum arvense* ssp. *boreale*). Если, кроме хвоща, обильны виды разнотравья (*Veratrum lobelianum*, *Nardosmia frigida*, *Ranunculus borealis*, *Trollius asiaticus*, *Pyrethrum bipinnatum*, *Hedysarum arcticum*, *Galium boreale*), то мы выделяем разнотравно-хвощово-ивовую ассоциацию (*Salix lanata* – *Equisetum arvense* ssp. *boreale* + *Mixherbae*). Из перечисленных видов разнотравья в конкретных сообществах наиболее обильными бывают одновременно 1–3 вида, поэтому эту ассоциацию можно разделить на несколько вариантов или каждый их них принять за самостоятельную ассоциацию. Поскольку состав разнотравья в них сходен, мы склоняемся относить их к одной ассоциации. Кроме уже названных видов, в этом типе ивняков постоянны *Poa arctica*, *P. alpigena*, *Polygonum viviparum*, *Myosotis asiaticus*, *Pachypleurum alpinum*, *Angelica decurrens*, *Parnassia palustris*, *Lagotis minor*, *Antennaria villifera* и др. Общее покрытие разнотравья 20–25%. Всегда присутствуют мхи, но обычно они образуют очень тонкую дернину и чаще растут небольшими скоплениями или отдельными стебельками. Наиболее характерны виды *Drepanocladus uncinatus*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum fragile*, *Calliergon stramineum*, *C. cordifolium*, *Distichum capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Campylium polygamum*. Только здесь найдены *Hypnum lindbergii* (бывает обилён), *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Climacium dendroides*, *Thuidium philibertii*, *T. recognita*. Лишайников почти нет, очень редко можно встретить единичные особи *Peltigera canina* и *P. aphthosa*.

На плоских слабозаболоченных участках долин довольно редко встречаются осоково-моховые ивняки (*Salix lanata* – *Drepanocladus uncinatus* – *Carex stans*). Высота *Salix lanata* в зависимости от положения в рельефе 50–60 см (сомкнутость 40%) или 1.5–1.7 м (сомкнутость 60–70%). Разреженный травяной ярус высотой 20–30 см образован *Carex stans* с примесью *Nardosmia frigida*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*. Его проективное покрытие 25–40% (*C. stans* – 25–30%, *E. arvense* ssp. *boreale* – 5–10%, *N. frigida* – 5%), в составе насчитывается около 30 видов. Почву покрывает сплошной моховой покров (толщиной 4–5 см) из *Drepanocladus uncinatus* с примесью *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Sphagnum* sp., лишайники отсутствуют.

Разнотравно-кустарничковые ивняки (*Salix lanata* – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Mixherbae*) занимают пологие песчаные склоны I надпойменной террасы в расширенной части долины реки. Верхний ярус высотой 30–50 см и сомкнутостью 70–80% слагают *Salix lanata* (40–50%), *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* (20–30%), *Betula nana* (10%). В разреженном травостое (проективное покрытие 20–25%) доминируют бобовые – *Astragalus frigidus*, *A. subpolaris*, *Hedysarum arcticum*, иногда с примесью *Equisetum arvense* ssp. *boreale*. Покров из бобовых мозаичный, в виде небольших куртин, в местах, где верхний ярус менее сомкнут. Из других видов довольно обычны *Arctagrostis arundinacea*, *Festuca cryophila*, *Allium schoenoprasum*, *Polygonum viviparum*, *Potentilla stipularis*, *Sanguisorba officinalis*, *Myosotis asiatica*, *Campanula langsdorffiana*. Всего в этих сообществах отмечено 72 вида цветковых растений. На поверхности почвы нередки пятна голого грунта диаметром 10–15 см. Моховой покров, более развитый в верхней части склона, состоит из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus uncinatus*.

Описанные выше ивовые сообщества связаны между собой переходными сообществами, в сложении нижних ярусов которых в равной степени участвуют виды основных типов ивняков. Кроме того, их видовой состав отчасти зависит от окружающей растительности. Так, близость тундровых сообществ сказывается на появлении (по краю ивняков), иногда в заметном обилии, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, а соседство болотных сообществ – в заходе *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*.

Флора долинных ивняков насчитывает около 110 видов, что составляет 42% от всей флоры района, т. е. почти половина видов цветковых растений в долинных группировках, из них только в ивняках встречаются *Ranunculus monophyllus*, *Cardamine macrophylla*, *Potentilla gelida*, *Delphinium elatum* ssp. *elatum*, *Saussurea parviflora*.

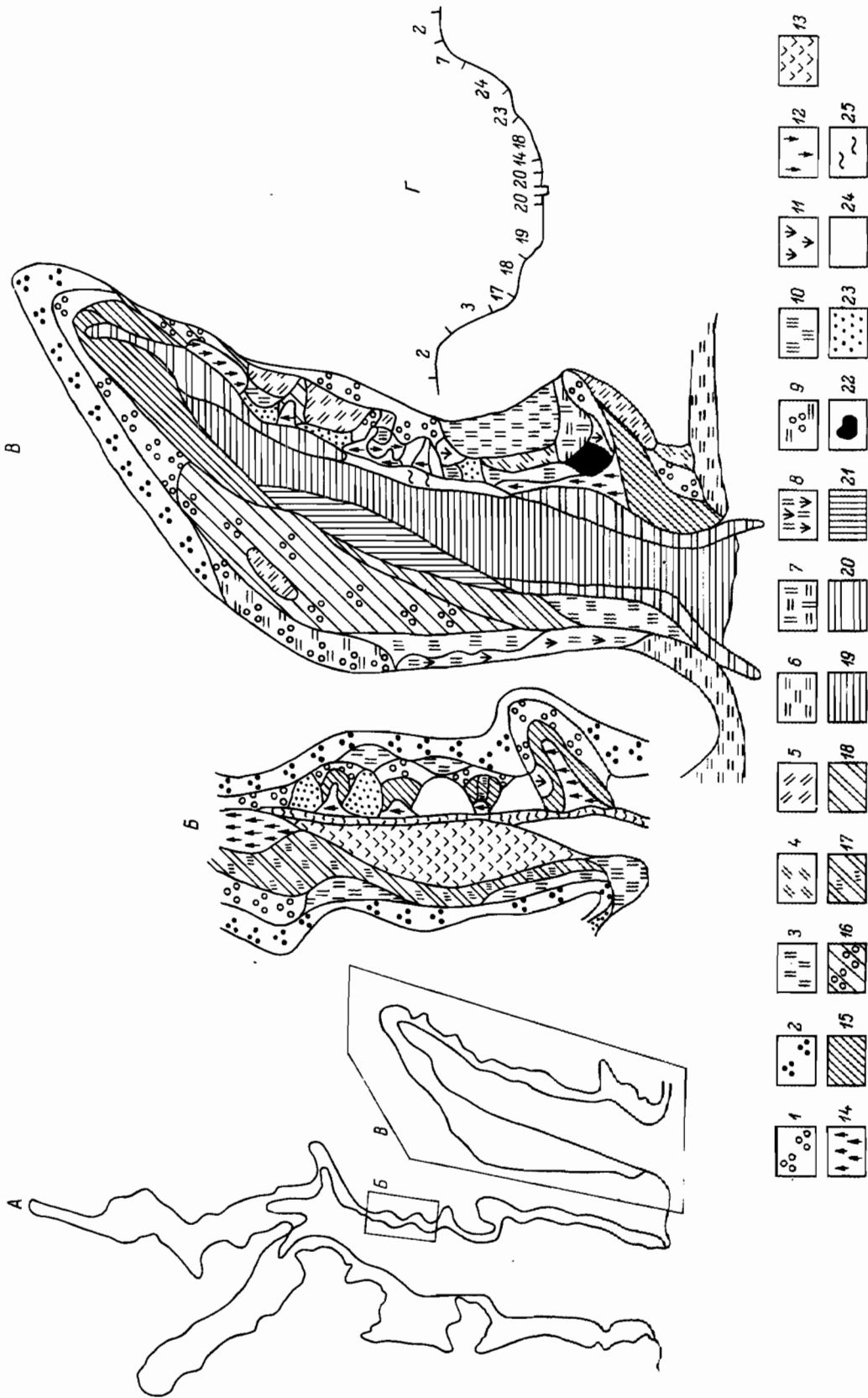


Рис. 18. Распадок, выходящий в долину р. Пясины.

Наиболее пестр растительный покров распадков – коротких долин, образовавшихся в результате термокарста и снеговой эрозии. Это очень характерный элемент рельефа равнинной территории Таймыра, но в окрестностях пос. Кресты их немного. Распадки начинают образовываться на месте ложбин, которые прорезают высокий берег р. Пясины; они постепенно углубляются в результате пятающейся эрозии. Они имеют причудливые очертания благодаря множеству отрогов 2-го и 3-го порядков, отходящих от основного русла. Зимой долины забиты снегом вровень с краями. Весной по днищу распадков текут бурные потоки. В зависимости от количества снега и скорости его таяния ручей может функционировать все лето или пересыхать в середине августа. В их верховьях, а также на крутых склонах часто образуются оползни. Пестрота растительного покрова в распадках вполне понятна, поскольку разнообразны условия среды: имеются

Рис. 19. Картограмма распределения растительных сообществ в распадке.

А – общая конфигурация распадка, Б – фрагмент основной долины, В – боковой отрог, Г – вертикальный разрез через долину. Кустарничковые сообщества в верхней части склонов: 1 – разнотравно-хвощово-моховой ивняк из *Salix lanata*; 2 – кустарничково-лишайниково-моховой ерник. Кустарничковые сообщества в средней части склонов: 3 – мохово-голубичное; 4 – кассиопеево-вороничное; 5 – кустарничково-кассиопеевое; 6 – разнотравно-дриадовое; 7 – кустарничковое из *Cassiope tetragona*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Dryas punctata*; 8 – то же, что и 7, но с заметной примесью разнотравья *Hedysarum arcticum*, *Cerastium maximum*, *Campanula langsdorffiana*; 9 – то же, что и 7, но с заметной примесью кустарников *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. pulchra*. Кустарничковые сообщества в нижней части склонов: 10 – разнотравно-лишайниково-мохово-полярноивовое. Травяные сообщества в верхней части склонов: 11 – заросли *Hedysarum arcticum*; 12 – заросли *Polygonum viviparum*. Травяные сообщества в нижней части склонов: 13 – мохово-полярноивово-осоковое (с *Carex stans*); 14 – мохово-разнотравное (с *Ranunculus pygmaeus*, *R. sulphureus*, *Bryum* sp). Моховые сообщества в нижней части склонов: 15 – разнотравно-хвощово-крючковатодрепанокладусовое (с *Pachypleurum alpinum*, *Lagotis minor*, *Ranunculus borealis*, *Veratrum lobellianum*, *Parnassia palustris*; 16 – то же, что 15, но с редкими кустами *Salix lanata*; 17 – разнотравно-лишайниково-крючковатодрепанокладусовое (с *Pachypleurum alpinum*, *Saxifraga nelsoniana*, *Oxyria digyna*, *Stereocaulon alpinum*); 18 – то же, что 17, но с заметным участием *Salix polaris*. Моховые сообщества на днище: 19 – осоково-печеночниково-лозовиднокаллиергоновое (с *Carex tripartita*, *Anthelia juratzkana*); 20 – дернина *Calliergon richardsonii*; 21 – осоково-полярноивово-ракомитриевое (с *Carex tripartita*, *Salix polaris*, *Racomitrium canescens*). Лишайниковые сообщества в средней части вогнутых склонов на месте снежника: 22 – мохово-лишайниковое (с *Pannaria pezizoides*, *Baeomyces carneus*, *Stereocaulon rivulorum*, *Drepanocladus uncinatus*). Оползни: 23 – с единичными цветковыми растениями или пионерными мхами; 24 – лишайные сосудистых растений; 25 – русло ручья.



склоны различной экспозиции, крутизны, прорезающие их ложбины неодинаковы; на это также накладываются разные глубина снежного покрова и время его стаивания.

Нами были описаны и детально зарисованы все растительные сообщества в одном из таких распадков. Распадок имеет длину около 350 м, ширина по верхним краям берега в его низовьях у выхода в долину р. Пясины около 100 м, в верховьях — 20–30 м (рис. 18, 19). Общая легенда картосхемы растительности (масштаба 1 : 1000) насчитывает 40 номеров, соответствующих ассоциациям, т. е. почти столько же, сколько нами выделено для всей остальной территории. Размеры сообществ невелики, чаще всего несколько квадратных метров; иногда они вытянуты на десятки метров, но тогда их ширина не превышает 10 м. Размер и конфигурация сообществ зависят от их положения на склоне и от характера самого склона. Их распределение подчиняется четким закономерностям. Один из важнейших регуляторов распределения растений — снег, в частности длительность его лежания в летнее время. Именно этот фактор ограничивает развитие разных групп растений, сначала кустарников, затем кустарничков и, наконец, трав. В местах с наиболее длительным лежанием снега могут существовать уже только мхи и лишайники.

Сообщества на склонах распадка мы объединили в 4 группы.

I. Сообщества на перегибе плоской поверхности в долину распадка.

В верховьях и в средней части распадков глубина снежного покрова в месте перегиба в долину немного большая, чем на плоских участках увалов, но сходит он в одно и то же время — в начале июня. Здесь формируются сообщества с доминированием березки карликовой — моховые ерники, которые были описаны выше при характеристике переходных между зональными и интразональными сообществами. Ближе к выходу в долину р. Пясины кромка берега занята кустарничковыми сообществами *разнотравно-дриадовой ассоциации* (*Dryas punctata* — *Mixerbae*). Снега здесь меньше, чем на плакорах, и сходит он несколько раньше. Эти сообщества граничат с лишайниково-кустарничково-дриадовыми (описанными ранее), от которых отличаются заметным участием разнотравья. Дриада образует плотную шпалеру, ее покрытие 70%. Травяной ярус сомкнутостью 40% слагается *Hedysarum arcticum*, *Cerastium maximum*, *Campanula langsdorffiana*, *Antennaria villifera*, *Silene paucifolia*, *Valeriana capitata*, *Myosotis asiatica*, *Festuca cryophila*, *Luzula confusa*. Кроме дриады, здесь растут и другие кустарнички — *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Arctous alpina*. Мхи (общее покрытие 20%) не создают сплошного покрова, а образуют отдельные скопления: *Polytrichum strictum*, *P. piliferum*, *Dicranum fuscescens* var. *congestum*, *Rhytidium rugosum*. Лишайников тоже мало (10%), в основном *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, а также *C. islandica* s. l., *Cladina rangiferina*, *Nephroma expallidum*, *Peltigera aphthosa*, *Alectoria ochroleuca*.

II. Сообщества верхней половины склона.

Снег здесь глубокий, более 1 м, но сходит относительно быстро в начале июля, в течение лета — это дренированные местообитания. Здесь формируются сообщества с доминированием кустарничков *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, *Cassiope tetragona* (рис. 20). Они могут расти примерно в равном обилии все вместе или образовывать разные комбинации из 2, 3 и более видов. В составе кустарничковых сообществ много общего. Прежде всего они двухъярусные, с густым (сомкнутость 70–90%), низкорослым (5–20 см) кустарничковым ярусом и чаще фрагментарным, реже сплошным лишайниково-моховым (мощность 1–3 см). В верхнем ярусе, кроме уже названных видов кустарничков, всегда есть *Salix polaris*, *S. nummularia*, *Dryas punctata*, *Pyrola grandiflora*, реже *Arctous alpina*. Эти виды могут быть более или менее обильными. Довольно постоянно, хотя и в небольшом количестве, присутствуют и травы: *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa alpigena*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Luzula confusa*, *Stellaria ciliatosepala*, *Minuartia macrocarpa*, *Saxifraga nelsoniana*, *Valeriana capitata*, *Pedicularis capitata*, *Campanula langsdorffiana*, *Nardosmia gmelinii*. Еще около 30 видов единично встречается то в одном сообществе, то в другом. Моховой покров чаще фрагментарный, но может быть и почти сплошным (покрытие меняется от 10 до 90%), но никогда мхи здесь не формируют мощной дернины, как в зональных сообществах. Основной доминант — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, содоминанты — *Dicranum fuscescens* var. *congestum*, *D. spadicum*, *Drepanocladus uncinatus*. В смеси встречаются *Rhytidium rugosum*, *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, а также довольно редкий в данном районе лесной вид *Pleurozium shreberi*. Для всех кустарничковых сообществ харак-



Рис. 20. Сообщество с доминированием *Cassiope tetragona* на северном склоне распадка.

терно заметное участие лишайников, особенно кустистых, их общее покрытие может достигать 50–60%. Наиболее постоянны и обильны *Cetraria cucullata*, *C. islandica* s. l., *C. laevigata*, *Cladina arbuscula* ssp. *beringiana*, *C. rangiferina*, *Stereocaulon alpinum*, *Nephroma expallidum*, *Peltigera apthosa*, всего около 25 видов.

При общем сходстве структуры и состава кустарничковых сообществ в них меняются обилие и соотношение доминантов. Мы наметили следующие ассоциации:

- 1) с доминированием *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* — мохово-голубичная, дриадово-голубичная;
- 2) с доминированием *Ledum decumbens* — бруснично-багульниковая, голубично-багульниковая;
- 3) с доминированием *Empetrum subholarcticum* — кассиопеево-вороничная;
- 4) с доминированием *Cassiope tetragona* — кустарничково-кассиопеевая, лишайниково-кассиопеевая (2 варианта — со *Stereocaulon alpinum* и с *Cetraria cucullata*);
- 5) с доминированием *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* — кустарничково-брусничная.

Кроме случаев с явным доминированием одного вида, довольно часто в кустарничковом ярусе несколько видов представлены в равных пропорциях. Мы встречали такие комбинации: 1) *Ledum decumbens* + *Empetrum subholarcticum* + *Cassiope tetragona*; 2) *Cassiope tetragona* + *Dryas punctata* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Salix nummularia*; 3) *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Salix nummularia* + *Arctous alpina*; 4) *Salix nummularia* + *Salix polaris* + *Dryas punctata* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*.

Кустарничковые сообщества образуют пояс в верхней половине склонов; он четко отделяется как от кустарничковых сообществ вверху, так и от разнотравно-моховых и разнотравных внизу. Но сам пояс разбит на отдельные сообщества, каждое из которых имеет небольшую площадь в несколько квадратных метров. Переходы между ними очень нерезкие. Чаще других попадаются сообщества с доминированием *Cassiope tetragona*.

Кроме кустарничковых, в верхней половине склонов, чаще южной экспозиции и обычно ближе к выходу в долину реки, встречаются разнотравные луговые сообщества, сходные с таковыми на южных склонах р. Пясины, но беднее их по составу. Густой травостой слагается разнотравьем с примесью злаков *Hedysarum arcticum*, *Pyrethrum bipinnatum*, *Erigeron eriocephalus*, *Pachypleurum alpinum*, *Ranunculus borealis*, *Myosotis asiatica*, *Festuca cryophila*, *Poa alpina* и др. Однажды встречено сообщество, в котором доминировал *Hedysarum arcticum* (80%). Разнотравные сообщества в распадках редки и занимают очень небольшую площадь.

III. Сообщества нижней половины склона.

Местообитания этого типа можно разделить на 2 группы в зависимости от крутизны и характера склона (вогнутый или выпуклый) и связанных с ними длительности лежания снега, интенсивности его таяния и дренажа.

На пологих склонах южной экспозиции или уступах с почти горизонтальной поверхностью в нижней части склона, где снег сходит в конце июля, и после его схода местообитание становится относительно хорошо дренированным, развиты разнотравно-моховые сообщества. В отличие от лугов на южных склонах, сомкнутость травостоя здесь не превышает 50%, всегда развит моховой покров (покрытие 50–100%), но он тонкий (1–2 см), всегда есть лишайники (20–30%). Как и во всех сообществах нивальных экотопов, где снег лежит слишком долго, покров сосудистых растений очень разрежен. Основные виды, участвующие в сложении травяного покрова – *Equisetum arvense* ssp. *boreale* (10–20%), *Pachypleurum alpinum* (5–10%), *Lagotis minor* (5%), *Ranunculus borealis* (1–5%), *Oxyria digyna* (1–5%). В некоторых сообществах бывают обильны *Saxifraga nelsoniana*, *Veratrum lobelianum*, *Parnassia palustris*, *Polygonum viviparum*, *Polemonium acutiflorum*; характерно участие, хотя и в небольшом количестве, таких видов, как *Myosotis asiatica*, *Antennaria villifera*, *Pyrethrum bipinnatum*, *Ranunculus sulphureus*. В моховом покрове доминируют *Drepanocladus uncinatus* (30–90%), в примеси встречаются *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum hyperboreum*, *Dicranum spadiceum*, *Pohlia cruda*, *Distichum capillaceum*, *Pogonatum urnigerum*. Основные виды лишайников – *Stereocaulon alpinum* (самый постоянный и обильный), *Cetraria islandica* s. l., *C. delisei*, *Peltigera aphthosa*, *Cladonia pyxidata*, *C. macroceras*, *C. stricta*, *Rinodina* spp. Эти сообщества мы относим к группе разнотравно-моховых ассоциаций, не проводя дальнейшего деления на ассоциации отчасти из-за небольшого количества описаний, отчасти из-за неуточности обилия наиболее массовых видов. Очень близкие состав и структуру имеют ивково-разнотравно-моховые сообщества, которые отличаются от вышеописанных только заметным участием (покрытие 20–30%) *Salix polaris*.

На пологих склонах, а также в верхних распадках и на его боковых отрогах в верхней половине склона, а часто и на границе между кустарничковыми и травяными сообществами либо растут отдельные кусты *Salix lanata*, либо образуются густые заросли этого вида. Сомкнутость кустарничкового яруса 80%, высота около 1 м. Число стволов на единицу площади здесь меньше, чем в долинных ивняках, но кроны более раскидистые, за счет чего сомкнутость их высока. На почве сплошной покров из *Drepanocladus uncinatus* (90%) с небольшой примесью *Tomenthypnum nitens* и *Bryum* sp. В травяном ярусе доминирует *Equisetum arvense* ssp. *boreale* (20%), относительно обильны *Pachypleurum alpinum* и *Lagotis minor*, остальные виды (около 20) единичны. Состав травяного яруса в таких ивняках такой же, как и в лежащих чуть ниже по склону разнотравно-моховых сообществах. Иногда кусты ивы образуют очень разреженные „насаждения” паркового типа сомкнутостью 20–30% на фоне разнотравно-моховых или ивково-разнотравно-моховых сообществ на пологих уступах в нижней части склона. Появление кустов *Salix lanata* ничего не меняет ни в составе, ни в структуре таких травяных сообществ. Отдельные кусты ивы или их небольшие группы могут встречаться во многих как кустарничковых, так и травяных сообществах.

На северных склонах, где снег лежит до начала августа, а после его таяния почва долго остается влажной и холодной, растительность имеет другой состав и облик. Разреженные сообщества формируются у подножия склонов в месте их перегиба в днище распадка. Обычно это узкие (не более 1 м) полосы. Структура их проста – это сплошной, но тонкий (0.3–0.5 см) покров из смеси мелких зеленых мхов (*Pohlia cruda*, *P. drummondii*, *Bryum* sp., *Filonotis tomentella*, *Racomitrium canescens*, *Tayloria lingulata*, *Oncophorus virens*, *Barbula* sp., *Polytrichastrum alpinum*, *Drepanocladus uncinatus*) и печеночников (*Anthellia juratzkana*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Scapania irrigua*, *S. salicola*, *S. obcordata*) с разреженным (общее покрытие 20%) ярусом нивального разнотравья. Самые обильные виды – *Saxifraga nelsoniana*, *Ranunculus pygmaeus*, *R. sulphureus*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Oxyria digyna*, остальные (около 15) единичны – *Ranunculus nivalis*, *Lagotis minor*, *Poa alpina*, *Pachypleurum alpinum*, *Saxifraga cernua*, *S. hieracifolia*, *Polemonium acutiflorum*.

Сходный состав сосудистых растений имеют группировки (покрытие 5–10%) снежников на вогнутых участках склонов, там обычны еще такие виды, как *Saxifraga nivalis*, *S. tenuis*.

На выпуклых участках склонов на месте снежников образуется довольно сомкнутый покров, в сложении которого принимают участие в основном *Salix polaris*, *Drepanocladus uncinatus* и лишайники *Stereocaulon rivulorum*, *S. alpinum*, *Cetraria delisei*, *Pannaria pezizoides*. Эти склоны часто террасированы, сложение покрова мозаичное: стенки террасок покрыты накипными лишайниками, микроуглубления заполнены мхами, цветковые растения группами растут на плоских частях. По доминированию эти сообщества можно разделить на ивковые и лишайниковые. В первых, лишайниково-мохово-ивковых, на почве имеется тонкий слой из мелких зеленых мхов — *Drepanocladus uncinatus* (30%), *Polytrichastrum alpinum* (20%), *Pohlia cruda*, *Bryum* sp., *Pogonatum urnigerum*, и печеночников *Anthellia juratzkana* (20%), *Cephaloziella arctica*, *Solenostoma pumila*, *Orthocaulis kunzeanus*, а *Salix polaris* создает довольно густой (покрытие 50%) покров. Единично растут виды разнотравья *Pachypleurum alpinum*, *Lagotis minor*, *Antennaria villifera*, *Ranunculus pygmaeus*, *Polygonum viviparum*, *Valeriana capitata*, *Cerastium beerianum* ssp. *beerianum* и др., а также злаки *Calamagrostis holmii*, *Poa alpina*, *Festuca cryophila*, *Alopecurus alpinus*, *Trisetum spicatum*. Лишайники в этих сообществах тоже есть, но их немного (около 20% покрытия) — *Stereocaulon rivulorum*, *Cetraria delisei*, *Pannaria pezizoides*, *Baeomyces carneus*.

В лишайниковых сообществах на снежниках покрытие вышеперечисленных видов достигает 50%, кроме них, отметим еще *Cetraria islandica* s. l., *Cladonia pleurota*, *C. macroceras*, *Nephroma expallidum*, *Peltigera aphthosa*. Мхи те же самые, что и в моховых сообществах, дополнительно здесь растут *Dicranum spadiceum*, *D. fuscescens* var. *congestum* и *D. majus* (это единственное нахождение последнего вида в исследуемом районе). Состав цветковых растений также близок к их составу в лишайниково-мохово-ивковых сообществах, только обилие *Salix polaris* меньше (5%), а некоторых видов разнотравья больше. Иногда попадаются почти чистые пятна *Stereocaulon rivulorum* с единично вкрапленными экземплярами цветковых растений; сплошной покров на небольших участках может создавать *Cetraria delisei*.

На крутых северных склонах под действием снежной эрозии образуются оползни: растительная дернина с верхними слоями почвы сползает вниз по склону и обнажается голый грунт. Начинается медленный процесс зарастания. Мы выделили 2 состояния оползней. Первое — это голый грунт с единичными разрозненными цветковыми растениями. Общее покрытие около 5%, но видовой состав богатый — примерно 50 видов, все виды — из окружающих оползень сообществ. Почва покрыта тонким зеленым налетом водорослей и ювенильных мхов, попадают отдельные стебельки или небольшие скопления листостебельных мхов *Bryum* sp., *Polytrichastrum alpinum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Racomitrium canescens*, *Brachythecium mildeanum* и печеночников *Scapania obcordata*, *Cephaloziella arctica*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Blepharostoma trichophyllum*; их общее покрытие 30%. Следующее состояние — когда обилие и покрытие всех видов возрастает: цветковых до 20, мхов до 60%. Наиболее обильны *Artemisia tilesii*, *Poa alpina*, *Valeriana capitata*, *Myosotis asiatica*, *Arabis septentrionalis*, *Gastrolychnis affinis*, *Pyrethrum bipinnatum*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale* и др. Растения растут уже не поодиночке, а образуют скопления, но состав их тот же, что и на предыдущей стадии. Из мхов к перечисленным выше видам добавляются *Ceratodon purpureus*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (оба вида массовые, обильно спороносят), *Pohlia prolifera*, *P. rothii*, *Cynodontium tenellum*, *Anisothecium vaginale*. Силы, вызвавшие образование оползней, продолжают действовать, и восстановление растительного покрова идет очень медленно, сукцессия часто обрывается и начинается опять с нуля.

IV. Сообщества днища распадка.

Это место наиболее долгого лежания снега, переувлажненное в течение всего вегетационного периода; окончательно снег растаивает в первой декаде августа, но почва оттаивает на небольшую глубину (15–20 см) только к середине августа.

Здесь господствуют мхи, они могут покрывать почву сплошь или распределяться фрагментарно: в одних местах образовывать очень тонкую (0.5–1 см), в других — мощную (5–6 см) дернину. Образованный многими видами моховой покров днища представляет пеструю по цвету мозаику. Основные виды, его слагающие, — *Calliergon sarmen-tosum*, *C. stramineum*, *Drepanocladus uncinatus*, *D. exanulatus*, *D. sendneri*, *Racomitrium canescens*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum jensenii*, *Filonotis tomentella*, *Paludella squarrosa*, *Bryum* spp. Местами встречаются сфагновые мхи *Sphagnum teres*, *S. squarrosum*, *S. aongstroemii*. Характерно заметное обилие печеночников (те же виды, что на снежниках

и оползнях). Состав цветковых беден, основные виды — *Carex stans*, *C. tripartita*, *Salix polaris*, *Eriophorum scheuchzeri*, *E. angustifolium*, *Arctophila fulva*. Стрoение сообществ простое: нижний ярус — моховой, верхний — травяной (разной степени сомкнутости).

Непосредственно вдоль водотоков формируются чистые и смешанные заросли *Arctophila fulva*, *Carex stans*, *Eriophorum scheuchzeri* с примесью *Dupontia fisheri* и *Comarum palustre*. У подножия склонов имеется сплошной моховой покров из *Calliergon sarmentosum* толщиной 5–10 см, который покрывает и почву, и камни.

Для средней части днища характерна осоково-печеночниково-каллиергоновая группировка (*Calliergon sarmentosum* + *Anthellia juratzkana* — *Carex tripartita*). Кроме указанных доминантов, в ней единично встречаются *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Carex stans*, *Cardamine pratensis*, *Ranunculus pygmaeus*, *Saxifraga nelsoniana*, *Phippsia algida*, а также большинство видов листостебельных и печеночных мхов, которые мы называли выше. Там, где начинается чуть заметный подъем днища, уменьшается обилие *Carex tripartita* и увеличивается количество *Salix polaris*, *Saxifraga nelsoniana*, а в моховом покрове *Calliergon sarmentosum* сменяется *Racomitrium canescens*. Еще один вариант — ивово-осоково-моховое сообщество (*Calliergon* spp. + *Sphagnum* spp. — *Carex stans* — *Salix lanata*), в котором верхний ярус слагается *Carex stans* и низкорослой *Salix lanata*. Они имеют одинаковую высоту (20–25 см) и образуют равномерные смешанные заросли. Моховой покров в таких сообществах фрагментарный, именно здесь встречаются *Sphagnum teres*, *S. squarrosum*, *S. aongstroemii*, но доминируют виды рода *Calliergon* (*C. sarmentosum*, *C. cordifolium*, *C. giganteum*, *C. stramineum*). Сообщества распадаются по днищу распадка длинными широкими лентами, переходы между ними нерезкие.

Сообщества, слагающие растительный покров в распадках, по основной доминирующей биоморфе хорошо объединяются в 4 микропояса: кустарниковый — в верхней части склона, на перегибе к плоской части водораздела, кустарничковый — в верхней половине склона, травяной — в нижней половине склона, моховой — на днище. Если склон пологий и не прорезан боковыми ложбинами, то этот ряд представлен полностью, а простирающие сообщества ленточное (в виде узких полос, вытянутых поперек склона), что более характерно для склонов южной экспозиции. Если склон прорезан ложбинами, то ленточное простирающее нарушается, частично полосы загибаются в ложбину и окаймляют ее, но ряд сообществ выпадает, а некоторые (из группы травяных) в виде „языков” поднимаются вверх по склону. На крутых северных склонах этот ряд оборван — остаются только его фрагменты: вверху — кустарниковые и отчасти кустарничковые заросли, далее — оползень до самого днища. Кроме того, северные склоны часто и глубоко прорезаны короткими боковыми ложбинами, так что ленточного простирающего сообществ нет, а их площадь уменьшается до нескольких квадратных метров. По положим неглубоким ложбинам с плоских участков между отрогами распадка в него могут заходить осоково-кустарничково-моховые сообщества. По составу и структуре они напоминают зональные сообщества, но участие кустарничков, в том числе *Salix polaris*, в них несколько большее.

Пестрота экологических условий в распадках — причина того, что здесь на очень небольшой площади встречается половина видов конкретной флоры и представлено большое разнообразие растительных сообществ. Не все описанные сочетания видов четко очерчены, между ними имеется масса переходов, при этом часто трудно понять, какие из сообществ являются более устойчивыми типами, а какие — переходными между ними. Это можно объяснить интенсивностью сукцессионных процессов и небольшими размерами сообществ. В распадках большое число видов с разной экологией и географией находит для себя подходящие условия. Так, с одной стороны, здесь процветают гипоаркты, многие из которых только здесь формируют сообщества (*Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Empetrum subholarcticum*). Это придает растительному покрову распадков более „южный” по сравнению с плакорами облик. С другой стороны, именно здесь находят себе убежище эваркты (*Salix polaris*) и даже гипераркты (*Phippsia algida*) — виды, которые активны на плакорах арктических тундр и полярных пустынь (Чернов, Матвеева, 1979).

Интразональная растительность представлена более чем 70 ассоциациями 5 типов растительности: кустарникового, кустарничкового, травяного, мохового и лишайникового. Основные доминанты и содоминанты в растительном покрове интразональных сообществ следующие:

1) в условиях повышенного увлажнения — *Carex stans*, *C. chordorrhiza*, *C. rotundata*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*, *Dupontia fisheri*, *Arctophila fulva*, *Meesia triquetra*, *Drepanocladus revolvens*;

2) на умеренно увлажненных торфянистых почвах — *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Dicranum elongatum*, *D. angustum*, *Polytrichum strictum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Sphagnum rubellum*;

3) в условиях малоснежности и относительной сухости на почвах легкого механического состава — *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Salix nummularia*, *Ledum decumbens*, *Festuca cryophila*;

4) при глубоком, но относительно быстро сходящем снежном покрове — *Salix lanata*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Astragalus subpolaris*, *Festuca cryophila*, *Hedysarum arcticum*, *Pachypleurum alpinum*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*;

5) при глубоком и длительно лежащем снежном покрове — *Salix polaris*, *Drepanocladus uncinatus*, *Carex tripartita*, *Calliargon sarmentosum*.

Сообщества в интразональных условиях имеют меньшие размеры, чем в зональных. Число видов (включая все группы) в интразональных сообществах очень варьирует: в наиболее бедных болотных мочажинах встречается 20 видов, в моховых ерниках на буграх — 30–35; в долинных ивняках — 40–50, в кустарничковых сообществах в распадках — 40–50, на южных склонах — 60–70. Но в целом они беднее, чем зональные, в основном за счет выпадения или сильного обеднения одной из групп: лишайников — в болотах, мхов — на щебнистых выходах, и тех и других — на южных склонах и т. д. В то же время в сумме в интразональных сообществах встречается почти вся флора, за исключением небольшой группы видов, приуроченных на плакорях к пятнам голого грунта.

АНТРОПОГЕННАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Небольшая территория в исследуемом районе находится под влиянием интенсивной деятельности человека. Пос. Кресты расположен на высоком берегу р. Пясины непосредственно у его края при перегибе в долину. Во время проведения наших работ поселок состоял из десяти домов, которые маленькими группами (по 2–4) расположены на расстоянии 1 км вдоль берега. Часть домов была построена около 30, другая — 5–10 лет назад. Примерно 20 человек проживает постоянно; в летнее время население поселка увеличивается до 40–50 человек (экспедиции, охотники, приезжающие на отстрел дикого оленя).

В аналогичных по местоположению поселка условиях на высоком берегу р. Пясины развиты ерничково-осоково-моховые пятнистые тундры. Естественная растительность на территории поселения во время строительства, в результате движения вездеходов, тракторов и постоянного вытаптывания, а также под влиянием разбрызгивания, разливания горюче-смазочных жидкостей, разбрасывания угля и других воздействий уничтожена полностью. В недавно застроенной части поселка растительная дернина отсутствует; весной, а также летом во время дождей поверхность представляет собой месиво из грязи с единично уцелевшими растениями.

В старой части поселения незадернованного грунта нет, покров восстановился, но его состав и структура существенно отличаются от исходного. Здесь сформировались группировки лугового типа с доминированием злаков и разнотравья. Высота травяного покрова 40–50 см, сомкнутость 60–80%. Моховой покров отсутствует, а единичные мхи угнетены. Перечисленные ниже виды (в порядке уменьшения их значения) играют наиболее важную роль в сложении травостоев на антропогенных участках: *Deschampsia sukatschewii*, *Arctagrostis arundinacea*, *Poa alpigena*, *P. arctica*, *Calamagrostis holmii*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Tripleurospermum phaeocephalum*, *Artemisia tilesii*, *Pedicularis verticillata*, *Astragalus subpolaris*, *Polygonum viviparum*, *Salix nummularia*, *S. pulchra*, *Carex stans*. Кроме них, обильными также бывают *Descurainia sophioides*, *Polygonum bistorta*, *Myosotis asiatica*, *Cerastium beeringianum* ssp. *beeringianum*, *Stellaria crassifolia*, *Valeriana capitata*. Все виды имеют прекрасную жизненность, образуют большую вегетативную массу, имеют много генеративных побегов, активно цветут и плодоносят. Среди зеленого, а во время цветения красочного ковра растительности безжизненными остаются только пятна на месте



Рис. 21. Антропогенная растительность на старом фундаменте здания.

бывших куч угля и те места, где были пролиты горюче-смазочные жидкости. Но даже там появляются единичные экземпляры *Gastrolychnis affinis*, *Silene paucifolia*, *Sagina nodosa*, *Polygonum viviparum*, *Papaver angustifolium*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*. Всего на участках, находящихся под антропогенным влиянием, мы отметили 27 видов, т. е. видовой состав довольно беден, но зато все виды обильны, а часто образуют и чистые заросли (например, *Artemisia tilesii*, *Chamaenerion angustifolium*, *Pedicularis verticillata*, *Pyrethrum bipinnatum*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Taraxacum ceratophorum*). Только на территории поселка были встречены *Chamaenerion angustifolium*, *Sagina nodosa*, *Rorippa palustris*, *Ribes acidum*. Для горизонтального сложения антропогенных сообществ характерна ярко выраженная мозаичность, связанная с разрастанием отдельных видов, что особенно проявляется на ранних стадиях восстановления покрова. На более поздних сложение становится более однородным за счет увеличения обилия злаков.

Однажды появившись, луговые сообщества сохраняются довольно долго после того, как антропогенное воздействие прекратилось. На значительном расстоянии от современного поселка, на месте фундамента старого дома, покинутого более 20 лет назад, и вокруг него развита хорошая луговая разнотравно-злаковая растительность и не видно никаких признаков восстановления покрова исходного типа.

В восстановлении нарушенного покрова принимают участие виды, которые не являются активными в зональных сообществах и вообще в данном районе, а в небольшом обилии растут на южных склонах берегов рек. Причина этого заключается в том, что после сдирания растительной дернины, особенно мохового покрова, водный и температурный режимы поверхностных горизонтов почвы улучшаются и приближаются к таковым на южных склонах: исчезает избыточная влажность, повышается температура почвы, улучшается аэрация. Все это способствует генеративному возобновлению и хорошему вегетативному росту злаков и разнотравья. Непосредственная близость источника семян также оказывает положительный эффект.

Об активности процесса зарастания нарушенных местообитаний можно судить по рис. 21, на котором виден почвенно-растительный слой, образовавшийся на фундаменте заброшенных строений.

Одним из вариантов антропогенной растительности является мятликовая группировка (*Poa alpigena*) на насыпных холмиках (высотой 50–60 см), используемых охотниками на песцов для установки капканов. Хороший дренаж, повышенное содержание органики в почве способствуют образованию густого травостоя высотой 15–20 см, обязательным компонентом которого, иногда очень обильным, является *Stellaria ciliatosepala*,

в некоторых случаях примешивается и *Arctagrostis arundinacea*. У подножия холмиков, где растительный покров более разрежен, обычны *Hierochloë alpina*, *Koeleria asiatica*, *Luzula confusa*, *Saxifraga cernua*, *Valeriana capitata*, а также некоторые виды зональных сообществ — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Salix pulchra*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*.

Моховой покров, как правило, отсутствует. Группировки с доминированием *Poa alpigena* крайне однообразны и их состав не зависит от того, где этот холмик сооружен — на болоте или на водораздельном увале.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанные выше растительные сообщества и их сочетания являются основными, наиболее часто встречающимися и занимающими наибольшие площади в окрестностях пос. Кресты на правом берегу р. Пясины (рис. 22). Их состав и структура дают представление о характере растительного покрова в подзоне южных тундр на Таймыре.

Ниже приводится классификационная схема растительных сообществ данного района. Принципы, положенные в основу построения этой схемы, были заимствованы нами у Ф. В. Самбука (1937) и применялись при классификации растительности окрестностей Тарей (Матвеева, 1978) и бухты Марии Прончищевой (Матвеева, 1978, 1979б). Подробно они излагаются в специальной работе (Матвеева, 1985). В предлагаемой схеме использованы 4 уровня: ассоциации, группы ассоциаций, формации, типы растительности. Тип растительности выделяется по биоморфе доминирующего яруса, формация — по систематической принадлежности доминанта основного яруса, группа ассоциаций — по жизненным формам подчиненных ярусов, ассоциация — по систематической принадлежности доминантов подчиненных ярусов. Последовательность расположения составных частей в названии группы ассоциаций — от менее значимых ярусов к более значимым. (На последнем месте в наименовании группы ассоциаций приводится вид, по которому выделена формация, он может быть опущен, когда из контекста ясно, в пределах какой формации выделяется та или иная группа ассоциаций). В наименовании ассоциаций использованы только латинские названия растений в именительном падеже, чтобы избежать громоздких и непривычно звучащих русских названий и сохранить при этом максимальную информативность, не допускающую разночтений: растения перечислены в порядке степени их важности, т. е. сначала более обильные виды основных ярусов, затем относительно менее обильные. Виды одного яруса объединены знаком плюс, разных — разделены тире. Во всех случаях, когда это возможно, использован принцип доминирования, когда это невозможно (из-за полидоминантности в пределах основного яруса) — на всех ступенях выше ассоциации выделены условные доминанты (в схеме они отмечены звездочкой). В этом — отличие некоторых единиц от тех, которые были выделены при классификации растительности в районе Тарей (подзона типичных тундр). Так, например, в моховом типе растительности выделялась смешанномоховая формация, в данной работе аналогичные сообщества отнесены к формации *Hylacomium splendens* var. *alaskanum*, который выбран как условный доминант. Подавляющее большинство приводимых ниже ассоциаций выделены на основе нескольких (5–10) описаний. Но в тексте статьи была дана характеристика и тех сообществ, которые были встречены и описаны только один раз. Однозначного ответа на вопрос, выделять ли для таких однажды встреченных сообществ ассоциацию или не включать их в типологию растительных сообществ, в геоботанической литературе нет. В данной схеме предлагается компромиссное решение: в нее включены все сообщества, независимо от того, сколько раз они были встречены и описаны, но те, для которых у авторов имеется только одно описание (и что более важно, они и были встречены только один раз) после латинского названия стоит не асс. — ассоциация, а комб. — комбинация (подобный прием используется западноевропейскими фитоценологами в аналогичных случаях, когда у авторов нет убежденности в возможности выделения стойкого типа).

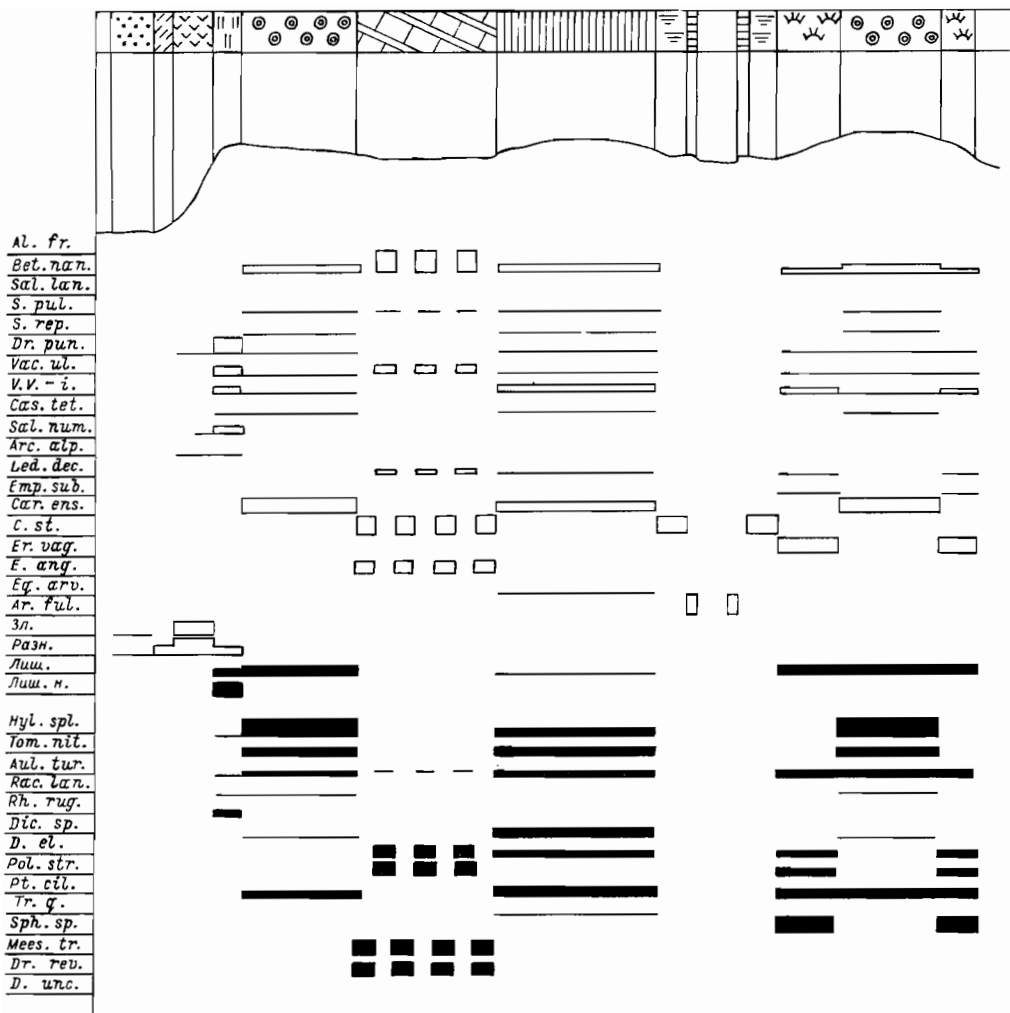
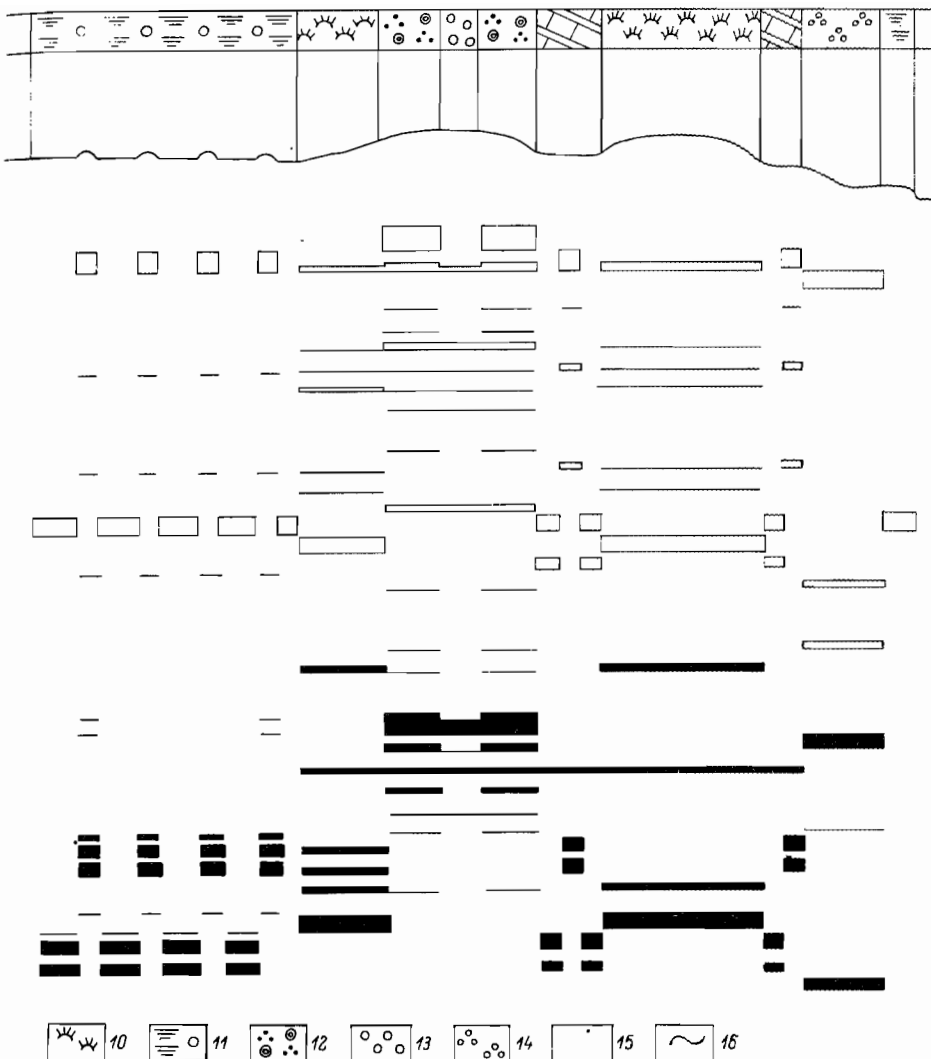


Рис. 22. Распределение основных растительных сообществ на ландшафтном профиле (Ю-С) от поймы р. Пясины к водоразделу.

1 — отбель с отдельными экземплярами *Roegneria subfibrosa*, *Rumex sibiricus*, *Cerastium regelii* и др.; 2 — разнотравная разреженная группировка из *Hedysarum arcticum*, *Pachypleurum alpinum*, *Pyrethrum bipinnatum* и др.; 3 — злаково-разнотравный луг; 4 — лишайниково-кустарничково-дриадовое сообщество с пятнами голого грунта; 5 — ерничково-осоково-моховая пятнистая тундра; 6 — бутристово-ложбинное болото; 7 — осоково-кустарничково-ерничково-моховая мелкобуторковая тундра; 8 — заросли *Carex stans*; 9 — заросли *Arctophila fulva*; 10 — ерничково-кустарничково-мохово-пушицевая кочкарная тундра; 11 — плоскобугристое болото; 12 — кустарничково-кустарничково-моховой ольшаник; 13 — ерничково-дриадово-моховая пятнистая тундра; 14 — травяно-моховой ивняк из *Salix lanata*; 15 — зеркало воды рек, ручьев и озер; 16 — линия рельефа. *Al. fr.* — *Alnaster fruticosus*; *Bet. nan.* — *Betula nana*; *Sal. lan.* — *Salix lanata*; *S. pul.* — *S. pulchra*; *S. rep.* — *S. reptans*; *Dr. pun.* — *Dryas punctata*; *Vac. ul.* — *Vaccinium uliginosum*; *V. v.-i.* — *V. vitis-idaea*; *Cas. tet.* — *Cassiope tetragona*; *Sal. num.* — *Salix nummularia*; *Arc. alp.* — *Arctous alpina*; *Led. dec.* — *Ledum decumbens*; *Emp. sub.* — *Empetrum sub-holarcticum*; *Car. ens.* — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*; *C. st.* — *C. stans*; *Er. vag.* — *Eriophorum vaginatum*; *E. ang.* — *E. angustifolium*; *Eq. ar.* — *Equisetum arvense* ssp. *boreale*; *Ar. ful.* — *Arctophila fulva*; зл. — злаки (*Festuca brachyphylla*, *F. cryophila*, *Deschampsia borealis*); разн. — разнотравье; лиш. к. — лишайники кустистые; лиш. н. — лишайники накипные (из р. *Ochrolechia*, *Pertusaria*, *Lecanora*); *Hyl. spl.* — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*; *Tom. nit.* — *Tomenthypnum nitens*; *Aul. tur.* — *Aulacomnium turgidum*; *Rac. lan.* — *Racomitrium lanuginosum*; *Rh. rug.* — *Rhytidium rugosum*; *Dic. sp.* — *Dicranum spadicium*; *D. congestum*; *D. el.* — *D. elongatum*; *Pol. strictum* — *Polytrichum strictum*; *Pt. cil.* — *Ptilidium ciliare*; *Tr. q.* — *Tritomaria quinquentata*; *Sph. sp.* — *Sphagnum* spp.; *M. triq.* — *Meesia triquetra*; *Drep. rev.* — *Drepanocladus revolvens*. Ширина полос соответствует проективному покрытию видов: максимальное — 60%, минимальное (линия) — 1–5%. Светлые полосы — цветковые растения, зачерненные — споровые.



Al. fr.
Bet. nana.
Sal. lan.
S. pul.
S. rep.
Dr. pun.
Vac. ul.
V. v. - i.
Cas. tet.
Sal. num.
Arc. alp.
Led. dec.
Emp. sub.
Carex ens.
C. st.
Er. vag.
E. ang.
Eq. arv.
Ar. f.
 Зл.
 Разн.
 Лш.
 Лш. н.

Hyl. spl.
Tom. nit.
Aul. tur.
Rac. lan.
Rh. rug.
Dic. sp.
D. et.
Pol. str.
Pt. cil.
Tr. q.
Sph. sp.
Mees. tr.
Dr. rev.
D. uncl.

Рис. 22 (продолжение).

ТИПОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

1. Кустарниковый тип растительности (Parvolignosa).

А. Формация *Salix lanata*.

1. Группа кустарничково-травяно-мохово-мохнатоивовых ассоциаций.
 - а. *Salix lanata* – *Drepanocladus uncinatus* – *Carex stans* + *Equisetum arvense* ssp. boreale – *Salix polaris* acc.
2. Группа травяно-мохово-мохнатоивовых ассоциаций.
 - а. *Salix lanata* – *Drepanocladus uncinatus* – *Equisetum arvense* ssp. boreale + *Pachypleurum alpinum* + *Lagotis minor* acc.
 - б. *Salix lanata* – *Drepanocladus uncinatus* – *Carex stans* acc.
3. Группа травяно-мохнатоивовых ассоциаций.
 - а. *Salix lanata* – *Ranunculus borealis* + *Hedysarum arcticum* – *Astragalus subpolaris* + *Trollius asiaticus* + *Veratrum lobelianum* acc.
 - б. *Salix lanata* – *Nardosmia frigida* acc.
 - в. *Salix lanata* – *Galium boreale* acc.
 - г. *Salix lanata* – *Equisetum arvense* ssp. boreale acc.
 - д. *Salix lanata* – *Equisetum arvense* ssp. boreale + *Ranunculus borealis* + *Hedysarum arcticum* + *Astragalus subpolaris* + *Trollius asiaticus* + *Pyrethrum bipinnatum* + *Veratrum lobelianum* acc.
 - е. *Salix lanata* – *Vaccinium uliginosum* ssp. microphyllum – *Hedysarum arcticum* + *Astragalus subpolaris* + *Astragalus frigidus* комб.

- Б. Формация *Betula nana*.
- Группа кустарничково-мохово-карликовоберезковых ассоциаций.
 - Betula nana* – *Aulacomnium turgidum* – *Ledum decumbens* комб.
 - Betula nana* – *Sphagnum* spp. + *Aulacomnium turgidum* – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* комб.
 - Betula nana* – *Aulacomnium turgidum* + *Polytrichum strictum* – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Ledum decumbens* комб.
 - Группа кустарничково-лишайниково-мохово-карликовоберезковых ассоциаций.
 - Betula nana* – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – *Cladina rangiferina* + *Cetraria islandica* s. l. – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* + *Ledum decumbens* acc.
 - Группа мохово-карликовоберезковых ассоциаций.
 - Betula nana* – *Sphagnum nemoreum* + *Sphagnum teres* + *Sphagnum russowii* + *Sphagnum fimbriatum* acc.
 - Betula nana* – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* acc.
 - Betula nana* – *Dicranum elongatum* + *Dicranum angustum* + *Polytrichum strictum* acc.
 - Betula nana* – *Polytrichum strictum* acc.
- В. Формация *Alnaster fruticosus*.
- Группа кустарничково-кустарниково-мохово-ольховниковых ассоциаций.
 - Alnaster fruticosus* – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – *Betula nana* + *Salix pulchra* + *Salix reptans* – *Dryas punctata* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* acc.
 - Группа травяно-кустарничково-мохово-ольховниковых ассоциаций.
 - Alnaster fruticosus* – *Tomenthyrnum nitens* + *Drepanocladus revolvens* + *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – *Betula nana* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* + *Equisetum arvense* ssp. *boreale* acc.
 - Группа кустарничково-мохово-ольховниковых ассоциаций.
 - Alnaster fruticosus* – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – *Cassiope tetragona* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Ledum decumbens* комб.
- II. Кустарничковый тип растительности (Nanolignosa).
- А. Формация *Salix polaris*
- Группа лишайниково-мохово-полярноивовых ассоциаций.
 - Salix polaris* – *Drepanocladus uncinatus* + *Polytrichastrum alpinum* – *Stereocaulon rivulorum* + *Cetraria delisei* комб.
- Б. Формация *Salix nummularia**
- Группа кустарничково-монетнолистнивовых ассоциаций.
 - Salix nummularia** + *Dryas punctata* + *Cassiope tetragona* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* + *Ledum decumbens* + *Empetrum subholarcticum* комб.
 - Группа лишайниково-кустарничково-монетнолистнивовых ассоциаций.
 - Salix nummularia** + *Dryas punctata* + *Cassiope tetragona* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* + *Ledum decumbens* + *Empetrum subholarcticum* – *Ochrolechia frigida* + *Pertusaria octomela* + *Pertusaria dactylina* + *Pertusaria panyrga* + *Cetraria cucullata* комб.
- В. Формация *Dryas punctata*.
- Dryas punctata* acc.
- Группа лишайниково-кустарничково-дриадовых ассоциаций.
 - Dryas punctata* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Salix nummularia* – *Ochrolechia frigida* + *Rinodina turfacea* комб.
 - Группа травяно-дриадовых ассоциаций.
 - Dryas punctata* – *Hedysarum arcticum* + *Cerastium maximum* комб.
- Г. Формация *Empetrum subholarcticum*.
- Группа кустарничково-вороничных ассоциаций.
 - Empetrum subholarcticum* + *Cassiope tetragona* комб.
- Д. Формация *Ledum decumbens*.
- Группа кустарничково-багульниковых ассоциаций.
 - Ledum decumbens* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* комб.
 - Ledum decumbens* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* комб.
- Е. Формация *Cassiope tetragona*.
- Группа кустарничково-кассиопеевых ассоциаций.
 - Cassiope tetragona* + *Ledum decumbens* + *Empetrum subholarcticum* комб.
 - Cassiope tetragona* + *Dryas punctata* комб.
 - Группа лишайниково-кассиопеевых ассоциаций.
 - Cassiope tetragona* – *Stereocaulon alpinum* комб.
 - Cassiope tetragona* – *Cetraria cucullata* комб.
- Ж. Формация *Vaccinium uliginosum*.
- Группа кустарничково-голубичных ассоциаций.
 - Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Dryas punctata* комб.
 - Группа мохово-голубичных ассоциаций.
 - Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Dicranum fuscescens* var. *congestum* + *Dicranum spadiceum* комб.
- III. Травяной тип растительности (Herbosa).
- А. Формация *Hippuris vulgaris*.

- а. *Hippuris vulgaris* acc.
- Б. Формация *Deschampsia glauca*.
1. Группа травяно-щучковых ассоциаций.
- а. *Deschampsia glauca* + *Deschampsia obensis* + *Stellaria crassifolia* + *Cardamine pratensis* acc.
- В. Формация *Poa alpigena*.
1. Группа травяно-мятликовых ассоциаций.
- а. *Poa alpigena* + *Stellaria ciliatosepala* + *Pyrethrum bipinnatum* + *Ranunculus borealis* комб.
- б. *Poa alpigena* + *Stellaria crassifolia* + *Cardamine pratensis* acc.
2. Группа кустарниково-травяно-мятликовых ассоциаций.
- а. *Poa alpigena* + *Carex saxatilis* – *Salix reptans* комб.
- Г. Формация *Dipontia fisheri*.
- а. *Dipontia fisheri* acc.
- Д. Формация *Arctophila fulva*.
- а. *Arctophila fulva* acc.
1. Группа мохово-арктофиловых ассоциаций.
- а. *Arctophila fulva* – *Drepanocladus lapponicus* комб.
- Е. Формация *Eriophorum angustifolium*.
- а. *Eriophorum angustifolium* acc.
- Ж. Формация *Eriophorum scheuchzeri*.
- а. *Eriophorum scheuchzeri* acc.
- З. Формация *Eriophorum vaginatum*.
1. Группа кустарниково-кустарничково-мохово-влагалищнопушицевых ассоциаций.
- а. *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum aongstroemii* + *Aulacomnium turgidum* – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. minus – *Betula nana* acc.
- И. Формация *Carex stans*.
- а. *Carex stans* acc.
- К. Формация *Astragalus subpolaris**.
1. Группа травяно-астргаловых ассоциаций.
- а. *Astragalus subpolaris** + *Mixherbae* + *Festuca cryophila* + *Festuca vivipara* acc.
- б. *Astragalus subpolaris** + *Hedysarum arcticum* + *Valeriana capitata* + *Myosotis asiatica* + *Dianthus repens* acc.
- Л. Формация *Pyrethrum bipinnatum**.
1. Группа травяно-пиретрумовых ассоциаций.
- а. *Pyrethrum bipinnatum** + *Galium boreale* + *Potentilla gelida* комб.
- б. *Pyrethrum bipinnatum** + *Allium schoenoprasum* + *Poa alpigena* + *Festuca cryophila* комб.
- IV. Моховой тип растительности (Bryosa).
- А. Формация *Polytrichum strictum**.
1. Группа кустарничково-политриховых ассоциаций.
- а. *Polytrichum strictum** + *Dicranum elongatum* + *Aulacomnium turgidum* – *Ledum decumbens* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. minus + *Rubus chamaemorus* acc.
- Б. Формация *Dicranum fuscescens**.
1. Группа травяно-кустарничково-кустарничково-дикрановых ассоциаций.
- а. *Dicranum fuscescens* var. *congustum** + *Ptilidium ciliare* + *Aulacomnium turgidum* – *Betula nana* – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. minus – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* acc.
- В. Формация *Meesia triquetra*.
1. Группа травяно-меезиевых ассоциаций.
- а. *Meesia triquetra** + *Drepanocladus revolvens* – *Carex stans* + *Carex chordorrhiza* acc.
- б. *Meesia triquetra* – *Carex rotundata* + *Carex chordorrhiza* acc.
- в. *Meesia triquetra* – *Carex rotundata* acc.
- Г. Формация *Drepanocladus uncinatus*.
1. Группа травяно-кустарничково-дрепанокладусовых ассоциаций.
- а. *Drepanocladus uncinatus* – *Salix polaris* – *Equisetum arvense* ssp. *boreale* + *Pachypleurum alpinum* + *Lagotis minor* комб.
2. Группа травяно-дрепанокладусовых ассоциаций.
- а. *Drepanocladus uncinatus* – *Equisetum arvense* ssp. *boreale* + *Pachypleurum alpinum* + *Lagotis minor* + *Ranunculus borealis* + *Cыxуria digyna* + *Saxifraga nelsoniana* комб.
3. Группа кустарничково-дрепанокладусовых ассоциаций.
- а. *Drepanocladus uncinatus** + *Hу:ocomium splendens* var. *alaskanum* – *Dryas punctata* + *Cassiope tetragona* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Salix nummularia* комб.
- Д. Формация *Calliergon richardsonii*.
1. Группа травяно-ричардсонокалиергоновых ассоциаций.
- а. *Calliergon richardsonii* – *Carex stans* acc.
- б. *Calliergon richardsonii* – *Carex stans* + *Comarum palustre* acc.
- Е. Формация *Calliergon sarmentosum*.
1. Группа травяно-мохово-лозовиднокалиергоновых ассоциаций.
- а. *Calliergon sarmentosum* + *Anthelia juratzkana* – *Carex tripartita* комб.
2. Группа кустарничково-травяно-лозовиднокалиергоновых ассоциаций.
- а. *Calliergon sarmentosum* + *Sphagnum teres* + *Sphagnum squarrosum* + *Sphagnum aongstroemii* – *Carex stans* – *Salix reptans* комб.
- Ж. Формация *Tomenthypnum nitens*.
1. Группа кустарничково-травяно-томенттиповых ассоциаций.
- а. *Tomenthypnum nitens** + *Hу:ocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* +

- + *Ptilidium ciliare* – *Eriophorum angustifolium* – *Betula nana* + *Salix pulchra* acc.
- 6. *Tomenthypnum nitens** + *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* – *Carex stans* + *Eriophorum angustifolium* – *Betula nana* acc.
- в. *Tomenthypnum nitens** + *Drepanocladus revolvens* + *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – *Betula nana* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* + *Equisetum arvense* ssp. *boreale* acc.

3. Формация *Hylocomium splendens*.

1. Группа кустарниково-кустарничково-травяно-гилокомиевых ассоциаций.
 - а. *Hylocomium splendens* var. *alaskanum** + *Aulacomnium turgidum* + *Tomenthypnum nitens* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* – *Betula nana* + *Salix reptans* комб.
2. Группа кустарниково-кустарничково-гилокомиевых ассоциаций.
 - а. *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – *Dryas punctata* – *Betula nana* acc.
3. Группа кустарниково-травяно-гилокомиевых ассоциаций.
 - а. *Hylocomium splendens* var. *alaskanum** + *Tomenthypnum nitens* + *Aulacomnium turgidum* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* – *Betula nana* acc.
 - б. *Hylocomium splendens* var. *alaskanum** + *Tomenthypnum nitens* + *Aulacomnium turgidum* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* – *Betula nana* + *Salix lanata* комб.
4. Группа кустарничково-гилокомиевых ассоциаций.
 - а. *Hylocomium splendens* var. *alaskanum** – *Cassiope tetragona* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* + *Ledum decumbens* acc.
 - б. *Hylocomium splendens* var. *alaskanum** + *Drepanocladus uncinatus* – *Cassiope tetragona* + *Dryas punctata* комб.

И. Формация *Sphagnum rubellum**

1. Группа кустарниково-травяно-сфагновых ассоциаций.
 - а. *Sphagnum rubellum* – *Eriophorum angustifolium* – *Betula nana* + *Salix pulchra* комб.
2. Группа кустарничково-сфагновых ассоциаций.
 - а. *Sphagnum rubellum** + *Aulacomnium turgidum* + *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* комб.
 - б. *Sphagnum rubellum** + *Sphagnum warnstorffii* – *Ledum decumbens* + *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* + *Rubus chamaemorus* комб.

V. Лишайниковый тип растительности (Lichenosa).

А. Формация *Stereocaulon alpinum*.

- а. *Stereocaulon alpinum* acc.

Б. Формация *Cetraria delisei*.

- а. *Cetraria delisei* acc.

Достаточно богатая флора и разнообразие местообитаний в условиях относительно экстремальных климатических условий – причина разнообразия единиц растительного покрова. Выделено около 80 ассоциаций, которые относятся к 5 типам растительности. В отличие от подзоны типичных тундр, где также представлены все 5 типов (Матвеева, 1978), в южных тундрах на плакорах развиты сообщества, относящиеся не только к моховому типу, но еще и к кустарниковому.

Кустарниковый тип растительности вообще представлен более богато по разнообразию сообществ, которые к тому же занимают заметные площади. Так же как и в Тарее, только 3 вида кустарников являются ценозообразователями, 2 из них – общие для обоих районов (*Betula nana* и *Salix lanata*), третий вид в Крестах – *Alnaster fruticosa*, в Тарее – *Salix reptans*. Последний вид в окрестностях пос. Кресты хотя и встречается часто, но зарослей не образует ни в зональных, ни в интразональных условиях.

Гораздо богаче представлен и кустарничковый тип. Если в Тарее только 2 вида формируют сообщества – *Dryas punctata* и *Cassiope tetragona*, то в Крестах в состав доминантов входят 7 видов: *D. punctata*, *C. tetragona*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Empetrum subholarcticum*, *Salix polaris*. Заметное участие кустарничков в покрове повышает разнообразие единиц растительности на уровне групп ассоциаций.

Травяной тип представлен примерно так же, как и в Тарее, и его сообщества занимают такую же площадь в ландшафте.

Основным в окрестностях пос. Кресты является моховой тип, который включает 20 основных ассоциаций. Доминанты здесь те же самые, что и в подзоне типичных тундр, разнообразнее представлены сфагновые сообщества.

К лишайниковому типу отнесены только очень небольшие фрагменты чистых зарослей *Stereocaulon alpinum* и *Cetraria delisei* в распадках. Так же как и на протяжении всей тундровой зоны, на Таймыре лишайники участвуют в сложении покрова многих сообществ, входящих в разные типы, но их обилие невелико, за исключением некоторых интразональных, где они могут входить в состав содоминантов. Своего расцвета этот тип достигает на Таймыре только в зоне полярных пустынь (Матвеева, 1979а).

Растительный покров отличается высокой степенью гетерогенности, но по сравнению с подзоной типичных тундр мы отмечаем меньшую упорядоченность расположения различных элементов мозаики (в широком смысле), более слабое проявление четкой структурированности покрова (Чернов, Матвеева, 1979). Относительно более мягкие климатические условия, богатство и разнообразие растительного мира, усиление его средообразующей роли, вследствие чего нарушается четкость в биотопическом распределении видов, — причина того, что здесь имеется гораздо больше участков территории со смешанными структурными элементами.

Литература

- Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики. — Ботан. журн., 1971, т. 56, № 1, с. 3—21.
- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с. (Комаровские чтения, XXIX).
- Боч М. С. Болота Таймырского биогеоценологического стационара (пос. Тарей) и его окрестностей. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980, с. 47—58.
- Василевич В. И. К методике анализа границ фитоценозов. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1967, т. 72, вып. 3, с. 85—93.
- Виноградова А. Н. Геоботанический очерк оленных пастбищ района реки Пясины. — Тр. Аркт. ин-та, 1937, т. 63, с. 5—45.
- Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л., 1935. 142 с.
- Исаченко Т. И. Сложение растительного покрова и картографирование. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., 1969, с. 20—33.
- Лесков А. И. Арктическая тундровая область: Б. Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) область; Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область. — В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947, с. 14—17.
- Матвеева Н. В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр). — Ботан. журн., 1968, т. 53, № 11, с. 1588—1603.
- Матвеева Н. В. Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Структура и функция биогеоценозов Таймырской тундры, Л., 1978, с. 72—113.
- Матвеева Н. В. Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979а, с. 5—27.
- Матвеева Н. В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979б, с. 78—109.
- Матвеева Н. В. Принципы классификации растительности тундровой зоны (на примере Таймыра). — В кн.: Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985, с. 56—79.
- Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 7—49.
- Петровский В. В. О структурных элементах фитоценозов. — Ботан. журн., 1960, т. 45, № 3, с. 382—393.
- Пийн Т. Х. Флора и распространение напочвенных лишайников южных тундр Таймыра. — В кн.: Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984, с. 134—172.
- Пийн Т. Х., Сдобникова Н. В., Паринкина О. М. Начальные стадии зарастания пятен голого грунта в южных тундрах Таймыра. — В кн.: Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984, с. 20—50.
- Полозова Т. Г. Биологические особенности *Eriophorum vaginatum* L. как кочкообразователя (по наблюдениям в тундрах западного Таймыра). — Ботан. журн., 1970, т. 55, № 3, с. 431—442.
- Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 231 с.
- Самбук Ф. В. Краткий очерк растительности Таймыра. — В кн.: Проблемы Арктики. Л., 1937, т. 1, с. 127—153.
- Тихомиров Б. А. Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. — В кн.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. Л.; М., 1956, с. 537—556.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979, с. 166—200.

Н. В. Сдобникова

ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ В ЮЖНЫХ ТУНДРАХ ТАЙМЫРА

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

В последнее десятилетие заметно активизировались исследования арктических регионов и в связи с этим изучение почвенных водорослей как компонентов тундровых экосистем. По обширной программе работают зарубежные ученые (Bliss et al., 1973; Cullimore, McCann, 1973; Cameron et al., 1978; Tundra ecosystems, 1980). Примером отечественных исследований последних лет может служить интересная и ценная серия работ М. В. Гецен и Г. Н. Перминовой (Гецен, Перминова, 1977; Перминова, 1979, 1980; Перминова, Гецен, 1979) на территории Воркутинских тундр. Новейшие материалы о роли споровых растений в жизни биогеоценозов Большеземельской тундры опубликованы в сборнике „Споровые растения тундровых биогеоценозов” (1982). Основные этапы в изучении споровых растений в экосистемах Крайнего Севера СССР и перспективы их дальнейшего изучения освещены в работах М. В. Гецен (1983, 1985).

Для тундр характерны значительное видовое разнообразие водорослей, существенная роль синезеленых, преобладание зеленых, тесная связь со мхами в фитоценозах с сомкнутым покровом, незначительное участие диатомовых, слабое проникновение водорослей в почву.

На территории п-ова Таймыр планомерных альгологических исследований почти не проводилось. Сообщества почвенных водорослей изучались на территории стационара „Тарей” Е. В. Дорогостайской и Н. В. Сдобниковой (1973), где было найдено 157 видов, разновидностей и форм.

В данной статье излагаются результаты наблюдений, проведенных в среднем течении р. Пясины в устье р. Дудышты, в окрестностях пос. Кресты. Наиболее детально обследованы ключевые участки 3 зональных сообществ (ерниково-осоково-моховая пятнистая тундра, осоково-кустарничково-ерниково-моховая мелкобугорковая тундра и кустарничково-кустарничково-моховой ольшаник) и одного интразонального (злаково-разнотравный луг на южном склоне берега реки). Кроме того, брались пробы еще в ряде экотопов с целью получения наиболее полной картины флористического богатства водорослей и распределения их в условиях тундр. Подробные описания растительных сообществ даны в статье Н. В. Матвеевой и Л. Л. Заноха „Растительность южных тундр на западном Таймыре” (см. наст. сб.).

Всего обследовано около 20 типов местообитаний, внутри которых выделены различные микроэкотопы. Пробы брали в основном с поверхности почвы (0–3 см), а местами — из подповерхностного слоя (3–10 см). Обработано 123 образца. Использовали метод почвенных (чашечных) и жидких культур, а также просматривали свежевзятую почву с целью выявления активных форм.

Обнаружено 238 видов, разновидностей и форм водорослей, принадлежащих к 4 отделам: синезеленых — 98 видов, зеленых — 79, желтозеленых — 32, диатомовых — 29.

В состав найденных синезеленых (*Cyanophyta*) входят водоросли, относящиеся к 6 порядкам: *Chroococcales* — 26 видов, *Entophysalidales* — 1, *Pleurocapsales* — 1, *Stigonematales* — 1, *Nostocales* — 20, *Oscillatoriales* — 49 видов. Хроококковые представлены 6 семействами, основные из которых — *Gloeocapsaceae* и *Microcystidaceae* — насчитывали

по 8 видов, а *Coccobactraceae* — 6 видов. Среди ностоковых наибольшее число видов у семейств *Nostocaceae* (7) и *Scytonemataceae* (6). Осцилляториевые представлены главным образом семействами *Oscillatoriaceae* (34 вида) и *Schizothrichaceae* (9 видов).

В состав обнаруженных водорослей отдела зеленых (*Chlorophyta*) входит 8 порядков; важнейшие из них: *Chlorococcales* — 29 видов, *Volvocales* — 24 и *Ulotrichales* — 11 видов. Остальные представлены значительно меньшим числом видов: *Chlorosarcinales* — 7, *Tetrasporales* — 3, *Microsporales* — 2, *Desmidiáles* — 2, *Zygnematales* — 1.

Желтозеленые водоросли (*Xanthophyta*) относятся к 3 порядкам: *Heterococcales* — 21 вид, *Tribonematales* — 7 видов, *Heterocloniales* — 4 вида.

Диатомовые (*Bacillariophyta*) включают представителей 2 классов: класс *Centricae* пор. *Discoidales* — 2 вида, класс *Pennatae* пор. *Araphinales* — 2, пор. *Raphinales* — 25 видов.

Среди зеленых обнаружено 45 родов, синезеленых — 31 род, желтозеленых — 21 род и диатомовых — 12 родов.

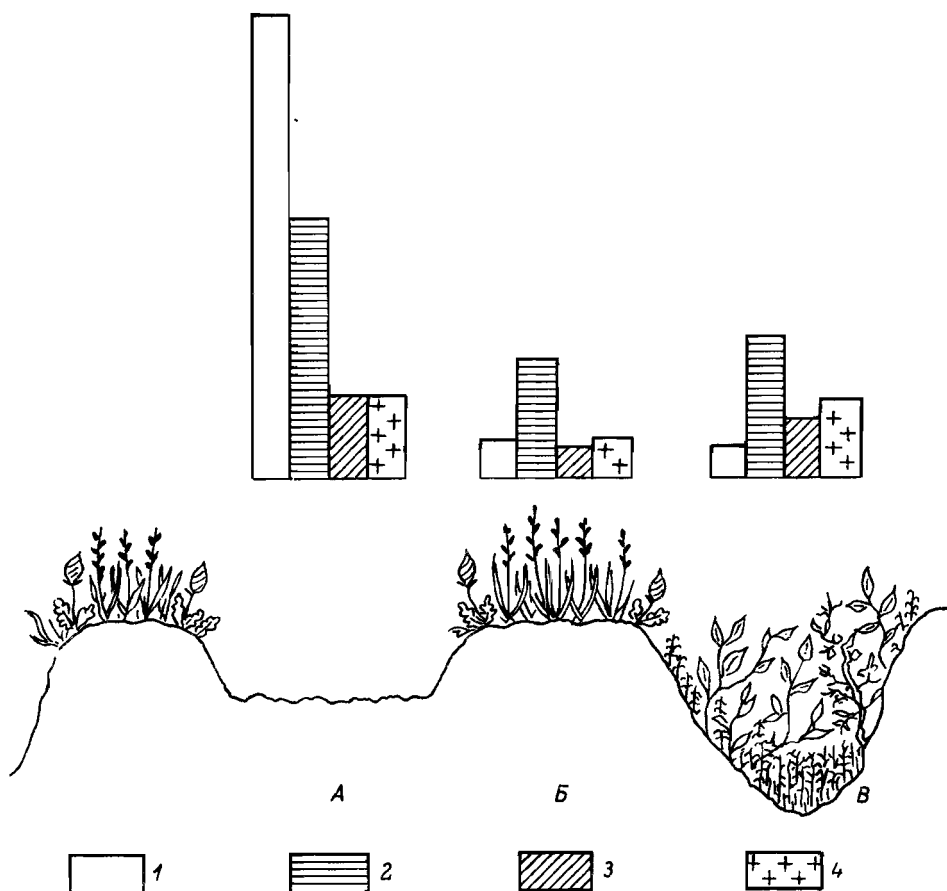
ЕРНИКОВО-ОСОКОВО-МОХОВАЯ ПЯТНИСТАЯ ТУНДРА

Группировки водорослей на пятнах, валиках и в ложбинках сильно различаются как по составу, так и по строению. Наиболее сложным строением обладают альгогруппировки поверхности пятен. В самой начальной стадии формирования альгоценоза на голом пятне присутствуют в основном одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли; синезеленые (хроококковые и осцилляториевые) имеются лишь в виде незначительной примеси. Сходную картину заселения пятна наблюдала Л. Н. Новичкова в тундрах п-ова Ямал (Кошелева, Новичкова, 1958). В процессе дальнейшего развития альгоценоза на поверхности появляется темный порошкообразный налет, видимый невооруженным глазом: это разнообразные молодые колонии синезеленых, представителей порядков *Nostocales* и *Stigonematales*. В лупу видны шарики *Nostoc*, которые постепенно принимают вид бугорков, расплываются и продолжают рост в виде распростертого слоевища. Между этими шариками и бугорками в виде неоформленных кучек лежат нити *Stigonema*, *Scytonema*, *Tolypothrix*. Обязательный и заметный участок группировки на пятнах — хроококковые, в особенности представители родов *Gloeocapsa* и *Microcystis*. Затем разрастаются разнообразные колониальные формы зеленых и желтозеленых, общее флористическое богатство заметно увеличивается. Постепенно наряду с водорослями на пятне появляются и другие компоненты: протонема мха, слизистые лишайники и печеночники, однако на этой стадии доминирующая роль еще явно принадлежит водорослям. Виды пор. *Nostocales*, несмотря на значительно меньшее по сравнению с другими группами разнообразие систематического состава, в совокупности с единственным (по нашим данным) представителем пор. *Stigonematales* — *Stigonema ocellatum* — выступают здесь в роли доминантов, формируя относительно мощные темные корочки, столь характерные для данного экотопа. На обнаженных грунтах арктических полигональных пустынь, где ностоковых наблюдалось до 11 видов, доминирует тем не менее *Phormidium uncinatum* (пор. *Oscillatoriales*) (Новичкова-Иванова, 1963) — вид, наиболее приспособленный вообще к крайним условиям, очень часто встречающийся и в пустынях аридного пояса.

В хорошо развитой группировке пятна отличаются большим разнообразием зеленые водоросли — одноклеточные представители порядков *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales* и *Volvocales* и нитчатые — порядков *Ulotrichales*, *Microsporales*. Желтозеленые обычно также встречаются в виде одноклеточных (пор. *Heterococcales*) и колониальных форм (порядки *Tribonematales* и *Heterocloniales*). Постоянно присутствуют диатомовые, в основном из пор. *Raphinales*.

В слое 3—7 см визуальное скопления водорослей обычно не отмечаются. В жидких культурах выявлено лишь 22 вида, причем синезеленые и зеленые представлены почти равным числом видов (8 и 9), а желтозеленые и диатомовые — всего 3 и 2 соответственно.

В целом на пятнах встречается 118 видов, разновидностей и форм водорослей, которые распределяются по отделам следующим образом: синезеленые — 63, зеленые — 33, желтозеленые — 11 и диатомовые — 11. Это сообщество можно оценить как достаточно богатое, обладающее своеобразным строением, специфическими чертами систематического состава и представляющее собой одну из обязательных стадий сукцессии на обнаженных грунтах.



Распределение водорослей по элементам нанорельефа в пятнистой тундре.

A - пятно, Б - валик, В - ложбинка. 1 - синезеленые, 2 - зеленые, 3 - желтозеленые, 4 - диатомовые.

Группировка водорослей на поверхности валиков, окружающих пятна, значительно беднее: она включает лишь 28 видов. Наиболее разнообразны здесь зеленые — 15 видов, из которых 8 относятся к пор. *Chlorococcales*; синезеленых найдено лишь 5 видов, из них 3 из пор. *Nostocales*. Поверхностные разрастания *Nostoc commune* здесь выражены слабее, плотные корочки отсутствуют. Обнаруживаются отдельные шарики и кусочки тонкой пленки, а на нижних частях стебельков и на листочках мха — слизистые налеты и комочки, в которых, кроме р. *Nostoc*, часто присутствуют виды р. *Microcystis*. Желтозеленых найдено всего 3 вида, диатомовых — 5. В слое 3–10 см присутствовало 10 видов, среди них — 8 одноклеточных зеленых и 2 — нитчатых синезеленых. Таким образом, сообщество водорослей на валиках более диффузное, без резкого деления на напочвенную и почвенную части.

В ложбинках среди сплошного мохового покрова встречено 37 видов. Напочвенные разрастания водорослей здесь почти отсутствуют — синезеленые уже не играют ведущей роли. Во влажный период на мхах хорошо развиваются колонии ностоковых и хроококковых. В культурах, помимо этих водорослей, найдено 2 вида р. *Phormidium*. Значительно богаче состав зеленых — 18 видов, из которых 7 хламидомонад, остальные в основном хлорококковые, 1 нитчатка — *Gloeotila protogenita*; желтозеленых — 6 видов, из них 2 нитчатые формы; диатомовые — 10 видов. На глубине 10 см состав водорослей обеднен по сравнению с поверхностью более чем на 50%, преобладают одноклеточные формы зеленых и желтозеленых. На глубине 20 см водоросли не отмечены. В этой группировке распределение водорослей еще более диффузное, чем на валике, но флористически она богаче в связи с более благоприятным режимом увлажнения.

Видов, общих для всех 3 микрорельефов, очень мало. Это водоросли, широко распространенные в условиях тундры, такие как *Microcystis miscicola*, *Nostoc commune*,

Chlamydomonas gloeogama, *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum* sp., *Bracteococcus* sp., *Myrmecia incysa*, *Botrydiopsis eriensis*, *Ellipsoidion regulare*, *Heterococcus schodatii*, *Navicula mutica* var. *nivalis*, *Hantzschia amphioxys*.

Отмечено еще 18 видов, общих для каких-либо двух из рассматриваемых микроэкотопов — это в основном зеленые водоросли из пор. *Chlorococcales*. На пятнах много видов, не найденных на валиках и в ложбинках, но, как правило, обнаруживаемых в сходных условиях (открытые грунты на различных элементах ландшафта). Среди них преобладают синезеленые — 23 вида, из них 12 из пор. *Chroococcales*. Однако эти виды отнюдь не являются специфичными обитателями тундр — они встречаются в самых разнообразных экотопах других природных зон. То же можно сказать о 8 видах из отдела зеленых, встреченных нами только на пятнах. Желтозеленых, приуроченных лишь к пятнам, 7 видов, при этом представителей родов *Chloropedia*, *Isteria* и *Arachnochloris* действительно можно отнести к очень редко встречающимся. Сведений об их экологии и распространении пока очень мало.

Несмотря на то что альгогруппировки пятен, валиков и ложбинок обладают отличительными чертами состава и строения, они тем не менее представляют собой единый комплекс — альгосинузию ерниково-осоково-мохово-пятнистой тундры. В целом в ней обнаружено 136 видов, разновидностей и форм водорослей, из них 63 синезеленых, 42 зеленых, 16 желтозеленых и 15 диатомовых. На рисунке показано распределение их по 3 экотопам.

Количественного учета водорослей мы не проводили. Для Воркутинских пятнистых тундр Г. Н. Перминова (1977) отмечает, что численность водорослей в корочках пятен постоянно измеряется величинами $n \cdot 10^6$, причем 64–93% всего количества клеток принадлежат водорослям порядков *Nostocales* и *Stigonematales*.

ОСОКОВО-КУСТАРНИЧКОВО-ЕРНИКОВО-МОХОВАЯ МЕЛКОБУГОРКОВАЯ ТУНДРА

Альгогруппировка представлена 77 видами. В слое 0–3 см синезеленых найдено 28 видов, зеленых 27, желтозеленых 8, диатомовых 14. По горизонтальному строению водорослевое сообщество неоднородно и варьирует в зависимости от микрорельефа и наличия опада. На возвышенных местах с березкой, ивой и кустарничками отмечено 43 вида, среди которых преобладают зеленые водоросли (18 видов), в основном одноклеточные из семейств *Chlamydomonadaceae* и *Chlorococcaceae* в сочетании с различными нитчатыми представителями семейств *Ulotrichaceae*, *Trentepohliaceae* и *Microsporaceae*. Из редких для тундры видов встречались *Carteria sphagnicola*, *Fernandinella alpina*, *Microthamnion kuetzingianum*, *Dactilococcopsis* sp. Синезеленых обнаружено 10 видов, из них больше всего нитчатых из пор. *Oscillatoriales* (роды *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Plectonema*). В культурах хорошо развивался *Nostoc commune*, однако в природе видимых невооруженным глазом разрастаний не наблюдалось. Из одноклеточных синезеленых чаще других встречался *Microcystis muscicola*, который, как и носток, часто поселяется на стебельках и листочках мхов. Поскольку моховой покров здесь почти сплошной, во влажные периоды обилие этих эпифитов сильно возрастает — они становятся истинными доминантами среди водорослей.

В листовом опаде *Betula nana* найдено 23 вида, из них 8 синезеленых, 11 зеленых, 2 желтозеленых и 2 диатомовых. Доминанты — *Plectonema boryanum*, *Nostoc commune*, *N. paludosum*, *Microcystis muscicola* и *Botrydiopsis eriensis*, бурное развитие которых наблюдалось в почвенных и жидких культурах; содоминанты — хлорококковые. Только здесь обнаружен представитель десмидиевых *Penium* sp., из других редких для Таймыра видов встречены *Synechococcus major*, *Coelosphaerium minutissimum*, *Oscillatoria terebri-formis* f. *grunowiana*.

В ложбинках между кочками, как и следовало ожидать, отмечено наибольшее число видов (36) при явном преобладании синезеленых (18). Последние представлены поровну тремя основными порядками — *Chroococcales*, *Nostocales*, *Oscillatoriales*. Больше всего здесь синезеленых — представителей родов *Microcystis*, *Nostoc* и *Phormidium*. Зеленые водоросли (13 видов) — почти исключительно одноклеточные формы, из нитчатых найден только *Microthamnion kuetzingianum*. Несколько богаче, чем в других микроэкотопах этой растительной группировки, флора диатомовых — 8 видов: желтозеленых же,

напротив, из-за сильной сухости почвы в ложбинках и в других микрорельефах ерника очень мало — 3 вида, все — одноклеточные формы. Из редких видов можно назвать *Coccoloba limnetica*, *Microcystis aeruginosa* f. *marginata*, *Oscillatoria splendida*, *Characiopsis minima*.

В подповерхностном слое до глубины 7–10 см еще встречаются одноклеточные зеленые и 1 вид нитчатой синезеленой (*Phormidium autumnale*), а в слое 18–25 см водорослей не обнаружено.

КУСТАРНИКОВО-КУСТАРНИКОВО-МОХОВОЙ ОЛЬШАНИК

На открытых местах между кустами ольшаника водоросли распределяются диффузно. Напочвенных разрастаний здесь нет, эпифиты также не встречены. Флористический состав небогат: найдено 27 видов, из которых 13 относятся к отделу зеленых. Почти совсем отсутствуют хламидомонады, кроме убиквиста *Chlamydomonas gloeogama*. Преобладают виды пор. *Chlorococcales*, чаще других встречались *Chlorella vulgaris*, *Myrmecia incyza*, *Bracteococcus* sp., *Scotiellopsis levicostata*. В микропонижениях обнаружены 2 вида *Microspora* и 2 десмидиевых водорослей — *Cosmarium* sp. и *Penium* sp. Состав синезеленых беден. Ностоковые не характерны — найден лишь *Nostoc commune*, осцилляториевых лишь 4 вида, из них 2 — редкие для Таймыра (*Pseudoanabaena* sp. и *Oscillatoria deflexoides*). Желтозеленых и диатомовых 6 и 3 вида соответственно.

Своеобразны и весьма богаты водорослевые группировки у основания кустов, где практически отсутствуют высшие растения и имеются углубления с рыхлой, очевидно, сильно гумусированной почвой. Здесь отмечен 51 вид водорослей: 28 зеленых, 13 желтозеленых и по 5 синезеленых и диатомовых. В отличие от открытых мест между кустами здесь хорошо представлен пор. *Volvocales* — найдено 10 видов хламидомонад. Доминирует единственный представитель пор. *Tetrasporales* — *Radio-sphaera sphaerica* — вместе с 4 представителями пор. *Ulotrichales* (роды *Ulothrix*, *Chlorohormidium*, *Stichococcus*). Из пор. *Chlorococcales* найдено 12 видов *Microsporales* — 1. Среди желтозеленых 8 видов — одноклеточные из пор. *Heterococcales*, остальные — нитчатые формы, представители порядков *Heterocloniales*, *Heterotrichales* и *Tribonematales*. Доминируют *Polyedriella irregularis*, *Pleurochloris magna*, *Heterococcus shodatii*. В составе синезеленых преобладает р. *Microcystis*. В этом микрорельефе водоросли довольно активно расселяются в толще почвы: на глубине 18–22 см отмечено 22 вида, что связано с наличием мощной корневой системы кустов.

Между куртинами ольшаника расположены участки пятнистой тундры, где пятна находятся в начальной стадии зарастания. Хорошо развитые напочвенные корочки и пленки водорослей имеются лишь по краям пятен. Здесь обнаружено 27 видов почвенных водорослей, доминируют синезеленые. Из 13 видов этого отдела большинство относится к пор. *Oscillatoriales* — роды *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Schizothrix*, *Plectonema*. Представители пор. *Nostocales* здесь еще не достигли доминирующей роли: на пятнах обнаружено 2 вида рода *Scytonema*, а в трещинах на моховой дернине — *Nostoc commune*.

Всего в кустарниково-кустарничково-моховом ольшанике выявлено 72 вида, разновидности и формы почвенных водорослей, из них синезеленых 20, зеленых 33, желтозеленых 13, диатомовых 6. Желтозеленые одноклеточные и нитчатые при сравнительно небогатом составе попадались в образцах значительно чаще водорослей других групп и отличались необыкновенным обилием. Найден очень редкий вид *Heterodendron pascheri*. Зеленые отличались как разнообразием видового состава, так и значительной частотой встречаемости. Из довольно редких синезеленых здесь присутствуют *Synechocystis aquatilis*, *Pseudoanabaena* sp., *Phormidium molle*, нигде больше в тундре не встреченные. Наиболее богатая и разнообразная флора водорослей обнаружена в приствольных углублениях без высших растений, где формируются группировки, сходные с таковыми в лесных фитоценозах.

ЗЛАКОВО-РАЗНОТРАВНЫЙ ЛУГ НА КРУТОМ ЮЖНОМ СКЛОНЕ
КОРЕННОГО БЕРЕГА р. ПЯСИНЫ

Оптимальный температурный режим, хороший дренаж, легкая дерновая почва обуславливают богатый состав и обилие водорослей. Однако корочек и пленок здесь нет. Чашечные культуры показали, что водоросли на поверхности почвы распределены по сравнению с другими экотопами весьма равномерно. Найдено 65 видов, из них синезеленых 23, зеленых 28, желтозеленых 9, диатомовых 5. Синезеленые представлены семействами *Microcystidaceae*, *Gloeocapsaceae*, *Nostocaceae*, *Oscillatoriaceae*, *Schizothrichaceae*, *Plectonemataceae*. Наиболее разнообразны ностоковые — 10 видов, относящихся к 5 родам. Из редких видов найдена *Hydrocorine spongiosa*. Из отдела зеленых обнаружены представители порядков *Volvocales*, *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Ulotrichales*, *Desmidiiales*. Желтозеленые представлены порядками *Heterococcales*, *Tribonematales* и *Heterocloniales*. Обильно развивались нитчатые формы. Среди диатомовых обнаружены виды, относящиеся к классам *Raphinales* и *Araphinales*.

В связи с тем, что для крутых склонов в условиях тундровой зоны характерно частое нарушение почвенного профиля с погребением и инверсией горизонтов (Васильевская, 1980), распределение водорослей по почвенному профилю не подчиняется обычным для Арктики закономерностям. Естественно, что общее обеднение альгофлоры с глубиной имеет место, однако в некоторых слоях, являющихся, вероятно, погребенными, наблюдались „всплески” числа видов, неожиданно бурное развитие водорослей в культурах. Так, на глубине 20 см было найдено 22, а в слое 38–44 см — 31 вид.

Аналогичные явления в тундрово-дерновых почвах крутого берега реки наблюдались и для других групп микроорганизмов: повышение обилия бактерий в глубоких слоях почвы с максимумом в надмерзлотном горизонте (Паринкина, 1971), наличие 2 и даже 3 максимумов численности беспозвоночных (Чернов и др., 1973).

Кроме ключевых участков, были обследованы некоторые другие биотопы: кочкарные пушицевые тундры, плоскобугристые болота, бугристо-ложбинные болотные комплексы, щебнистые выходы коренных пород, выступающие вершины гряд и холмов, поймы рек и распадки. Прослеживается влияние нанорельефа на состав и строение альгогруппировок. В кочкарниках доминируют хламидомонады и хлорококковые, отмечены улотриксосовые; из синезеленых в заметном количестве обнаружен лишь *Schizothrix arenaria*.

В кустарниково-моховых группировках торфяных бугров плоскобугристого болота альгофлора разнообразна и богата, особенно на более старых буграх с денудированной вершиной, где образуются пятна голого грунта. Непосредственно в кустарниково-моховых группировках этих бугров обнаружено 33 вида водорослей при заметном преобладании зеленых; на участках голого грунта — 32, но доминируют здесь нитчатые синезеленые — осцилляториевые и ностоковые. На более молодых торфяных буграх найдено 19 видов: в большом количестве хламидомонады и желтозеленая водоросль *Heterococcus mainxii*. Из синезеленых встречены лишь *Plectonema boryanum* и 2 вида *Microcystis*. В осоково-моховой мочажине между буграми обнаружено 12 видов, доминируют одноклеточные зеленые.

В растительных сообществах распадков группировки водорослей также весьма разнообразны; наблюдается различие как в числе видов, так и в составе преобладающих групп. Например, в злаково-разнотравных сообществах на южных склонах отмечено 30 видов водорослей, в ивняках с разнотравьем на западных склонах — 25. В этих группировках доминируют одноклеточные зеленые из порядка *Chlorococcales*, содоминанты в первом случае — синезеленые нитчатки из пор. *Oscillatoriales*, во втором — зеленые нитчатки из порядков *Ulotrichales* и *Microsporales*. На северном склоне в сообществе полярной ивы, хвоща и лишайников найдено лишь 11 видов водорослей; по числу видов преобладают одноклеточные зеленые, обильно развиваются синезеленые нитчатки *Symplocamus muscorum* и *Plectonema boryanum*. На участках голого грунта (на склонах) общий видовой состав водорослей также беден (всего 8–11 видов), доминируют ностоковые и хроококковые, содоминанты — желтозеленые и зеленые из пор. *Volvocales*.

Довольно разнообразны водоросли открытых растительных группировок по краям высоких берегов р. Пясины (бровка яра) — 22 вида, доминируют *Schizothrix lenormandiana*, различные хламидомонады и нитчатки из пор. *Ulotrichales*, в сообществах

Cassiope tetragona (26 видов) — представители порядков *Nostocales*, *Stigonematales*, *Volvocales*.

Обследованы различные участки речной поймы: сухие и мокрые каменистые или песчаные пляжи, местами перекрытые шлейфами береговых осыпей, сырые участки, занятые различными травяными сообществами. На мокрых песчаных пляжах водорослей больше всего (58 видов), доминируют ностоковые и вольвоксовые, содоминанты — осцилляториевые и улотриксковые, много диатомовых. На сухих песчаных пляжах (незакрепленные пески в пойме р. Дудыпты) найдено 12 видов водорослей, из них 6 — одноклеточные зеленые; там же на закрепленных песках встречается 21 вид, из них 10 зеленых и 7 синезеленых; обильно развиваются *Schizotrrix arenaria*, *Hydrocoleus homoeotrichus*, *Plectonema gracillimum*, которые часто образуют на субстрате тонкие войлокообразные налеты. На каменистых пляжах обильны хроококковые, вольвоксовые и осцилляториевые (всего 16 видов). В злаково-осоково-разнотравных сообществах сырых участков пойм найдено 49 видов водорослей. Особенно много зеленых из порядков *Volvocales*, *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Desmidiiales*; часто встречаются зеленые нитчатые из порядков *Ulotrichales* и *Microsporales*, а из синезеленых — виды родов *Oscillatoria* и *Phormidium*; ностоковых и хроококковых здесь мало.

Сравнение изученных группировок водорослей с таковыми в аналогичных растительных сообществах других подзон позволяет утверждать, что соотношение групп и особенности строения альгосинузий в основном сохраняют черты сходства, но число видов, слагающих группировку, изменяется.

Альгофлора пятнистых тундр заметно обогащается в направлении с севера на юг. Так, для полигональной пустыни Земли Франца-Иосифа (начальная стадия зарастания полигонов) Л. Н. Новичкова-Иванова (1963) приводит 35 видов почвенных водорослей.

В типичных дриадово-осоково-моховых пятнистых тундрах Таймыра (стационар „Тарей“) на пятнах отмечено 64 вида (Дорогостайская, Сдобникова, 1973). По строению эти группировки, естественно, очень близки к таковым в южных тундрах, хотя и не достигают такого богатства и разнообразия в составе флоры. В типичных тундрах, например, значительно беднее представлены ветвящиеся нитчатки из пор. *Nostocales* и сем. *Schizotrichaceae*. Группировки валиков и ложбин также заметно богаче в южных тундрах. Процесс заселения голого грунта, по-видимому, одинаков и на крайнем севере, и на юге — начало сообществу водорослей дают почти исключительно одноклеточные формы, представители 4 отделов, обычно встречающиеся в почве; на этой стадии характерно отсутствие группы ностоковых. Поселение же осцилляториевых начинается обычно с мелких форм, не дающих многотрихоминых колоний (роды *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Plectonema*). Со временем на пятне, как уже отмечалось, формируется ностоко-стигонемовая группировка при участии шизотриксковых — синезеленых нитчатых, образующих многотрихоминые ветвящиеся нити. В подзоне южных тундр эта группировка — самая богатая флористически и разнообразно представленная, обладающая наиболее сложным пространственным строением. Говоря о ее характерных чертах, следует еще раз подчеркнуть роль семейств *Microcystidaceae*, *Gloeo capsaceae*, *Stigonemataceae*, *Nostocaceae*, *Scytonemataceae*, *Oscillatoriaceae*, *Schizotrichaceae*, представители которых образуют на открытых грунтах это своеобразно построенное сообщество.

В кустарничково-осоково-моховых тундрах Тарей (Дорогостайская, Сдобникова, 1973) было найдено 26 видов водорослей; соотношение групп в них оказалось близким к таковому в ерниках южных тундр. В ивняково-ерниково-моховой тундре Воркуты (Дорогостайская, Новичкова-Иванова, 1967) было отмечено всего 11 видов, причем преобладали также одноклеточные зеленые, особенно представители пор. *Volvocales*.

Группировки водорослей разнотравных луговых сообществ на южных склонах в типичных и южных тундрах также в большой мере сходны при большем разнообразии альгофлоры южных тундр. В последних заметно усиливается роль гетероцистных нитчатых синезеленых и одноклеточных зеленых из пор. *Chlorococcales*. Наблюдается приуроченность некоторых групп к определенным экотопам. Так, из синезеленых к склонам южной экспозиции приурочены представители семейств *Anabaenaceae* и *Scytonemataceae*; виды родов *Oscillatoria*, *Symploca*, *Hydrocoleus* также тяготеют или к южным склонам, или к нижним береговым участкам ручьев, текущим по распадкам. К этим же экотопам часто бывают приурочены зеленые водоросли родов *Spongiochloris*, *Spongiococcum*, *Pal-mella*, *Scotiellopsis*. Здесь же найдена редчайшая для Таймыра *Chlorella protothecoides*.

Наоборот, целый ряд видов встречается почти с одинаковой частотой в самых различных экотопах. Из синезеленых это представители родов *Gloeocapsa* и *Nostoc*, из зеленых — *Chlamydomonas*, *Radiosphaera*, *Neochloris*, *Bracteococcus*, *Myrmecia*, *Stichococcus*, *Trentepohlia*.

Таким образом, участие почвенных водорослей в растительных сообществах подзоны южных тундр Таймыра весьма существенно. Условия местообитания оказывают заметное влияние на состав и распространение водорослей и, следовательно, на характер сложения альгогруппировок, которые различаются между собой не только в разных экотопах, но и по микроэкотопам. Альгофлора в целом богата и разнообразна. По числу видов (98) на исследованной территории преобладают синезеленые. В ряде экотопов они благодаря обильному развитию определяют морфологический облик группировки. Флора зеленых водорослей при несколько меньшем видовом богатстве (79) более разнообразна в систематическом отношении, и в большинстве растительных сообществ южных тундр именно зеленым водорослям принадлежит главная роль в формировании альгогруппировок.

Полученные данные говорят за то, что альгологические исследования на Таймыре следует продолжить. Представляется интересным более направленное изучение приуроченности групп и отдельных видов к условиям обитания, взаимосвязи водорослей с лишайниками и мхами на разных стадиях сукцессии и дальнейшее накопление материала для решения вопросов флористики.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК ПОЧВЕННЫХ ВОДОРосЛЕЙ СТАЦИОНАРА КРЕСТЫ

Cyanophyta

1. *Synechocystis aquatilis* Sauv. 1, 8, 12, 30, 31, 33
2. *S. crassa* Woronich. 1, 25, 33
3. *Synechococcus aeruginosus* Näg. 1, 25
4. *S. major* Schröt. 1
5. *Rabdoderma lineare* Schmidle et Laut. 1
6. *Dactilococcopsis raphidioides* Hansg. 5
7. *Coccolopia limnetica* Troitzk. 6
8. *Merismopedia glauca* (Ehr.) Näg. 1
9. *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. f. *marginata* (Menegh.) Elenk. 6
10. *M. hangirgiana* (Hansg.) Elenk. 1, 6, 35
11. *M. muscicola* (Menegh.) Gom. повсеместно
12. *M. parietina* (Näg.) Elenk. 1, 4, 28
13. *M. pulvereae* (Wood) Forti emend. Elenk. f. *pulvereae* 1, 2, 7, 9, 18, 19, 24, 25, 29
14. *M. pulvereae* (Wood) Forti emend. Elenk. f. *incerta* (Lemm.) Elenk. 1, 7, 31, 35
15. *Aphanothece microscopica* Näg. 1
16. *A. saxicola* Näg. 1
17. *Gloeocapsa compacta* Kütz. 1
18. *G. kuetzingiana* Näg. 1
19. *G. minuta* (Kütz.) Hollerb. 12
20. *G. montana* Kütz. ampl. Hollerb. 1
21. *G. rupestris* Kütz. 1
22. *G. turgida* (Kütz.) Hollerb. emend. 6, 10, 11
23. *Gloeocapsa* sp. 1
24. *Gloeothece palea* (Kütz.) Rabenh. 1
25. *Coelosphaerium* sp. 5
26. *Gomphosphaeria lacustris* Chod. 24
27. *Chlorogloea* sp. 29
28. *Oncobyrsa rivularis* (Kütz.) Menegh. 1
29. *Stigonema ocellatum* (Dillw.) Thur. s. l. Elenk. 1, 6, 21, 25, 29
30. *Nostoc commune* Yauch. повсеместно
31. *N. linckia* Roth, f. *linckia* 1, 21, 29, 34
32. *N. linckia* Roth f. *muscorum* (Ag.) Elenk. 6, 29, 31
33. *N. linckia* Roth f. *spongiaeforme* (Ag.) Kütz. 1, 29
34. *N. paludosum* Kütz. 5, 21, 27, 29, 30
35. *N. punctiforme* Kütz. 1, 10, 21, 25, 29, 31, 33
36. *Nostoc* sp. 1, 33
37. *Anabaena cylindrica* Lemm. 21
38. *A. variabilis* Kütz. f. *variabilis* 1, 6, 10, 33
39. *A. variabilis* Kütz. f. *tenuis* Popova 10, 19, 25, 34

40. *Anabaena* sp. 1, 29, 32, 33
41. *Cylindrospermum stagnale* (Kütz.) Born. et Flah. 10
42. *Scytonema hofmannii* Ag. 9, 31, 33
43. *S. varium* Kütz. 1, 6
44. *Scytonema* sp. 1
45. *Tolypothrix byssoidea* (Berk.) Kirchn. 6
46. *T. tenuis* Kütz. f. *terrestris* B.-Peters. 1
47. *Hydrocoryne spongiosa* Schwabe 10, 11
48. *Calothrix brevissima* G. S. West 17, 33
49. *C. elenkinii* Kossinsk. 30–33
50. *Pseudoanabaena* sp. 8, 9
51. *Oscillatoria acuminata* Gom. 1, 17
52. *O. agardhii* Gom. 1, 12
53. *O. amoena* (Kütz.) Gom. 10, 30, 33
54. *O. anguina* (Bory) Gom. 1, 12, 30, 33
55. *O. animalis* Ag. 1, 17
56. *O. boryana* (Ag.) Bory 17, 23, 25
57. *O. brevis* (Kütz.) Gom. 8, 9, 11, 17
58. *O. deflexoides* Elenk. et Kossink. 9, 10
59. *O. limosa* Ag. 32
60. *O. splendida* Grev. 1, 6
61. *O. tenuis* Ag. 32
62. *O. terebriformis* (Ag.) Elenk. f. *terebriformis* 1, 17, 33
63. *O. terebriformis* (Ag.) Gom. f. *grunowiana* (Gom.) Elenk. 5
64. *Spirulina jenneri* (Hass.) Kütz. 1
65. *S. subtilissima* Kütz. 1
66. *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom. 1–3, 10, 25, 28, 31
67. *P. boryanum* Kütz. 12
68. *Ph. corium* (Ag.) Gom. 9, 23
69. *Ph. favosum* (Bory) Gom. 1, 30
70. *Ph. foveolarum* (Ag.) Gom. 1, 8, 28, 33
71. *Ph. henningsii* Lemm. 27, 30, 32
72. *Ph. molle* (Kütz.) Gom. 8
73. *Ph. paulsenianum* B.-Peters. 9
74. *Ph. purpurascens* (Kütz.) Gom. 12
75. *Ph. tenue* (Menegh.) Gom. 1, 4, 6, 8, 12, 21, 25, 28, 33
76. *Ph. tenuissimum* Woronich. 1, 3, 7, 8, 10, 12
77. *Ph. uncinatum* (Ag.) Gom. 6, 12, 16
78. *Ph. valderiae* (Delp.) Geitl. 1
79. *Symploca borealis* Rabenh. 1
80. *S. muscorum* (Ag.) Gom. 1, 10, 21, 23, 26, 31, 33
81. *S. willei* Gardn. 29
82. *Symploca* sp. 1
83. *Lynghya aerugineo-coerulea* (Kütz.) Gom. 1
84. *L. martensiana* Menegh. 1, 8, 23, 25, 30, 31, 33
85. *Schizothrix arenaria* (Berk.) Gom. 1, 20, 31, 33
86. *Sch. braunii* (A. Br.) Gom. 34
87. *Sch. friesii* (Ag.) Gom. 1, 6, 9, 17, 31–33
88. *Sch. lardaceae* (Ces.) Gom. 1, 9, 17, 24, 29, 30, 32–35
89. *Sch. lenormandiana* Gom. 10, 12, 23, 29, 30
90. *Hydrocoleus homoeotrichus* Kütz. 1, 17
91. *Microcoleus lacustris* (Rabenh.) Farl. 1, 17, 23
92. *M. paludosus* (Kütz.) Gom. 1, 9
93. *M. sociatus* W. et G. S. West. 1
94. *Plectonema boryanum* Gom. f. *boryanum* 1, 4, 6, 9, 10, 17, 18, 29, 31
95. *P. boryanum* Gom. f. *hollerbachianum* Elenk. 33
96. *P. gracillimum* (Zopf) Hansg. 35
97. *P. nostocorum* Born. 1, 5, 10, 31, 33, 35
98. *P. puteale* (Kirchn.) Hansg. 31

Chlorophyta

99. *Chlamydomonas atactogama* Korsch. 1, 7, 10, 15, 21, 25, 30, 33
100. *Ch. breviciliata* Korsch. 4, 5, 10, 14
101. *Ch. conferta* Korsch. 15, 18, 19, 21, 25, 27, 33, 34
102. *Ch. debariana* Gorosch. 29, 30, 33, 34
103. *Ch. elliptica* Korsch. повсеместно
104. *Ch. gelatinosa* Korsch. 29, 33
105. *Ch. globosa* Snow 5, 7, 10, 18, 20, 29
106. *Ch. gloeogama* Korsch. f. *gloeogama* почти повсеместно
107. *Ch. gloeogama* f. *humicola* Hollerb. почти повсеместно

108. *Ch. minima* Korsch. 19, 20
109. *Ch. oblonga* Anach. 2, 3, 12, 21, 29, 33
110. *Ch. oblongella* Lund почти повсеместно
111. *Ch. parvula* Matv. 1, 24, 30, 34, 35
112. *Ch. proboscigera* Korsch. 7
113. *Ch. regularis* Korsch. 1, 24, 25
114. *Ch. reinhardii* Dang. 1, 4, 7
115. *Ch. sectilis* Korsch. 7
116. *Ch. snowiae* Printz 29, 30, 33
117. *Ch. speciosa* Korsch. 10, 11
118. *Ch. velata* Korsch. 29, 33
119. *Diplostauron elegans* Skuja 7, 29, 30, 33
120. *Carteria globosa* Korsch. 20.
121. *C. obtusa* Dill. 20, 29, 33
122. *C. sphagnicola* Matv. 4, 16, 19, 29, 33, 34
123. *Nautococcus* sp. 25, 30, 33
124. *Radiosphaera dissecta* (Korsch.) Starr 2, 4, 6, 10, 13–15, 19, 27–32
125. *R. sphaerica* (Korsch.) Fott 1, 2, 5, 7, 8, 10, 11, 17, 22, 28, 30
126. *Chlorococcum* sp. повсеместно
127. *Neochloris alveolaris* Bold 1, 3, 10–12, 27, 28
128. *Spongiochloris* sp. 10, 12
129. *Spongiococcum* sp. 10
130. *Bracteococcus minor* (Chodat) Petrová 2, 3, 5, 27
131. *Bracteococcus* sp. повсеместно
132. *Dictyococcus* sp. 17
133. *Myrmecia bisecta* Reisingl почти повсеместно
134. *M. incysa* Reisingl повсеместно
135. *Tetracystis aplanosporum* (Arce et Bold) Brown et Bold 7, 10, 27
136. *Tetracystis* sp. повсеместно
137. *Muriella magna* Fritsch et John 1, 3, 4, 19, 30
138. *Muriellopsis pyrenigera* Reisingl 1, 10, 12
139. *Chlorochytrium paradoxum* (Klebs) G. S. West 10, 12
140. *Characium bulbosa* Korsch. 6
141. *Bicuspidellopsis triangularis* Korsch. 22, 26
142. *Borodinella polytetras* Miller 1, 7, 24, 27
143. *Fernandinella alpina* Chod. emend. Korsch. 4, 13, 14, 33
144. *Palmella miniata* Leibl. 1, 10, 22, 26, 27
145. *Chlorella protothecoides* Krüger 10, 27
146. *Ch. vulgaris* Beijer. 1–3, 5, 7–9, 12, 19, 29
147. *Tetraëdron incus* (Teiling) G. M. Smith 1, 19, 31
148. *Scotiellopsis levicostata* (Hollerb.) Punčochářova et Kalina повсеместно
149. *Eremosphaera* sp. 3
150. *Oocystis parva* W. et G. S. West 4, 13, 14
151. *Oocystis* sp. 1, 7, 8, 14
152. *Hyaloraphidium contortum* Pasch. et Korsch. 12
153. *Sphaerocystis polycoeca* Korsch. 33
154. *Ankistrodesmus* sp. 1
155. *Scenedesmus quadricauda* Hollerb. 12, 33
156. *S. bijugatus* Kütz. 1, 17
157. *Elakotothrix* sp. 2, 3, 17
158. *Coccomyxa solorinea* Chod. 1, 2, 6, 7, 17, 18, 25, 28
159. *C. subglobosa* Pasch. 17
160. *Chlorosarcina* sp. 1, 3
161. *Chlorosarcinopsis minor* (Gern.) Herndon 1, 13, 17, 28
162. *Ulothrix tenerrima* (Kütz.) Kütz. 7, 8, 10
163. *U. variabilis* Kütz. 1, 7, 12
164. *Chlorhormidium flaccidum* A. Br. 4, 7, 19, 20, 22, 23, 25–29
165. *Gloeotila protogenita* Kütz. 3, 7
166. *Stichococcus bacillaris* Näg. 1, 7, 10, 14, 20, 21, 24
167. *S. fragilis* Gay 10, 11
168. *S. minor* Näg. 1, 2
169. *Gongrosira* sp. 1, 3, 31
170. *Protoderma viride* Kütz. 22, 23
171. *Microthamnion kuetzingianum* Näg. 16, 19
172. *Trentepohlia* sp. 10, 11, 14
173. *Microspora quadrata* Hazen 4, 7, 9, 12, 26, 31
174. *M. tumidula* Hazen 1, 8
175. *Spirogyra* sp. 8, 25, 29, 30
176. *Cosmarium* sp. 8, 10
177. *Penium* sp. 8

Xanthophyta

178. *Pleurochloris anomala* James 7
179. *P. magna* P.-Peters. 7–10, 17, 22, 24, 25, 33
180. *Chloridella neglecta* (Pasch. et Geitl.) Pasch. 25
181. *Ch. simplex* Pasch. 3
182. *Botrydiopsis arhiza* Borzi 17, 22, 31
183. *B. eriensis* Snow повсеместно
184. *Ellipsoidion regulare* Pasch. повсеместно
185. *Monallantus brevicylindrus* Pasch. почти повсеместно
186. *Arachnochloris major* Pasch. 1, 7, 9, 17
187. *A. minor* Pasch. 17
188. *Asterogloea gelatinosa* Pasch. 10, 11, 31
189. *Chlorogibba ostreata* Pasch. 28
190. *Polyedriella irregularis* Pasch. 1, 4, 7, 8, 19, 26, 28
191. *Chlorobotrys regularis* (W. West) Bohlin 3
192. *Botryochloris cumulata* Pasch. 19
193. *Isteria lobata* Pasch. 17
194. *I. tetracoccus* Pasch. 1
195. *Characiopsis minima* (A. Br.) Lemm. 6
196. *Chloropedia incrustans* Pasch. 8, 9
197. *Ch. plana* Pasch. 1, 33
198. *Bumilleriopsis peterseniana* Visch. et Pasch. 2, 7
199. *Tribonema minus* Hazen 7, 8, 10, 31
200. *T. monochloron* Pasch. et Geitl. 3
201. *T. vulgare* Pasch. 10, 29
202. *Heterothrix bristoliana* Pasch. 10–12
203. *H. exilis* (Klebs) Pasch. 7, 8
204. *Heterothrix* sp. 9
205. *Bumilleria klebsiana* Pasch. 1
206. *Heterodendron pascheri* Steinecke 7
207. *Heterococcus chodatii* Visch. повсеместно
208. *H. mainxii* Visch. 1, 6
209. *Heteropedia polychloris* Pasch. 1

Bacillariophyta

210. *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. 31, 33
211. *Cyclotella antiqua* W. Sm. 4, 6
212. *Synedra pulchella* (Ralfs) Kütz. var. *lanceolata* O'Meara f. *constricta* Hust. 31
213. *S. ulna* (Nitzsch.) Ehr. 4, 6, 33
214. *Eunotia gibba* Kütz. 16, 31
215. *E. praerupta* Ehr. var. *praerupta* 4, 6, 16, 19
216. *E. praerupta* Ehr. var. *musciicola* B.-Peters. 19
217. *Cocconeis* sp. 32
218. *Achnanthes exigua* Grun. var. *capitata* Hust. 1, 32
219. *A. lanceolata* (Breb.) Gom. 6, 10, 12
220. *Stauroneis anceps* Ehr. 8
221. *Navicula anglica* Ralfs 1, 12, 30, 33
222. *N. dicephala* (Ehr.) W. Sm. почти повсеместно
223. *N. mutica* Kütz. var. *nivalis* (Ehr.) Hust. 1–3, 9, 12, 27–30
224. *N. platystoma* Ehr. 1, 12, 30
225. *Navicula* sp. 2, 10, 27
226. *Pinnularia borealis* Ehr. var. *borealis* почти повсеместно
227. *P. borealis* Ehr. var. *minor* Schirchow 12, 29, 30, 32, 33
228. *P. gracillima* Greg. 1, 12, 16, 19, 20, 29, 30, 33
229. *P. microstauron* (Ehr.) Cl. 1, 4, 6, 12, 16, 19, 20, 26, 29, 30, 33, 34
230. *P. stauroptera* Grun. 19, 20, 30
231. *Pinnularia* sp. 1, 4, 7–10, 18, 33
232. *Cymbella amphioxys* (Kütz.) Grun. 4, 19
233. *C. aspera* (Ehr.) Cl. 19, 20, 25, 28–30, 33
234. *C. prostrata* (Berk.) Cl. 3, 19, 20, 29, 33
235. *Epithemia argus* Kütz. 5, 16, 19, 20, 29, 30, 33
236. *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. var. *amphioxys* почти повсеместно
237. *H. amphioxys* (Ehr.) Grun. var. *compacta* Hust. 19, 29, 33
238. *H. amphioxys* (Ehr.) Grun. var. *major* Grun. 29, 33

Примечание. Номера, приведенные в систематическом списке обнаруженных водорослей, соответствуют их местообитанию. 1–3 – пятнистые тундры: 1 – пятна, 2 – валики, 3 – ложбинки. 4–6 – осоково-кустарничково-ерничково-моховая мелкобугорковая тундра: 4 – бугристая поверхность между кустов, 5 – опад, 6 – плоские участки. 7–9 – ольшаники: 7 – голая почва

у оснований кустов, 8 — открытые места, 9 — голые пятна между куртин. 10 — разнотравно-злаковый луг на крутом южном склоне коренного берега р. Пясины. 11 — мохово-кустарничковые сообщества на северных склонах берега Пясины. 12 — мохово-разнотравные сообщества у воды на берегах ручьев. 13 — выступающие вершины гряд и холмов. 14–17 — плоскобугристо-мочажинный болотный комплекс: 14 — мохово-кустарничковые сообщества на вершинах бугров, 15 — там же, трещины, 16 — мочажины, 17 — пятна голого грунта на вершинах бугров. 18 — торфяные бугры. 19 — термокарстовые понижения. 20 — пушицевые кочкарники. 21–23 — верхние участки берега р. Пясины: 21 — дренарованные выступы с *Cassiope tetragona*, 22 — пятна голого грунта у края берега. 23 — валики. 24 — щебнистые выходы коренных пород. 25 — ивняки по берегам рек. 26–29 — распадки: 26 — северные склоны с лишайниками и кустарничками, 27 — южные склоны с разнотравьем, 28 — западные склоны с ивой и разнотравьем, 29 — мокрые днища. 30 — сырые поймы с осокой. 31 — сухие осыпи берега. 32–35 — отмели и пойменные пески: 32 — сухие каменистые отмели, 33 — мокрые каменистые и песчаные отмели, 34 — незакрепленные пески поймы, 35 — закрепленные пески поймы.

Л и т е р а т у р а

- В а с и л ь е в с к а я В. Д. Почвообразование в тундрах Средней Сибири. М., 1980. 233 с.
- Г е ц е н М. В. Споровые растения в экосистемах Крайнего Севера СССР. — Ботан. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 10–20.
- Г е ц е н М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л., 1985. 165 с.
- Г е ц е н М. В., П е р м и н о в а Г. Н. Изменение состава водорослевых группировок биогеоценозов тундры в связи с ее освоением. — В кн.: Географические аспекты охраны флоры и фауны на северо-востоке европейской части СССР. Сыктывкар, 1977, с. 50–55.
- Д о р о г о с т а й с к а я Е. В., Н о в и ч к о в а - И в а н о в а Л. Н. Об изменении альгофлоры тундровых почв в результате их освоения. — Ботан. журн., 1967, т. 52, № 4, с. 461–468.
- Д о р о г о с т а й с к а я Е. В., С д о б н и к о в а Н. В. Почвенные водоросли тундр северо-западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2, с. 128–138.
- К о ш е л е в а И. Т., Н о в и ч к о в а Л. Н. О пятнистых тундрах Западной Сибири и их альгофлоре. — Ботан. журн., 1958, т. 43, № 10, с. 1478–1485.
- Н о в и ч к о в а - И в а н о в а Л. Н. Смена синузий почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа. — Ботан. журн., 1963, т. 48, № 1, с. 42–53.
- П а р и н к и н а О. М. К микробиологической характеристике некоторых почв Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 108–115.
- П е р м и н о в а Г. Н. Водоросли как компонент фитоценозов естественных и сеяных лугов. — В кн.: Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны: Материалы межвуз. конф. Пермь, 1977, с. 23–28.
- П е р м и н о в а Г. Н. Численность и биомасса почвенных водорослей Воркутинской тундры. — В кн.: Биологическая продуктивность почв и ее увеличение в интересах народного хозяйства: Материалы Всесоюз. конф. М., 1979, с. 117–119.
- П е р м и н о в а Г. Н. Биомасса и продукция водорослей в тундровых почвах. — Ботан. журн., 1980, т. 65, № 6, с. 859–863.
- П е р м и н о в а Г. Н., Г е ц е н М. В. Состав альгофлоры целинных и подвергшихся освоению почв. — В кн.: Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в Восточноевропейской тундре. Л., 1979, с. 54–64.
- С п о р о в ы е растения тундровых биогеоценозов. — Тр. Коми фил. АН СССР, 1982, т. 49, с. 1–113.
- Ч е р н о в Ю. И., А н а н ь е в а С. И., К у з ь м и н Л. Л., Х а ю р о в а Е. П. Некоторые особенности вертикального распределения беспозвоночных в почвах тундровой зоны. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973, с. 180–186.
- Bliss L. C., Courting G. M., Pattie D. L., Riewe R. R., Whitfield P. Arctic tundra ecosystems. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1973, vol. 4, p. 273–319.
- Cameron R. E., Knox A. D., Morell F. A. The role of algae in tundra soil. — In: Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra. — Ecol. Studies, 1978, vol. 29, p. 418–443.
- Cullimore D. R., McCann A. E. Algae and moss population in soil. — Canad. Comm. Int. Matador project. Techn. Rep., 1973, vol. 23, p. 51–70.
- Tundra ecosystems: A comparative analysis. / Eds. Bliss L. C., Heal O. W., Moore J. J. Cambridge, 1980. 275 p.

А. Л. Жукова

**ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ ОКРЕСТНОСТЕЙ пос. КРЕСТЫ
(ПОДЗОНА ЮЖНЫХ ТУНДР, ЗАПАДНЫЙ ТАЙМЫР)**

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

В настоящее время флора печеночных мхов Таймыра насчитывает 100 видов. Благодаря проведенным в разных районах полуострова работам имеются сведения о печеночниках из различных зональных подразделений: подзоны типичных тундр — Тарей (Жукова, 1973; Благодатских, Дуда, 1982), самого северного лесного массива Ары-Мас (Жукова, 1978), подзоны арктических тундр — бухты Марии Прончишевой (Жукова, 1974; Благодатских и др., 1979б), плато Тулай-Кирыка (Жукова, 1981); зоны полярных пустынь — мыс Челюскин (Жукова, 1979; Благодатских и др., 1979а). Данная работа посвящена печеночным мхам подзоны южных тундр. Для составления флористического списка была просмотрена большая коллекция зеленых мхов и лишайников (1800 пакетов), собранная в районе окрестностей пос. Кресты Н. В. Матвеевой и Т. Х. Пийн в 1975—1977 гг. В прилагаемом аннотированном списке видов, расположенных по системе Мюллера (Müller, 1951), приводятся форма роста, обилие, наличие органов размножения, встречаемость; последняя определяется по 5-балльной системе: очень редко — вид встречен в 1—3 образцах, реже — в 4—10 образцах, местами — в 11—15 образцах из 1—2 типов местообитаний, часто — более чем в 15 образцах из нескольких близких типов местообитаний, очень часто — более чем в 15 образцах из различных типов местообитаний. Для очень редких видов перечисляются все местообитания.

Порядок MARCHANTIALES

Сем. MARCHANTIACEAE

Marchantia polymorpha L. Растет небольшими розетками, не образуя больших скоплений. Со спорогониями и выводковыми корзинками. Редко.

Preissia quadrata (Scop.) Nees. Собран 2 раза. На почве вдоль русла реки. Небольшими розетками, необильно. Со спороношением. Очень редко.

Сем. RICCIACEAE

Riccia sorocarpa Bisch. Собран 1 раз. Заросли *Alnaster fruticosus* на фоне кустарниково-кустарничково-моховой пятнистой тундры, на пятне вместе с *Riccardia pinguis*, *Blasia pusilla* и *Scapania brevicaulis*. Мелкими розетками, в незначительном количестве. Со спороношением. Очень редко.

Порядок JUNGERMANNIALES

Сем. ANEURACEAE

Riccardia pinguis (L.) Gray. Собран 2 раза. Заросли *Alnaster fruticosus* на фоне кустарниково-кустарничково-моховой пятнистой тундры, на пятне с *Blasia pusilla*, *Riccia sorocarpa*, *Scapania brevicaulis*. Мелкие розетки, необильно. Со спороношением. Очень редко.

Сем. PELLACEAE

Pellia sp. Мелкие отдельные слоевища. Редко.

Сем. BLASIACEAE

Blasia pusilla L. Отмечен 2 раза. Заросли *Alnaster fruticosus* на фоне кустарниково-кустарничково-моховой пятнистой тундры, на пятнах голого грунта. Отдельными мелкими розетками, в значительном количестве. С выводковыми колбочками. Очень редко.

Сем. PTILIDIACEAE

Ptilidium ciliare (L.) Hampe. Самый распространенный и обильный вид, нередко доминирующий наравне с листостебельными мхами. Очень часто.

Сем. BLEPHAROSTOMACEAE

Blepharostoma trichophyllum var. *brevirete* Bryhn et Kaal. Один из наиболее распространенных видов, растущий чаще как примесь, иногда чистыми куртинками. Растения от 5 мм до 2–3 см длины в зависимости от местообитания. Очень часто.

Сем. HYGROBIELLACEAE

Anthelia juratzkana (Limpr.) Trevis. Один из наиболее распространенных видов. Очень мелкие растения, нередко образующие значительные „пятна“, обычно растут в смеси с другими видами печеночников. Со спороношением. Очень часто.

Сем. LOPHOCOLEACEAE

Chiloscyphus pallescens (Ehrh.) Dum. Встречен 2 раза. Отдельные стебли в небольшом количестве. Пойма р. Пясины, сырой разнотравно-моховой ивняк, среди мхов *Polytrichum* sp. и *Campyllum* sp. вместе с *Orthocaulis quadribobus*, *Plagiochila arctica*, *Tritomaria quinquedentata*; днище распадка, заросли *Carex stans*, вдоль берега небольшого ручья, среди мхов со *Scapania irrigua*. Очень редко.

Сем. LOPHOZIACEAE

Barbilophozia barbata (Schmidl.) Loeske. Сравнительно распространенный вид. Отдельные крупные, до 2–3 см, стебли. Необильно, в смеси с другими видами. Очень часто.

B. hatcheri (Evans) Loeske. Собран 1 раз. Северный склон распадка на выпуклой части гребня. В значительном количестве в смеси с *Lophozia incisa*. С выводковыми почками. Очень редко.

Leiocolea heterocolpa (Thed.) Nove. Произрастает пучками и отдельными стеблями, иногда в значительных количествах, обычно в смеси с другими видами печеночников. С выводковыми почками. Редко.

L. gillmani (Aust.) Evans. Собран 2 раза. Растет отдельными стеблями, необильно. Ерниково-осоково-моховая пятнистая тундра, среди *Catoscopium* sp. и *Hypnum* sp. с *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*. Очень редко.

Lophozia alpestris (Schleich) Schust. Собран 2 раза. Растет небольшими пучками, иногда в значительном количестве. Крутой берег р. Пясины, в средней части склона, на бугорках среди мхов *Distichum* sp., *Encalypta* sp., *Bryum* sp. и с *Cephaloziella arctica*. Очень редко.

L. grandiretis (Lindb.) Schiffn. Растения с очень короткими, толстыми стеблями, произрастающие единичными стеблями или пучками, обычно как примесь к другим видам. С выводковыми почками. Редко.

L. incisa (Schrad.) Dum. Собран 3 раза. Растения всегда очень мелкие, растут небольшими скоплениями. Ивняк в распадке, среди лишайников *Lecidea* sp. и *Peltigera* sp. Ивково-моховая группировка на северном склоне распадка, на почве среди мхов и массы *Barbilophozia hatcheri*. С выводковыми почками и с перинтиями. Очень редко.

L. marchica (Nees) Steph. Собран 1 раз. Ерниково-осоково-моховая тундра на пологом водораздельном увале, в смеси с большой группой печеночных мхов, в незначительном количестве. Очень редко.

L. opacifolia Culmann. Отдельные мелкие стебли, иногда в значительном количестве, как примесь к другим видам. С выводковыми почками и перинтиями. Редко.

L. ventricosa (Dicks.) Dum. Отдельными стеблями, нередко в значительном количестве. С выводковыми почками. Редко.

L. wenzlii (Nees) Steph. Отдельными стеблями, необильно, как примесь к другим видам. Редко.
Orthocaulis binsteadii Buch. Сравнительно крупные растения. Растут в значительных количествах, но как примесь к другим видам. Местами.

O. quadrilobus Buch. Довольно крупные растения, растут в значительном количестве, чаще как примесь. С перьями. Часто.

O. kunzeanus (Hübener) Buch. Один из наиболее распространенных видов. Растения разной величины, часто темноокрашенные. Нередко обильно, обычно как примесь к другим видам. Очень часто.

Mesoptichia sahlbergii (Lindb. et Arn.) Evans. Собран 1 раз. Отдельные стебли, очень мало. Болотно-тундровый комплекс, среди мхов во влажных понижениях. Очень редко.

Saccobasis polita Buch. Собран 1 раз в незначительном количестве. Отрог большого распада, осоково-моховое днище. Очень редко.

Sphenolobus minutus (Cranz.) Steph. Очень распространенный вид. В зависимости от местообитаний растения бывают от 3–5 мм до 1–2 см длины. Чаще растет в смеси с другими видами, но иногда образует чистые куртинки. С выводковыми почками. Очень часто.

S. minutus var. *grandis* Frye et Clark. Очень мелкие растения, растут как примесь с другими видами. Очень редко.

S. saxicolus Steph. Собран 3 раза. Рос отдельными стеблями, не обильно. Заросли *Alnaster fruticosa* на фоне кустарниково-кустарничково-моховой пятнистой тундры, валики вокруг пятен голого грунта между кустами; среди *Dicranum* sp. в смеси с *Tritomaria quinquedentata*. Ерничково-осоково-моховая пятнистая тундра, на пятнах среди лишайника *Solorina* sp. в смеси с *Arnellia fennica* и *Cephalozia arctica*. Очень редко.

Tritomaria exectiformis (Breidl.) Schiffn. Собран 1 раз. Отдельные стебли, не обильно. Дриадово-лишайниковая пятнистая тундра, на пятнах среди лишайника *Nephroma arctica*. Очень редко.

T. quinquedentata (Huds.) Buch. Один из распространенных видов. Величина растений зависит от местообитаний. Нередко встречается в значительных количествах и выступает как доминант наравне с зелеными мхами. С выводковыми почками. Очень часто.

T. scitula (Tayl.) Jörg. Некрупные растения, растущие отдельными стеблями, чаще как примесь к другим видам. С выводковыми почками. Местами.

Сем. MARSUPELLACEAE

Gymnomitrium corallioides Nees. Среди мхов растет отдельными стеблями, а на почве образует чистые „пятна”. Редко.

Сем. JUNGERMANNIACEAE

Solenostoma levieri Steph. Собран 2 раза. Некрупные отдельные стебли, редко. В зарослях *Alnaster fruticosa* на фоне кустарниково-кустарничково-моховой пятнистой тундры, среди мхов как примесь вместе с другими печеночниками к массе *Tritomaria quinquedentata*. Ивово-моховая группировка на северном склоне распада, на почве в плотной корке из *Anthelia juratzkana*. С перьями и со спороношением. Очень редко.

S. pumilus ssp. *polaris* (Berggr.) Schust. Очень мелкие темные растения, растут отдельными стеблями, не обильно, как примесь к другим видам. Местами.

S. pusillum (Jens.) Steph. Собран 1 раз. Кустарничковое сообщество на песках в распадке (распительная подстилка, среди лишайников). С перьями. Очень редко.

Сем. SOUTHBYACEAE

Arnellia fennica (Gotsche) Lindb. Довольно распространенный вид. Растет отдельными стеблями в очень небольших количествах, обычно как примесь к другим видам. Часто.

Сем. PLAGIOCHILACEAE

Plagiochila arctica Bryhn et Kaal. Отдельные стебли до 2 см длины, единично среди других печеночников. Редко.

Сем. SCAPANIACEAE

Scapania brevicaulis Tayl. Мелкие растения, 4–7 мм длины, встречаются в значительном количестве, как примесь к другим видам. С выводковыми почками. Редко.

S. calcicola (Arn. et Pers.) Ingham. Собран 1 раз. Единичными стеблями. Дриадово-кустарничково-лишайниковая тундра на щебне, на пятне. Очень редко.

S. cuspiduligera (Nees) K. Müll. Собран 2 раза. Мелкие растения, встреченные в незначительном количестве. Отрог большого распада, моховая группировка с нивальным разнотравьем в нижней части склона, на почве среди мелких мхов и печеночников. Очень редко.

S. gymnostomophila Kaal. Мелкие растения. Отдельные стебли в смеси с другими видами. С выводковыми почками. Местами.

S. irrigua (Nees) Dum. Довольно крупные растения, до 2 см длины. Растут отдельными стеблями и пучками как примесь к другим видам. С выводковыми почками. Редко.

S. obcordata (Berggr.) S. Arn. Мелкие растения. Растут как примесь, иногда значительная, к другим видам печеночных мхов. С выводковыми почками. Редко.

S. parvifolia Warnst. Собран 1 раз. Ивняк в распадке, среди мхов и многих других печеночников, на пятне между кустами. Очень редко.

S. simmonsii Bryhn et Kaal. Довольно крупные, всегда темноокрашенные растения. Нередко растут в значительном количестве, обычно в смеси с другими видами. Редко.

S. undulata (L.) Dum. Собран 1 раз. Болотно-тундровый комплекс, среди мхов. Очень редко.

Сем. CEPHALOZIELLACEAE

Cephaloziella arctica Bryhn et Douin. Один из наиболее распространенных видов. Очень мелкие нежные растения, обычно темноокрашенные. Чаще растут в смеси с другими видами, но иногда образуют сплошную корку при росте на почве. Очень часто.

C. subdentata var. *spinigera* (L.) Dum. Собран 1 раз в небольшом количестве среди лишайников в разнотравно-лишайниковой группировке на склоне распадка. Чрезвычайно мелкие растения. Очень редко.

Сем. CEPHALOZIACEAE

Cephalozia bicuspidata (L.) Dum. Собран 2 раза. Рос отдельными стеблями и необильно. Ерничково-осоково-моховая пятнистая тундра, на влажных зарастающих пятнах, в смеси с другими печеночниками. Очень редко.

C. macounii Aust. Собран 1 раз. Очень мелкие нежные растения, возможно пропускаемые при сборах из-за своих размеров. Моховой ерник на буграх среди болота, вместе с *Lophozia wenzelii*. Очень редко.

C. pleniceps (Aust.) Lindb. Отдельные стебли, необильно. Растет в смеси с другими видами. Редко.

Сем. ODONTOSCHISMACEAE

Odontoschisma macounii (Aust.) Underw. Довольно часто встречающийся вид. Растет отдельными стеблями, иногда в значительном количестве. Обычно как примесь к другим видам. Очень часто.

Сем. FRULLANIACEAE

Frullania tamarisci var. *nisquallensis* (Sull.) Hatt. Довольно крупные, всегда темноокрашенные растения. Необильно, как примесь к другим видам. Редко.

Распределение печеночных мхов по разным типам местообитаний представлено в табл. 1. Значительное число видов отмечено в ерничково-осоково-моховых тундрах (25), в распадках (22), в разнотравно-злаковых лугах (21), в кустарничково-моховых тундрах с зарослями *Alnaster fruticosus* (19) и в дриадовых сообществах на супесях и выходах алевролитов (17). Шесть видов печеночников отмечено в большинстве из 14 перечисленных мест сборов: *Tritomaria quinquedentata* собран в 12 типах местообитаний, *Prilidium ciliare* и *Orthocaulis kunzeanus* — в 11, *Sphenolobus minutus*, *Cephaloziella arctica* и *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete* — в 9. Это обычные виды, распространенные почти повсеместно в других арктических районах и нередко в значительных количествах. Из табл. 1 также видно, что эти же виды наиболее часто встречаются и в коллекционном материале (от 63 до 99 раз) и составляют $\frac{1}{5}$ часть списка. Однако для некоторых видов относительно частая встречаемость отмечена и при довольно незначительном разнообразии мест обитания. Так, например, *Anthelia juratzkana*, отмеченная в 6 типах местообитаний, встречена 55 раз, *Arnellia fennica* (4 типа) — 38 раз и т. д. Большинство видов списка имеет незначительную встречаемость и ограниченное число местообитаний: 20 видов из 53 встречены всего по 1—2 раза.

Из 100 видов печеночных мхов, известных на сегодняшний день для Таймырского полуострова, в южных тундрах встречается немногим более половины — 53 вида. Таксономически это выглядит следующим образом: пор. *Marchantiales* — 2 семейства, 3 рода и 3 вида; пор. *Jungermanniales* — 17 семейств, 23 рода и 50 видов. Ведущее место занимает сем. *Lophoziaceae* (7 родов и 21 вид); на втором месте — сем. *Scapaniaceae* (1 род и 9 видов); семейства *Cephaloziaceae* и *Jungermanniaceae* имеют по 1 роду и 3 видам; сем. *Marchantiaceae* — 2 рода и 2 вида, сем. *Cephaloziellaceae* — 1 род и 2 вида. Все остальные семейства представлены одним родом и одним видом. Такое распределение видов по семействам весьма типично для арктических флор.

Вид	Плакорные тундры												Болота				Долины рек				Распадки	Число местообитаний	Число находок вида в коллекции
	ерниково-осоково-моховые	осоково-кустарничково-ерниково-моховые	ивово-ерниково-осоково-моховые	с зарослями <i>Alnaster fruticosus</i>	с единичными кустами <i>Alnaster fruticosus</i>	кочкарные с <i>Eriophorum vaginatum</i>	дрятовые сообщества на сугликах и выходах алевролитов	кустарничковые сообщества на выходах песков	буристо-ложбинные комплексы	бурья с моховыми ерниками в плоскобугристых болотах	травяные сообщества в пойме	ивняки из <i>Salix lanata</i> в пойме	разнотравно-этаковые луга на южных склонах	+	+	+	+						
<i>Anthelia juratzkana</i>	+			+																6	55		
<i>Arnellia fernica</i>	+			+																4	38		
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> var. <i>brevirete</i>	+			+																9	80		
<i>Barbilophozia barbata</i>																				4	21		
<i>B. hatcheri</i>																				1	1		
<i>Blasia pusilla</i>																				1	2		
<i>Cephalozia arctica</i>																				9	63		
<i>C. subdentata</i> var. <i>spingera</i>																				1	1		
<i>Cephalozia bicuspadata</i>																				1	2		
<i>C. macounii</i>																				1	1		
<i>C. pleniceps</i>																				2	8		
<i>Chiloscyphus pallescens</i>																				2	2		
<i>Gymnomitron coralloides</i>																				2	2		
<i>Frullania tamarisci</i> var. <i>nisqual-</i> <i>lensis</i>																				5	9		
<i>Frullania tamarisci</i> var. <i>nisqual-</i> <i>lensis</i>																				2	9		
<i>Leiocolea heterocolpa</i>																				1	4		
<i>L. gilmanii</i>																				1	2		
<i>Lophozia alpestris</i>																				1	2		
<i>L. opacifolia</i>																				2	2		
<i>L. grandiretis</i>																				2	7		
																				5	9		

Печеночные мхи, кроме случаев, когда они росли в чистом виде, были найдены среди зеленых мхов и лишайников. Можно различить следующие формы роста печеночников. На пятнах грунта в различных местах обитания они нередко образуют плотную темноокрашенную корку, состоящую из нескольких (до 8–10) видов печеночников. Очень часто в таких корках доминирует вид *Anthelia juratzkana*, который может расти в чистом виде или с примесью других видов. Облиственные формы нередко обитают среди мелких мхов и лишайников; они не образуют корки, но растут в значительных количествах в виде пятен. Виды печеночников, обитающие в таких условиях, чрезвычайно мелкие (часто длина не более 3–5 мм). Обычно они окрашены в темный цвет. На пятнах грунта единично растут и различные слоевочные печеночники из родов *Marchantia*, *Riccia*, *Preissia*, *Riccardia*, *Pellia* (последний вид встречается и со мхами). При обитании среди дернин зеленых мхов и слоевищ лишайников печеночники обычно более крупные, длиной до 2 см и более. Хотя среди них также встречаются пигментированные виды, но они все же более светлоокрашенные. Ряд видов, обитающих среди мхов, встречается и на почве, но при этом меняются их размеры, а зачастую и окраска.

Обычно печеночники растут в небольших количествах, в виде пятнышек, пучков или единичных стеблей. Только *Ptilidium ciliare* или *Tritomaria quinqueidentata* иногда образуют значительные скопления, доминируя наравне с зелеными мхами.

Большинство видов (31) собраны в вегетативном состоянии, 15 — с выводковыми почками. Из них у *Lophozia grandiretis*, *L. opacifolia* и *L. ventricosa* выводковые почки отмечены 7 раз, у *Scapania obcordata* — 6, у *Tritomaria quinqueidentata* — 4, у *Lophozia incisa*, *Sphenolobus minutus*, *Scapania gymnostomophila* — по 3, у *Scapania irrigua*, *Marchantia polymorpha*, *Leiocolea heterocolpa* — по 2, у *Barbilophozia hatcheri*, *Tritomaria scitula*, *Scapania brevicaulis*, *Blasia pusilla* — по 1 разу. Отмечено несколько видов с периантиями: *Orthocaulis quadrilobus*, *Solenostoma pusillum*, *S. levieri*, *Lophozia opacifolia*; несколько видов со спораношением: *Marchantia polymorpha*, *Preissia quadrata*, *Riccia sorocarpa*, *Riccardia pinguis*, *Solenostoma levieri*, *Anthelia juratzkana*. У всех перечисленных видов коробочки отмечены по 1–2 раза, а у *Anthelia* — 20, и каждый раз в значительном количестве.

Во флористическом отношении список довольно обычный, так как содержит виды, которые почти все, кроме 8, уже были известны ранее для других районов Таймыра. Несколько видов представляют особый интерес. Так, впервые для Таймыра был отмечен *Saccobasis polita*, редкий вид, известный в СССР для Карело-Мурманского района, Полярного Урала (Шляков, 1980) и Чукотки (Абрамова и др., 1982); *Riccia sorocarpa* — вид, распространенный на севере СССР (Савич, Ладыженская, 1936), но, по-видимому, имеющий на Таймыре самое северное местонахождение.

Нами проведено флористическое сравнение списков из разных подзон Таймыра (табл. 2): южные тундры, Кресты; типичные тундры, Тарей (Жукова, 1973; Благодатских, Дуда, 1982); арктические тундры, бухта Марии Прончищевой (Жукова, 1974; Благодатских и др., 1979б).

Из 84 таксонов, известных для этих районов, 26 являются общими: *Arnellia fennica*, *Anthelia juratzkana*, *Barbilophozia barbata*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Cephaloziella arctica*, *Cephalozia bicuspidata*, *C. pleniceps*, *Frullania tamarisci* var. *nisquallensis*, *Leiocolea heterocolpa*, *Lophozia alpestris*, *L. incisa*, *Marchantia polymorpha*, *Mesoptichia sahlbergii*, *Orthocaulis kunzeanus*, *O. quadrilobus*, *Odontoschisma macounii*, *Ptilidium ciliare*, *Plagiochila arctica*, *Scapania gymnostomophila*, *S. parvifolia*, *S. irrigua*, *S. simmonsii*, *Solenostoma pumilus* ssp. *polaris*, *Sphenolobus minutus*, *Tritomaria quinqueidentata*, *T. scitula*.

Большинство этих видов составляет ядро арктической флоры печеночных мхов. Ведущие места в сравниваемых флорах занимают сем. *Lophoziaceae* и *Scapaniaceae*, где число видов всегда относительно велико (10 и более). Эти же два семейства — первые во всех других арктических флорах, а *Lophoziaceae* — и в бореальных. Такой стабильности не наблюдается ни у каких других групп растений. Например, у зеленых мхов, где в числе ведущих обычно выступают 10 семейств, места их во флоре могут меняться и весьма значительно в зависимости от подзоны. Кроме упомянутых двух, к числу ведущих можно отнести также и семейства *Cephaloziaceae*, *Jungermanniaceae*, *Cephaloziellaceae*, где число видов, хотя и значительно меньше, чем в первых двух (2–5), но все же больше, чем в остальных семействах, которые обычно включают 1 род и 1 вид. В табл. 3 представлены соотношения видов в названных 5 семействах. На эти семейства в южных тундрах из 53 видов приходится 38 (71%); в типичных из 56 — 39 (72%); в арктических из 42 — 25 (59%), т. е. во всех случаях более половины всего видового состава.

Таблица 2

Количественная характеристика флор печеночников в различных подзонах тундр Таймыра

Подзона	Порядок	Семейство	Род	Вид
Южные тундры	2	19	26	53
Типичные тундры	2	16	25	56
Арктические тундры	2	16	27	42

Таблица 3

Число видов в ведущих семействах во флорах печеночных мхов различных подзон Таймыра

Семейство	Южные тундры		Типичные тундры		Арктические тундры	
	место во флоре	число видов	место во флоре	число видов	место во флоре	число видов
<i>Lophozia</i> ceae	1	21(40)	1	23(45)	1	15(36)
<i>Scapania</i> ceae	2	9(17)	2	6(10)	2	8(19)
<i>Cephalozia</i> ceae	3-4	3(5)	3	4(7)	-	-
<i>Jungermannia</i> ceae	3-4	3(5)	4-5	3(5)	3-4	1(2)
<i>Cephaloziella</i> ceae	5	2(4)	4-5	3(5)	3-4	1(6)
Всего		38(71)		39(72)		25(59)

Примечание. Здесь и в табл. 4 в скобках - % от общего числа видов.

Таблица 4

Число видов в основных родах во флорах печеночных мхов в различных подзонах Таймыра

Род	Южные тундры		Типичные тундры		Арктические тундры	
	место во флоре	число видов	место во флоре	число видов	место во флоре	число видов
<i>Scapania</i>	1	9(17)	2	5(9.1)	1	8(19)
<i>Lophozia</i>	2	7(13)	1	7(12.5)	2	4(10)
<i>Tritomaria</i>	3-6	3(5.5)	4	4(7.1)	3	3(7)
<i>Orthocaulis</i>	3-6	3(5.5)	5	3(5.3)	4	2(4)
<i>Solenostoma</i>	3-6	3(5.5)	6-8	2(3.5)	5-7	1(2)
<i>Cephalozia</i>	3-6	3(5.5)	6-8	2(3.5)	-	-
<i>Leiocolea</i>	7-8	2(4)	3	5(9.1)	5-7	1(2)
<i>Cephaloziella</i>	7-8	2(4)	6-8	2(3.5)	5-7	1(2)
Всего		32(60)		30(52)		20(48)

В табл. 4 представлено соотношение видов в основных родах в сравниваемых флорах. В южных тундрах на 8 родов приходится 32 (60%) вида из общих 53, в типичных 30 (52%) из 56, в арктических 20 (48%) из 42, т. е. также почти половина общего состава каждой флоры.

Восемь видов из общего списка для этих районов отмечены только в Крестах: *Riccia sorocarpa*, *Saccobasis polita*, *Solenostoma levieri*, *S. pusillum*, *Lophozia opacifolia*, *Barbilophozia hatcheri*, *Cephalozia macounii*, *Scapania cuspiduligera*. Кроме того, в Крестах найдены несколько видов, которые отмечены в других районах Таймыра, но отсутствуют в Тарее и в бухте Марии Прончищевой: *Sphenolobus saxicolus*, *Blasia pusilla*, *Scapania brevicaulis*, *S. obcordata* и некоторые другие.

Небезынтересно выявить степени сходства сравниваемых флор из разных типов тундр, для чего используем коэффициент Жаккара:

$$K_{\text{сх}}(A, B) = \frac{d}{a+b-d} = \frac{29}{53+46-29} = 0.4 \times 100 = 40\%$$

$$K_{\text{сх}}(A, C) = \frac{d}{a+c-d} = \frac{26}{53+42-26} = 0.36 \times 100 = 36\%,$$

$$K_{\text{сх}}(A, B, C) = \frac{d}{(a+b+c)-d} = \frac{20}{(53+46+42)-20} = 0.165 \times 100 = 16.5\%,$$

где А — флора южных тундр, В — типичных тундр, С — арктических тундр; a — число видов во флоре А, b — число видов во флоре В, c — число видов во флоре С, d — число видов, общее для сравниваемых флор. Флористическое сходство между южными и типичными тундрами (40%) и между южными и арктическими (36%) невелико, а всех трех флор — всего 16.5%.

Нами использованы также показатели меры включения одной флоры в другую (Юрцев, Семкин, 1980). Мера включения флор:

$$\text{В в А: } K_{\text{вк}}(A, B) = \frac{d}{b} = \frac{29}{46} = 0.63 \times 100\% = 63\%;$$

$$\text{А в В: } K_{\text{вк}}(B, A) = \frac{d}{a} = \frac{29}{53} = 0.55 \times 100\% = 55\%;$$

$$\text{С в А: } K_{\text{вк}}(A, C) = \frac{d}{c} = \frac{26}{42} = 0.6 \times 100\% = 60\%;$$

$$\text{А в С: } K_{\text{вк}}(C, A) = \frac{d}{a} = \frac{26}{53} = 0.5 \times 100\% = 50\%.$$

Таким образом, меры включения одной флоры в другую довольно высоки и составляют более половины видового состава каждой из них, хотя вполне вероятно, что показатели могли бы быть и выше (у цветковых растений они достигают 80% и более), но в связи с мелкими размерами печеночных мхов, затрудняющими их нахождение, и тем фактом, что большинство сборов было сделано не специалистами, вполне допустима возможность неполного их выявления во всех перечисленных районах.

Л и т е р а т у р а

- Абрамова А. Л., Афонина О. М., Дуда Й. К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова. IV. — В кн.: Новости систематики низших растений. Л., 1982, т. 19, с. 184–186.
- Благодатских Л. С., Дуда Й. К флоре печеночных мхов Таймыра. — В кн.: Новости систематики низших растений. Л., 1982, т. 19, с. 199–200.
- Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979а, с. 54–60.
- Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. К флоре листостебельных и печеночных мхов окрестностей бухты Марии Прончишевой (северо-восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979б, с. 133–139.
- Жукова А. Л. Видовой состав и распределение печеночных мхов в растительных сообществах района Таймырского стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2, с. 120–127.
- Жукова А. Л. Печеночные мхи (*Hepaticae*) из бухты Марии Прончишевой (северо-восточный Таймыр). — В кн.: Новости систематики низших растений. Л., 1974, т. 11, с. 333–338.
- Жукова А. Л. Флора печеночных мхов. В кн.: Ары-Мас: Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978, с. 97–101.
- Жукова А. Л. К флоре печеночных мхов Арктики, полуостров Челюскин. — В кн.: Новости систематики низших растений. Л., 1979, т. 16, с. 196–201.
- Жукова А. Л. Печеночные мхи среди лишайников плато Тулай-Жиряка (северо-восточный Таймыр). — Ботан. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 684–694.
- Савич Л. И., Ладыженская К. И. Определитель печеночных мхов Севера Европейской части СССР. М.; Л., 1936. 309 с.
- Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Л., 1980, вып. 2. 142 с.
- Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных флор и парциальных флор с помощью математических методов. — Ботан. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706–1718.
- Müller K. Die Lebermoose Europas. — In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschland, Osterreich und Schweiz. Leipzig, 1951, Bd 2, S. 195–198.

Л. Р. Каннукене, Н. В. Матвеева

**ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ ОКРЕСТНОСТЕЙ пос. КРЕСТЫ
(ПОДЗОНА ЮЖНЫХ ТУНДР, ЗАПАДНЫЙ ТАЙМЫР)**

(Таллинский ботанический сад АН ЭССР и Ботанический институт
им. В. Л. Комарова, Ленинград)

В настоящее время данные о флоре листостебельных мхов Таймыра имеются из различных зональных подразделений: зоны полярных пустынь — мыс Челюскин (Arnell, 1918; Благодатских и др., 1979а), подзоны арктических тундр — бухта Марии Прончищевой и арктическое побережье (Arnell, 1918; Благодатских и др., 1979б), подзоны типичных тундр — р. Мамонтова (Савич-Любицкая, Абрамова, 1954), Таря (Благодатских, 1972, 1973а, 1973б, 1978), самый северный лесной массив Ары-Мас (Нурин и др., 1971; Афолина, 1978).

Данная работа посвящена листостебельным мхам подзоны южных тундр Таймыра. Коллекция мхов (840 образцов) была собрана в окрестностях пос. Кресты в 1975—1977 гг. Н. В. Матвеевой и Л. Л. Занохой. Мхи собирались специально в различных типах местообитаний, а также к геоботаническим описаниям. Кроме этого, была просмотрена небольшая часть коллекции лишайников (115 образцов), собранной Т. Х. Пийн в 1976 г. Материалы обработаны Л. Р. Каннукене в Таллинском ботаническом саду АН ЭССР и в Гербарии низших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР при участии О. М. Афофиной, которой авторы выражают глубокую благодарность за помощь в определении отдельных видов и за тот большой труд, который она взяла на себя по просмотру всех определенных образцов. Коллекция хранится в Таллинском ботаническом саду.

В приводимом ниже аннотированном списке семейства и роды располагаются по системе, предложенной Т. Копонен с соавторами (Koponen et al., 1977), а виды — в алфавитном порядке. Для каждого вида указываются основные типы местообитания, наличие спорогонов (если они есть), встречаемость. Для очень редких видов (1—3 образца) перечисляются все местонахождения с указанием даты сбора. Встречаемость определялась по 5-балльной шкале: очень редко — вид встречен в 1—3 образцах; редко — в 4—10 образцах; местами — в 11—15 образцах из 1—2 типов местообитаний; часто — более чем в 15 образцах из нескольких близких типов местообитаний; очень часто — более чем в 15 образцах из различных типов местообитаний. Звездочкой отмечены виды, новые для Таймыра.

Сем. SPHAGNACEAE

1. *Sphagnum angustifolium* (Russow) C. Jens. Бугристо-ложбинные комплексы (ерниково-моховые бугры), 18 VI 1976. Очень редко.
2. *S. aongstroemii* Hartm. f. Осоково-моховые болота (мочажины) и бугристо-ложбинные болотные комплексы (ерниково-моховые бугры); осоково-моховое днище распадка; кочкарные тундры из *Eriophorum vaginatum*. Редко.
3. *S. balticum* (Russow) C. Jens. Осоково-моховое болото, 6 VII 1976; кочкарные тундры из *Eriophorum vaginatum*, 26 VII 1976. Очень редко.
4. *S. compactum* DC. Кустарничково-морозково-моховые бугры у окраины осоково-мохового болота, недалеко от истоков ручья, 6 VIII 1977. Очень редко.

5. *S. fimbriatum* Wils. В верховьях распадков (бугры), образует мощный сплошной моховой покров. Редко.

6. *S. lenense* H. Lindb. Кочкарная тундра из *Eriophorum vaginatum*, вместе с *S. aongstroemii*, *S. balticum*, *Aulacomnium turgidum* и *Tomenthypnum nitens*, 26 VII 1976. Очень редко.

7. *S. nemoreum* Scop. Осоково-кустарничково-ерниково-моховая мелкобугорковая тундра, 9 VIII 1975; осоково-моховое болото (ерниково-моховые бугры), 31 VII 1976; моховой ерник в верховьях ручья, вместе с *Dicranum angustum* и *Aulacomnium turgidum*. Очень редко.

8. *S. obtusum* Warnst. Ивово-пушицево-осоково-моховые и осоково-моховые болота (осоково-мезозевые мочажины, ерниково-моховые бугры); бугристо-ложбинные болотные комплексы (сфагновые голубичники и моховые ерники на буграх). Редко.

9. *S. rubellum* Wils. Бугристо-ложбинный болотный комплекс (ерниково-моховые бугры), образует плотные подушки, 18 VI 1976 и 31 VII 1976; кустарничково-осоково-моховое сообщество, вместе с *Polytrichum strictum* и *Calliergon stramineum*, 2 VIII 1977. Очень редко.

10. *S. russowii* Warnst. Бугристо-ложбинный болотный комплекс (ерниково-моховые бугры), 18 VI 1976; заросли ерника по краю распадка, образует чистые подушки диаметром около 1 м, 30 VIII 1977. Очень редко.

11. *S. subsecundum* Nees. Осоково-моховое болото (мочажина), 6 VII 1977; ивово-пушицево-осоковое болото в ложине между холмами, 9 IX 1976. Очень редко.

12. *S. squarrosum* Scop. Осоково-моховые плоскобугристые и ивово-пушицево-моховые полигональные болота (бугры, мочажины, водотоки); бугристо-ложбинные болотные комплексы (ерниково-моховые бугры). Местами.

13. *S. teres* (Schimp.) Aongstr. Ивово-осоково-моховые тундры в нижней части склона, осоково-моховое днище и моховой ерник в верховьях распадка; бугристо-ложбинные болотные комплексы (ерниково-моховые бугры). Образует ковер. Редко.

14. *S. warnstorffii* Russow. Осоково-кустарничково-ерниково-моховые мелкобугорковые тундры; осоково-моховые болота; осоково-моховая окраина оз. Домашнего; бугристо-ложбинные болотные комплексы (ерниково-моховые бугры). Образует плоские подушки. Часто.

Сем. POLYTRICHACEAE

*15. *Oligotrichum hercynicum* (Hedw.) Lam. et CD. Склон распадка западной экспозиции, нижняя часть, ивово-мохово-лишайниковая группировка, около пятна *Stereocaulon alpinum*, 26 VIII 1976. Очень редко.

16. *Ptilopitum cavifolium* (Wils.) I. Nag. Крутой берег р. Пясины, в средней части склона юго-западной экспозиции (бугорки), 24 VI 1976; вдоль русла речки, 3 VIII 1977; оползневой берег оз. Большого, 9 VII 1976. Является задержителем грунта. Со спорогонами. Очень редко.

*17. *Lyellia aspera* (I. Nag. et C. Jens.) Frye. Кустарничковое сообщество на пологом склоне распадка западной экспозиции, на наповышении около пятна *Cetraria nivalis*, 28 VIII 1976. Очень редко.

*18. *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. Кустарничково-багульниково-моховые бугры у окраины осоково-мохового болота, недалеко от истоков ручья, 6 VIII 1977. Очень редко.

19. *P. urnigerum* (Hedw.) P. Beauv. Кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosa*; осоково-кустарничково-ерниково-моховые мелкобугорковые и дриадовые тундры; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины; разнотравно-лишайниково-моховые, разнотравно-лишайниково-ивковые и ивово-лишайниково-моховые группировки на склонах распадков. Часто.

20. *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G. L. Sm. Разнотравно-моховые ивняки и песчаная отмель в пойме р. Дудыпты; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины; разнотравно-ивково-мохово-лишайниковые нивальные и воронично-моховые группировки и оползни с пионерной растительностью на склонах распадков. Очень часто.

**P. alpinum* var. *septentrionale* (Brid.) G. L. Sm. Разнотравно-лишайниково-осоково-моховая группировка на склоне распадка, 14 VII 1976; осоково-моховое днище распадка, вместе с *Drepanocladus uncinatus* и *Racomitrium canescens*, 18 VIII 1976 и 22 VIII 1976. Очень редко.

21. *Polytrichum fragile* Bryhn. Ивово-пушицево-осоково-моховые болота; разнотравно-моховые и разнотравно-хвощовые ивняки вдоль берегов ручьев и в поймах рек; заросли *Carex stans* и кустарничково-осоково-моховые группировки в пойме р. Пясины. Образует ковер вдоль ручьев в распадках. Местами.

*22. *P. commune* Hedw. Вдоль русла ручья в распадке, обильно, 5 VIII 1977. Очень редко.

23. *P. hyperboreum* R. Brown. Ерниково-осоково-моховые и кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosa* (валики); дриадовые и куртинные дриадовые тундры на выходах щебня; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины; разнотравно-моховые группировки на склонах распадков; осоково-моховые болота (кустарничково-багульниково-моховые и ерниково-моховые бугры). Со спорогонами. Часто.

24. *P. jensenii* I. Nag. Осоково-моховые болота (осоково-мезозевые мочажины); разнотравные ивняки, ивово-осоково-моховые и разнотравно-злаковые группировки, заросли *Carex stans* и *Dupontia fisheri* в пойме р. Пясины; заболоченный берег речки (сплавина из мхов). Местами.

25. *P. juniperinum* Hedw. Ерниково-осоково-моховые (валики) и кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosa* (под кустами); осоково-кустарничково-ерниково-моховые мелкобугорковые, дриадовые и дриадово-кассиопеевые тундры; разнотравные, разнотравно-моховые и осоково-моховые ивняки в долине и на склонах берега р. Дудыпты;

разнотравно-злаковые и разнотравно-кустарничковые группировки на южных склонах берега р. Пясины. Часто.

26. *P. piliferum* Hedw. Ерниково-осоково-моховые пятнистые тундры; дриадовые и кочкарные тундры из *Eriophorum vaginatum*; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины; осоково-моховое днище распадка. Редко.

27. *P. strictum* Brid. Широко распространенный вид: пятнистые, мелкобугорковые и кочкарные тундры; бугристо-ложбинные болотные комплексы (ерниково-моховые бугры); разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины; бугры зоогенного происхождения. Очень часто.

Сем. DITRICHACEAE

28. *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe. Широко распространенный вид различных местобитаний: разные типы водораздельных тундр; пойменные ивняки; ивковые и кустарничковые группировки на склонах распадков; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины. Очень часто.

29. *Saetania glaucescens* (Hedw.) Broth. Разнотравно-злаковая группировка на южном склоне берега р. Пясины, вместе с *Eurhynchium pulchellum*, *Encalypta procera* и *Tortula ruralis*, 24 VI 1976; крутой берег р. Пясины, в средней части склона юго-западной экспозиции (бугорки), вместе с *Ditrichum flexicaule*, *Drepanocladus uncinatus*, *Ceratodon purpureus*, *Bryoerythrophyllum recurvirostre* и *Abietinella abietina*, 24 VI 1976. Со спорогонами. Очень редко.

30. *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. Ерниково-осоково-моховые и кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus*; кочкарные и дриадовые тундры; разнотравно-злаковые группировки в долине речки и на южных склонах берега р. Пясины; оползневые склоны распадков и берега оз. Большого, крутой берег (бугорки) и песчаная отмель р. Пясины. Пионерный вид на голом грунте. Со спорогонами. Местами.

31. *Distichum capillaceum* (Hedw.) V. S. G. Ерниково-осоково-моховые и кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus* (пятна); дриадовые тундры; разнотравно-осоково-моховые, разнотравно-хвощовые и осоково-ивково-моховые ивняки на склонах водоразделов, распадков и вдоль берега небольшой речки. Со спорогонами. Очень часто.

32. *D. inclinatum* (Hedw.) V. S. G. Заросли *Alnaster fruticosus* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры (пятна), вместе с *Eurhynchium pulchellum*, 1 VII 1976; ерниково-осоково-моховая пятнистая тундра (пятна), вместе с *Catoscopium nigratum*, 19 VI 1976 и 12 VII 1976. Со спорогонами. Очень редко.

Сем. GRIMMIACEAE

33. *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid. Кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus*; дриадовые и куртинные дриадовые тундры на выходах щебня; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины; моховое днище распадка и оползень на склонах распадка. Часто.

34. *R. lanuginosum* (Hedw.) Brid. Широко и обильно распространенный вид в различных типах тундр: ерниково-осоково-моховые и кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus* (валики, ложбинки); осоково-кустарничково-ерниково-моховые мелкобугорковые и дриадовые тундры. Очень часто.

Сем. FISSIDENTACEAE

35. *Fissidens osmundoides* Hedw. Осоково-кустарничково-ерниково-моховая мелкобугорковая тундра, 10 VII 1976. Очень редко.

36. *F. viridulus* (Sw.) Wahlenb. Кустарничково-осоково-моховая группировка в средней части пологого склона берега р. Пясины, в примеси к *Cyrtomnium hymenophyllum*, 20 VII 1977. Со спорогонами. Очень редко.

Сем. DICRANACEAE

37. *Anisothecium vaginale* (With.) Loeske. Крутой берег р. Пясины в средней части склона юго-западной экспозиции (бугорки), вместе с *Ceratodon purpureus*, *Eurhynchium pulchellum* и *Pohlia* sp., 24 VI 1976; кочкарная тундра из *Eriophorum vaginatum*, вместе с *Polytrichum piliferum*, *Ceratodon purpureus* и *Pohlia bulbifera*, 26 VII 1976. Со спорогонами. Очень редко.

*38. *Campylopus schimperi* Milde. Ерниково-осоково-моховая пятнистая тундра, на пятне, где доминирует *Anthelia juratzkana* и имеется ностоко-сцимонелловая корка, 29 VIII 1976; заросли *Alnaster fruticosus* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры, на пятне (60×30 см) около разрастания *Baeomyces roseus*, 30 VIII 1976. Очень редко.

*39. *Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp. Разнотравно-злаковая группировка на южном склоне берега р. Пясины, в примеси к *Distichum capillaceum*, 24 VI 1976. Очень редко.

40. *Oncophorus virens* (Hedw.) Brid. Ерниково-осоково-моховая пятнистая тундра (валики), 19 VI 1976; моховые группировки с нивальным разнотравьем на склоне распадка, 18 VII 1976; куртинная дриадовая тундра на щебнистых выходах, 2 VIII 1977. Очень редко.

41. *O. wahlenbergii* Brid. Широко распространенный вид в различных типах местообитаний: ерничково-осоково-моховые пятнистые тундры (пятна, валики, западинки); осоково-кустарничково-ерничково-моховые мелкобугорковые, дриадовые, куртинные дриадовые и дриадово-кассиопеевые тундры; ивково-моховые и пушицево-моховые группировки на склонах распадков; осоково-моховые болота (мочажины). Со спорогонами. Очень часто.

42. *Dicranum angustum* Lindb. Осоково-кустарничково-ерничково-моховые мелкобугорковые и кочкарные тундры из *Eriophorum vaginatum*; комплексы ивово-моховых и пушицево-моховых фрагментов на плоской части водораздела; бугристо-ложбинные болотные комплексы (ерничково-моховые бугры); моховые ерники на дугах среди болота. Со спорогонами. Очень часто.

43. *D. elongatum* Schwaegr. Ерничково-осоково-моховые пятнистые тундры (валики); осоково-кустарничково-ерничково-моховые мелкобугорковые и дриадовые тундры; кочкарные тундры из *Eriophorum vaginatum*; бугристо-ложбинные болотные комплексы (торфяные и ерничково-моховые бугры); осоково-моховые болота (ерничково-моховые и зоогенные бугры). Образует небольшие плотные кочки, часто вместе с *Sphenolobus minutus* и *Polytrichum strictum*. Со спорогонами. Очень часто.

44. *D. fuscescens* var. *congestum* (Brid.) Husn. Широко распространенный вид в различных типах тундр на водоразделах, в распадках; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины; ерничково-моховые и кустарничково-морозково-моховые бугры в болотах; оползень на берегу оз. Большого; бугры зоогенного происхождения. Со спорогонами. Очень часто.

45. *D. groenlandicum* Brid. Ерничково-осоково-моховые пятнистые тундры (валики); осоково-кустарничково-ерничково-моховые мелкобугорковые и дриадовые тундры; бугристо-ложбинные болотные комплексы (ерничково-моховые бугры). Со спорогонами. Редко.

46. *D. majus* Turp. Северный склон распадка, на выпуклой части гребня, 30 VII 1976; разнотравно-мохово-лишайниковые нивальные группировки на северном склоне распадка, вместе с *Drepanocladus uncinatus*, 16 VIII 1976. Очень редко.

47. *D. muehlenbeckii* B. S. G. Ерничково-осоково-моховые пятнистые тундры (валики), заросли *Alnaster fruticosa* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры (под кустами небольшими пятнами); лишайничково-кустарничковые группировки на юго-западном склоне распадка; осоково-моховые ивняки на пологом склоне оврага в долине р. Дудыпты. Со спорогонами. Редко.

D. muehlenbeckii var. *cirrhatum* (Schimp.) Lindb. Дриадово-кассиопеевая тундра на щебнистом склоне, вместе с *Ditrichum flexicaule* и *Tomenthypnum nitens*, 1 VIII 1977. Очень редко.

48. *D. spadicum* Zett. Широко распространенный вид в различных типах местообитаний: разные типы тундр на водоразделах; осоково-моховые ивняки из *Salix lanata* на пологих склонах водоразделов; разнотравно-ивково-моховые и кустарничково-моховые группировки на склонах распадков. Со спорогонами. Очень часто.

Сем. POTTIACEAE

49. *Tortella fragilis* (Hook. et Wils.) Limpr. Ерничково-осоково-моховая пятнистая тундра (западинка), в подушке *Oncophorus wahlenbergii*, 19 VI 1976; разнотравно-хвощово-ивково-моховой ивняк на склоне распадка, 14 VII 1976. Очень редко.

50. *T. tortuosa* (Hedw.) Limpr. Осоково-моховой ивняк на пологом склоне оврага в долине р. Дудыпты, 21 VII 1977; разнотравно-осоково-моховой ивняк на склоне водораздела, 18 VIII 1977. Очень редко.

51. *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chen. Кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosa*; злаково-разнотравные группировки на южных склонах берега р. Пясины; оползень на северном склоне распадка. Со спорогонами. Редко.

52. *Didymodon icmadophila* (C. Müll.) K. Saito. Крутой берег р. Пясины, склон юго-западной экспозиции (бугорки), вместе с *Pogonatum urnigerum*, *Tortula ruralis* и *Drepanocladus uncinatus*, 24 VI 1976. Очень редко.

53. *Barbula reflexa* (Brid.) Brid. Заросли *Alnaster fruticosa* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры (пятна), вместе с *Leptobryum pyriforme* и *Bryum* sp., 24 VII 1976. Очень редко.

*54. *Desmatodon systylius* Schimp. Дриадовая тундра на кромке коренного берега р. Пясины, вместе с *Encalypta rhabdocarpa* и *Bryum* sp., 4 VII 1976. Со спорогонами. Очень редко.

55. *Aloina brevirostris* (Hook. et Grev.) Kindb. Крутой берег р. Пясины, в средней части склона юго-западной экспозиции (бугорки) вместе с *Pohlia cruda*, *Leptobryum pyriforme* и *Abietinella abietina*, 24 VI 1976. Со спорогонами. Очень редко.

*56. *Tortula norvegica* (Web.) Lindb. Разнотравно-моховой ивняк в пойме р. Пясины, в примеси к *Drepanocladus uncinatus*, 17 VII 1977. Очень редко.

57. *T. ruralis* (Hedw.) Gaertn. et al. Дриадовые тундры; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины; крутой берег р. Пясины, в средней части склона юго-западной экспозиции (бугорки); северные склоны распадка (выпуклая часть гребня). Местами.

58. *Trichostomum crispulum* Bruch. Заросли *Alnaster fruticosa* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры (пятна), вместе с *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Leptobryum pyriforme* и *Ditrichum flexicaule*, 1 VII 1976 и 21 VII 1976; ерничково-осоково-моховая пятнистая тундра (пятна), вместе с *Distichum capillaceum*, *Myurella julacea* и *Campyllum polygamum*, 19 VI 1976. Очень редко.

Сем. ENCALYPTACEAE

*59. *Encalypta affinis* Hedw. f. Разнотравно-злаковая группировка на южном склоне берега р. Пясины, вместе с *Encalypta procera*, *Ditrichum flexicaule*, *Aloina brevirostris*, *Eurhynchium pulchellum* и *Abietinella abietina*, 24 VI 1976. Очень редко.

60. *E. alpina* Sm. Разнотравно-злаковая группировка на южном склоне берега р. Пясины, вместе с *Ceratodon purpureus* и *Bryum* sp., 24 VI 1976. Очень редко.

61. *E. procera* Bruch. Разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины, обычно вместе с *Tortula ruralis*, *Ditrichum flexicaule*, *Pohlia cruda*, *Eurhynchium pulchellum* и *Ceratodon purpureus*. Со спорогонами. Редко.

62. *E. rhabiocarpa* Schwaeg. Дриадовые тундры; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины, обычно в примеси к мелким мхам. Со спорогонами. Местами.

Сем. ORTHOTRICHACEAE

43. *Orthotrichum killiasii* C. Müll. Дриадовая тундра, на выходах щебня, вместе с *Racomitrium lanuginosum* и *Grimmia* sp., 8 VII 1976. Очень редко.

Сем. FUNARIACEAE

64. *Funaria hygrometrica* Hedw. Кустарниково-кустарничково-моховая пятнистая тундра с зарослями *Alnaster fruticosa*; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины; оползневой берег оз. Большого, вместе с *Ceratodon purpureus* – задержители грунта. Со спорогонами. Редко.

Сем. SPLACHNACEAE

*65. *Tayloria lingulata* (Diks.) Lindb. Ивняк из *Salix lanata*, 1 VIII 1976; моховая группировка с нивальным разнотравьем на склоне распадка, 18 VIII 1976. Со спорогонами. Очень редко.

66. *Tetraplodon mnioides* (Hedw.) B. S. G. Ерниково-осоково-моховые и кустарниково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosa*; зоогенные бугры и песчаная отмель. Всегда на остатках животного происхождения. Со спорогонами. Редко.

67. *Aplodon wormskioldii* (Hornem.) R. Brown. Ерниково-осоково-моховые пятнистые тундры; бугристо-ложбинные болотные комплексы (бугры). На остатках животного происхождения, часто вместе с *Tetraplodon mnioides*. Со спорогонами. Редко.

Сем. BRYACEAE

68. *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils. Кустарниково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosa* (пятна); разнотравные ивняки в долинах рек; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины, осоково-моховая окраина оз. Домашнего, вместе с *Paludella squarrosa*. Со спорогонами. Редко.

*69. *Pohlia bulbifera* (Warnst.) Warnst. Кочкарная тундра из *Eriophorum vaginatum*, вместе с *Ceratodon purpureus*, *Anisothecium vaginale* и *Polytrichum piliferum*, 26 VII 1976. С выводковыми почками. Очень редко.

70. *P. cruda* (Hedw.) Lindb. Разнотравно-хвощово-ивково-моховые ивняки и разнотравно-лишайниково-ивковые группировки с нивальным разнотравьем на склонах распадков; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины. Со спорогонами. Местами.

71. *P. drummondii* (C. Müll.) Andr. Разнотравные ивняки и песчаные отмели в поймах рек; осоково-моховое днище и осоково-разнотравные нивальные группировки в нижней части склона распадка. С выводковыми почками. Редко.

72. *P. nutans* (Hedw.) Lindb. Кустарниково-кустарничково-моховая пятнистая тундра с зарослями *Alnaster fruticosa* (сухие неглубокие моховые ложбинки), 1 VII 1976; осоково-моховая западина в ложине между холмами, 21 VIII 1976; ерниково-кустарничково-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 27 VI 1976. Очень редко.

73. *P. prolifera* (Kindb.) H. Arn. Крутой берег р. Пясины в средней части склона юго-западной экспозиции (бугорки), в примеси к *Anisothecium vaginale*, 24 VI 1976, оползень на северном склоне распадка, образует чистые рыхлые дерновинки, 2 IX 1976. С выводковыми почками. Очень редко.

*74. *P. rothii* (Correns) Broth. Осоково-моховое днище распадка, оползни и ивково-лишайниково-моховые группировки на склонах распадков. С выводковыми почками. Редко.

*75. *Mniobryum pulchellum* (Hedw.) Loeske. Оползневой берег оз. Большого, вместе с *Ceratodon purpureus* и *Funaria hygrometrica*, 9 VIII 1976; оползень на северном склоне распадка, вместе с *Bryoerythrophyllum recurvirostre* и *Ceratodon purpureus*, 2 IX 1976. Со спорогонами. Очень редко.

76. *Bryum weigelii* Spreng. Ерниково-кустарничково-осоково-моховая мелкобугорковая тундра (микромочажины с водой), в примеси к *Cinclidium subrotundum*, 27 VI 1976. Очень редко.

77. *B. wrightii* Sull. et Lesq. (?). Ерниково-осоково-моховые и кустарниково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus* (пятна). Со спорогонами. Редко.

Сем. MNIACEAE

78. *Mnium blyttii* B. S. G. Разнотравный ивняк в пойме р. Дудыпты, 21 VII 1977; разнотравно-моховые сообщества на северо-западном склоне распадка, 14 VIII 1976. Образует чистые подушки. Очень редко.

79. *Cinclidium arcticum* Schimp. Ерниково-кустарничково-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 27 VI 1976; комплекс ивово- и пушицево-моховых фрагментов на плоской части водораздела, вместе с *Drepanocladus revolvens*, *Calliergon sarmentosum*, *C. giganteum* и *Aulacomnium turgidum*, 11 VI 1976. Очень редко.

80. *C. subrotundum* Lindb. Ивово-пушицево-осоковые и осоково-моховые болота; бугристо-ложбинные болотные комплексы (мочажины); ерниково-кустарничково-осоково-моховые мелкобугорковые тундры (микромочажины с водой). Часто вместе с *Meesia triquetra*, *Polytrichum jensenii* и *Drepanocladus revolvens*. Редко.

*81. *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. Кор. Заросли *Dupontia fisheri* на илистом участке поймы р. Пясины, вместе с *Campyllum zemliae*, 5 VIII 1977. Очень редко.

82. *Cyrtomnium hymenophyllum* (B. S. G.) Holmen. Кустарниково-осоково-моховая группировка в средней части пологого склона берега р. Пясины, вместе с *Campyllum polygamum*, *Calliergon giganteum*, *Distichum capillaceum* и *Fissidens viridulus*, 20 VII 1977. Очень редко.

83. *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. Кор. Ивняк из *Salix lanata*, вместе с *Tomenthypnum nitens* и *Bryum* sp., 1 VIII 1977. Очень редко.

84. *P. medium* ssp. *curvatum* (Lindb.) T. Кор. Разнотравно-моховые ивняки из *Salix lanata* и заросли *Carex stans* в пойме р. Дудыпты, вместе с *Calliergon stramineum*, *C. cordifolium* и *Campyllum polygamum*; ерниково-осоково-моховые мочажины (водоток из болота в речку), вместе с *Drepanocladus vernicosus* и *Tomenthypnum nitens*. Редко.

85. *Pseudobryum cinclidioides* (Hüb.) T. Кор. Разнотравно-хвощовый ивняк на берегу небольшой речки, 6 VIII 1977; ивово-моховая ложбина склона между двумя рядами холмов с зарослями ольховника, 16 VII 1976. Очень редко.

Сем. AULACOMNIACEAE

86. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. Сырые разнотравные ивняки в поймах рек; осоково-моховая окраина оз. Домашнего; осоково-моховые западинки в лощинах между холмами; бугристо-ложбинные болотные комплексы (торфяные бугры); осоково-моховые болота (мочажины, ерниково-моховые бугры). Местами.

A. palustre var. *imbricatum* B. S. G. Ерниково-осоково-моховые и кустарниково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus* (западинки). Редко.

87. *A. turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr. Широко распространенный массовый вид, один из доминантов многих растительных сообществ, предпочитает влажные местообитания. Встречается во всех типах местообитаний. Очень часто.

Сем. MEESIACEAE

88. *Meesia longiseta* Hedw. Осоково-моховая окраина оз. Домашнего, 5 VIII 1977. Со спорогонами. Очень редко.

89. *M. uliginosa* Hedw. Ерниково-осоково-моховая пятнистая тундра (трещина), в подушке из *Oncophorus wahlenbergii* и *Tomenthypnum nitens*, 19 VII 1976. Очень редко.

90. *M. triquetra* (Richter) Aongstr. Широко распространенный массовый вид влажных местообитаний; осоково-моховые и ивово-пушицево-осоковые болота. Часто.

91. *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. Берега ручьев в распадках, русла ручьев, окраины осоково-моховых болот. Часто.

Сем. CATOSCOPIACEAE

92. *Catoscopium nigrum* (Hedw.) Brid. Дриадовые щебнистые тундры; ерниково-осоково-моховые пятнистые тундры (пятна), часто вместе с *Distichum capillaceum*, *Ditrichum flexicaule* и *Hypnum bambergeri*. Редко.

Сем. BARTRAMIACEAE

93. *Bartramia ithyphylla* Brid. Разнотравно-хвощовая группировка на западном склоне распадка, вместе с *Distichum capillaceum* и *Drepanocladus uncinatus*, 17 VII 1976. Очень редко.

94. *Conostomum tetragonum* (Hedw.) Lindb. Лишайниково-кустарничковая тундра на юго-западном склоне распадка, 17 VIII 1976. Со спорогонами. Очень редко.

95. *Philonotis tomentella* Moil. Обычный вид влажных местообитаний: осоково-моховое днище распадка; заросли *Carex stans* на отмели р. Пясины; в ручье и вдоль ручья, вместе с *Polytrichum fragile*; разнотравно-моховые ивняки; ивово-осоковые и моховые группировки с нивальным разнотравьем на склонах распадков; песчаная отмель в пойме р. Пясины. Местами.

Сем. CLIMACIACEAE

*96. *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr. Разнотравно-моховые и разнотравно-хвощовые ивняки из *Salix lanata* в поймах рек; разнотравно-кустарничковые и кустарничково-осоково-моховые группировки, заросли *Carex stans* на отмели в пойме р. Пясины. Местами.

Сем. THELIACEAE

97. *Myurella julacea* (Schwaegr.) B. S. G. Дриадовые и дриадово-моховые тундры; ерниково-осоково-моховые и кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus* (пятна, западинки). Всегда в примеси к другим мхам. Редко.

98. *M. tenerima* (Brid.) Lindb. Дриадовая тундра на кромке коренного берега р. Пясины, в примеси к *Distichum capillaceum*, 4 VII 1976. Очень редко.

Сем. THUIDIACEAE

99. *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch. Кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus* (валики); дриадовые тундры; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины, часто вместе с *Tortula ruralis*, *Ditrichum flexicaule*, *Rhytidium rugosum* и *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Местами.

100. *Thuidium philibertii* Limpr. Сырой разнотравно-моховой ивняк в пойме р. Пясины, единичными стебельками среди *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens* и *Aulacomnium palustre*, 12 VII 1977. Очень редко.

*101. *Th. recognitum* (Hedw.) Lindb. Крутой берег р. Пясины, склон юго-западной экспозиции (бугорки), в примеси к *Drepanocladus uncinatus*, 24 VI 1976; разнотравно-моховой ивняк в пойме р. Пясины, в ковре *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, 17 VII 1977. Очень редко.

Сем. AMBLYSTEGIACEAE

102. *Campyllum polygamum* (B. S. G.) C. Jens. Ерниково-осоково-моховые пятнистые тундры (пятна); дриадово-моховые тундры; сырые разнотравно-моховые и разнотравно-осоково-моховые ивняки на склонах водораздела и в пойме р. Пясины; кустарничково-осоково-моховые и разнотравно-мохово-лишайниковые нивальные группировки на склонах распадков; осоково-моховые и плоскобугристые болота (мочажины, осоково-моховые понижения). Местами.

103. *C. stellatum* (Hedw.) C. Jens. Разнотравно-осоково-моховой ивняк на склоне водораздела, вместе с *Ditrichum flexicaule* и *Brachythecium turgidum*, 18 VIII 1977. Очень редко.

104. *C. zemliae* C. Jens. Кустарничково-осоково-моховые и разнотравно-злаковые группировки, заросли *Dupontia fisheri* и песчаная отмель в пойме р. Пясины. Редко.

105. *Cratoneuron filicinum* var. *curvicaule* (Jur.) Mönk. Песчаная отмель в пойме р. Пясины, вместе с *Philonotis tomentella* и *Bryum* sp., 18 VII 1977. Очень редко.

106. *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. Отрог большого распадка, моховое русло водотока, 14 VIII 1976. Очень редко.

D. aduncus var. *polycarpus* (Voith.) G. Roth. Осоково-моховая окраина оз. Домашнего, 5 VIII 1977; злаково-разнотравная группировка в долине речки, вместе с *Climacium dendroides*, *Brachythecium mildeanum* и *Calliargon giganteum*, 15 VIII 1977; заросли *Alnaster fruticosus* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры, 1 VII 1976. Очень редко.

**D. aduncus* f. *tenuis* Mönk. Заросли *Alnaster fruticosus* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры (под кустами), 1 VII 1976. Очень редко.

107. *D. badius* (Hartm.) G. Roth. Ерниково-кустарничково-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, единичными стебельками в ковре из *Hypnum subimponens*, *Dicranum angustum* и *Pohlia nutans*, 27 VI 1976. Очень редко.

108. *D. exannulatus* (B. S. G.) Warnst. Полигональные болота; лощины между холмами с зарослями ольховника (осоково-моховые западинки); заросли *Carex stans* в пойме р. Пясины; заболоченные берега речки и сильно обводненные водотоки (сплавина из мхов на воде). Со спорогониями. Редко.

**D. exannulatus* f. *arcticus* Z. Smirn. Заросли *Carex stans* в водотоке в распадке, 19 VIII 1976. Очень редко.

*109. *D. fluitans* var. *pseudostamineus* (C. Müll.) Mönkem. Осоково-моховое болото (мочажины), в примеси к *Sphagnum squarrosum*, 1 VII 1976 и 6 VII 1976, 6 VIII 1977. Очень редко.

110. *D. intermedius* (Lindb.) Warnst. Комплекс ивово- и пушицево-моховых фрагментов на плоской части водораздела, 11 VIII 1977. Очень редко.

*111. *D. lapponicus* (Norrl.) Z. Smirn. Осоково-моховые мочажины в бугристо-ложбинном болотном комплексе, 1 VII 1976; осоково-моховое понижение плоскобугристого болота, 6 VII 1977;

отмель р. Пясины у устья маленькой речки, заросли *Arctophila fulva* с моховым покровом, 2 VIII 1977. Очень редко.

112. *D. latifolius* (Lindb. et Arn.) Broth. Осоково-кустарничково-ерниково-моховая мелкобугорковая тундра, 27 VI 1976. Очень редко.

113. *D. revolvens* (Sw.) Warnst. Широко распространенный вид различных местообитаний, наиболее обилен во влажных местах: осоково-моховые болота (мочажины); осоково-моховое днище распадка; комплексы ивово- и пушицево-моховых фрагментов; осоково-кустарничково-моховые тундры в неглубокой ложине, заходящей в распадок; ерnikово-осоково-моховые и кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus* (пятна, валики, западинки). Со спорогонами. Очень часто.

114. *D. sendtneri* (H. Müll.) Warnst. Заросли *Alnaster fruticosus* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры (пятна), 21 VII 1976; заросли *Carex stans* вдоль берега небольшого ручья в пойме р. Пясины, 17 VII 1977; моховое русло ручья в распадке, 16 VIII 1976. Очень редко.

**D. sendtneri* f. *tenuis* Mönkem. Ерниково-осоково-моховая пятнистая тундра (валики), 19 VI 1976. Очень редко.

115. *D. vernicosus* (Mitt.) Warnst. Кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus* (западинки); заросли *Carex stans* и *Dupontia fisheri* в пойме р. Пясины; осоково-моховые болота в верховьях ручья; бугристо-ложбинные болотные комплексы; водотоки из болота в речку (ерниково-осоково-моховые мочажины). Местами.

116. *D. uncinatus* (Hedw.) Warnst. Широко распространенный и массовый вид различных местообитаний: пятнистые и мелкобугорковые тундры; ивняки, разнотравные и кустарничковые группировки в поймах и на склонах берегов рек и распадков. Очень часто.

117. *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. Разнотравно-моховые ивняки, заросли *Eriophorum angustifolium*, *Arctophila fulva* и *Carex stans* в поймах рек; осоково-моховое днище распадка. Местами.

118. *C. giganteum* (Schimp.) Kindb. Ерниково-кустарничково-осоково-моховые мелкобугорковые тундры (микромочажины с водой); кустарничково-осоково-моховые и разнотравно-злаковые группировки, заросли *Eriophorum angustifolium* и *Carex stans* в пойме р. Пясины; водотоки в бугристо-ложбинном болотном комплексе, заболоченные берега речек (сплавина в воде); осоково-моховое днище распадка. Часто.

119. *C. richardsonii* (Mitt.) Kindb. Ерниково-кустарничково-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 16 VIII 1976. Очень редко.

120. *C. sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb. Ерниково-кустарничково-моховые мелкобугорковые тундры (мочажины); заросли *Carex stans* в пойме р. Пясины; осоково-моховое днище распадка (моховое русло водотока); ивово-пушицево-осоковые болота в ложине между холмами. Часто.

121. *C. stramineum* (Brid.) Kindb. Разнотравно-моховые ивняки в пойме р. Дудыпты и в долинах речек; разнотравно-лишайниково-моховые группировки на северо-западных склонах распадка; осоково-моховое днище распадка; вдоль русла речек. Местами.

Сем. BRACHYTHECIACEAE

122. *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske. Широко распространенный, массовый, доминирующий во многих растительных сообществах вид. Встречается во всех типах местообитаний. Очень часто.

*123. *Brachythecium albicans* (Hedw.) V. S. G. Кустарничково-кустарничково-моховая пятнистая тундра с зарослями *Alnaster fruticosus* (валики), 1 VII 1976; разнотравно-хвощовые группировки на западном склоне распадка, 14 VIII 1976. Очень редко.

124. *B. mildeanum* (Schimp.) Schimp. Кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus* (сырые западинки, под кустами и на основаниях стволов ольховника); оползни с пионерной растительностью на северо-восточных склонах распадков; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины. Редко.

B. mildeanum var. *udum* (I. Nag.) Mönk. Кустарничково-кустарничково-моховая пятнистая тундра с зарослями *Alnaster fruticosus* (западинки), вместе с *Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus uncinatus* и *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, 1 VII 1976. Очень редко.

125. *B. turgidum* (Hartm.) Kindb. Осоково-моховые, разнотравно-хвощово-ивково-моховые и разнотравно-осоково-моховые ивняки из *Salix lanata*; заросли *Carex stans* в пойме р. Дудыпты; осоково-моховое днище распадка. Обычно вместе с *Drepanocladus uncinatus*. Редко.

126. *Cirriphyllum cirrosum* (Schwaegr.) Grout. Ивово-кустарничково-осоково-моховое сообщество на плоском участке водораздела; заросли *Alnaster fruticosus* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры (под кустами ольховника), 1 VII 1976. Очень редко.

127. *Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jenz. Ерниково-осоково-моховые и кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosus* (пятна, валики); дриадовые тундры; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины; крутой берег р. Пясины, склон юго-западной экспозиции (буторки). Часто.

Сем. PLAGIOTHECIACEAE

128. *Isopterygium pulchellum* (Hedw.) Jaeg. Заросли *Alnaster fruticosus* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры (под кустами ольховника), вместе с *Drepanocladus uncinatus*, *Plagiothecium denticulatum* и *Cirriphyllum cirrosum*, 1 VII 1976. Очень редко.

129. *Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Iwats. Разнотравно-моховой ивняк в пойме р. Пясины, в примеси к *Drepanocladus uncinatus*, 17 VII 1977; ерничково-кустарничково-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, единичными стебельками в ковре из *Hypnum subimponens*, *Pohlia nutans* и *Dicranum angustum*, 27 VI 1976. Очень редко.

*130. *P. denticulatum* (Hedw.) B. S. G. Заросли *Alnaster fruticosa* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры, 1 VII 1976. Очень редко.

131. *P. laetum* B. S. G. Осоково-кустарничково-ерничково-моховая мелкобугорковая тундра, в примеси к *Drepanocladus uncinatus*, 9 VIII 1975. Очень редко.

P. laetum var. *densum* B. S. G. Моховые ерники на буграх среди болота, в примеси к *Sphagnum squarrosum*, 31 VII 1976. Очень редко.

Сем. HYPNACEAE

132. *Hypnum bambergi* Schimp. Ерничково-осоково-моховые пятнистые тундры (пятна, валики, западинки); дриадово-кассиопеевые тундры на щебнистом склоне распадка. Местами.

133. *H. cupressiforme* Hedw. Ерничково-осоково-моховая пятнистая тундра (западинки), вместе с *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Aulacomnium turgidum* var. *imbricatum*, 19 VI 1976; разнотравно-моховой ивняк в пойме р. Лудыпты, вместе с *Drepanocladus uncinatus*, 21 VII 1977. Со спорогонами. Очень редко.

134. *H. lindbergii* Mitt. Разнотравно-моховые, разнотравно-хвощовые ивняки из *Salix lanata*; кустарничково-осоково-моховые группировки и песчаные отмели в поймах рек; заросли *Carex stans* вдоль небольшого ручья; разнотравно-злаковые группировки на южных склонах берега р. Пясины. Местами.

*135. *H. pratense* (Rabenh.) Hartm. Разнотравно-моховые ивняки и кустарничково-осоково-моховые группировки в поймах рек. Редко.

136. *H. subimponens* Lesq. Ерничково-осоково-моховые и кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosa*; осоково-кустарничково-ерничково-моховые мелкобугорковые тундры. Часто вместе с *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Tomenthypnum nitens*. Со спорогонами. Местами.

137. *H. subplicatile* (Lindb.) Limpr. Осоково-кустарничково-ерничково-моховые мелкобугорковые тундры; кочкарные тундры из *Eriophorum vaginatum*; моховые ерники на буграх среди болота, обычно вместе с *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum angustum* и *Tomenthypnum nitens*. Редко.

Сем. RHYTIDIACEAE

138. *Rhytidium rugosum* (Sull.) Kindb. Ерничково-осоково-моховые и кустарничково-кустарничково-моховые пятнистые тундры с зарослями *Alnaster fruticosa* (пятна, валики, западинки); дриадово-и дриадово-кассиопеевые тундры; крутой берег р. Пясины (бугорки). Часто.

*139. *Rhytidadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. Разнотравно-моховой ивняк в пойме р. Пясины, отдельными стебельками в примеси к *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, 17 VII 1977. Очень редко.

Сем. HYLOCOMIACEAE

140. *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Заросли *Alnaster fruticosa* на фоне кустарничково-кустарничково-моховой пятнистой тундры; кочкарные тундры из *Eriophorum vaginatum*; осоково-моховые ивняки и воронично-моховые группировки на склонах распадков. Всегда единичными стебельками среди тундровых мхов. Редко.

141. *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr. Широко распространенный массовый вид, доминирует в различных сообществах на водоразделах, в долинах рек, распадках, избегает только переувлажненных местообитаний. Очень часто.

Приведенный список включает 141 вид листостебельных мхов, относящихся к 67 родам и 26 семействам. Пятнадцать видов не включены в список ввиду того, что из-за недостаточности материала (образцы без спорогонов или слишком малы — 1—2 стебелька) они были определены только до рода, тем не менее при таксономическом анализе эти виды учтены: *Grimmia* sp. — 1 вид, *Barbula* sp. — 1 вид, *Cynodontium* sp. — 1 вид, *Dicranella* sp. — 1 вид, *Bryum* sp. — 7 видов, *Pohlia* sp. — 1 вид, *Brachythecium* sp. — 1 вид, *Mielichhoferia* sp. — 1 вид, *Mnium* sp. — 1 вид.

Десять ведущих семейств включают 118 видов, или 75.6% всей флоры листостебельных мхов (табл. 1). Такая же видовая насыщенность ведущих семейств была отмечена и в бриофлоре Тарей (Благodatских, 1978) и считается вообще характерной для бриофлор арктического типа (Афонина, 1978). Остальные виды распределяются по семействам следующим образом: 3 семейства (*Encalyptaceae*, *Meesiaceae*, *Plagiotheciaceae*)

Таблица 1

Число видов в основных семействах во флорах листостебельных мхов окрестностей поселков Кресты и Тарей (Таймыр)

Семейство	Кресты		Тарей	
	число видов	место во флоре	число видов	место во флоре
<i>Amblystegiaceae</i>	20(12.8)	1	25(14.3)	1
<i>Bryaceae</i>	18(11.5)	2	17(9.7)	2-3
<i>Sphagnaceae</i>	14(9.0)	3-4	17(9.7)	2-3
<i>Dicranaceae</i>	14(9.0)	3-4	11(6.3)	6
<i>Polytrichaceae</i>	13(8.3)	5	9(5.1)	7
<i>Pottiaceae (+Trichostomaceae)</i>	11(7.1)	6	16(5.7)	4
<i>Mniaceae</i>	9(5.8)	7	13(7.4)	5
<i>Brachytheciaceae</i>	7(4.5)	8	6(3.4)	9
<i>Hypnaceae</i>	6(3.9)	9	8(4.6)	8
<i>Ditrichaceae</i>	5(3.2)	10	5(2.9)	10

Примечание. Здесь и в табл. 2 в скобках — % от общего числа видов.

Таблица 2

Число видов в основных родах во флоре листостебельных мхов окрестностей поселков Кресты и Тарей (Таймыр)

Род	Кресты		Тарей	
	число видов	место во флоре	число видов	место во флоре
<i>Sphagnum</i>	14(9.0)	1	17(9.8)	1
<i>Drepanocladus</i>	11(7.1)	2	11(6.2)	2
<i>Bryum</i>	8(5.1)	3-4	9(5.1)	3
<i>Polytrichum (+Polytrichastrum)</i>	8(5.1)	3-4	7(4.0)	4-6
<i>Dicranum</i>	7(4.5)	5-6	7(4.0)	4-6
<i>Pohlia</i>	7(4.5)	5-6	6(3.4)	7-9
<i>Hypnum</i>	6(3.9)	7	6(3.4)	7-9
<i>Mnium (+Pseudobryum, Plagiomnium, Phizomnium)</i>	5(3.2)	8-9	7(4.0)	4-6
<i>Calliergon</i>	5(3.2)	8-9	6(3.4)	7-9
<i>Encalypta</i>	4(2.6)	10	4(2.2)	10-12

включает 4 вида, 4 семейства (*Grimmiaceae*, *Splachnaceae*, *Bartramiaceae*, *Thuidiaceae*) — 3 вида, 5 семейств (*Fissidentaceae*, *Aulacomniaceae*, *Theliaceae*, *Rhytidiaceae*, *Hylocomiaceae*) — 2 вида и 4 семейства (*Orthotrichaceae*, *Funariaceae*, *Catoscopiaceae*, *Climaciaceae*) — по 1 виду.

В табл. 2 представлены ведущие роды, содержащие более 3 видов. Десять ведущих родов включают 75 видов, или 48.1 % флоры. Самые многочисленные роды во флоре окрестностей пос. Кресты, так же как и в Тарее, *Sphagnum*, *Drepanocladus*, *Bryum* и *Polytrichum*. Четыре рода (*Meesia*, *Campylium*, *Brachythecium*, *Plagiothecium*) имеют по 3 вида, 10 родов (*Pogonatum*, *Distichium*, *Racomitrium*, *Fissidens*, *Tortella*, *Tortula*, *Cinclidium*, *Aulacomnium*, *Myurella*, *Thuidium*) — по 2 вида и 44 рода — по 1 виду. Последние включают 28.2 % флоры.

При сравнении флоры листостебельных мхов окрестностей поселков Кресты и Тарей (Благодатских, 1978) выяснилось, что общими для них являются 105 видов (при 175 видах в Тарее и 141 — в Крестах). Среди видов, отсутствующих в пос. Кресты, можно отметить, во-первых, мхи-эпилиты, растущие в Тарее на щебнистых и каменистых субстратах известковой гряды Даксатас (*Seligeria polaris*, *Leskeella nervosa*, *Schistidium apocarpum*, *Trichostomum cuspidatissimum* и др.); во-вторых, многие кальцефильные виды, также встреченные только на Даксатасе на влажных известковистых почвах или скалах, покрытых мелкоземом (*Timmia norvegica*, *T. comata*, *Cratoneuron filicinum*, *Campy-*

lophyllum halleri, *Hypnum revolutum*, *H. vaucheri*, *Pseudostereodon procerinum*, *Ctenidium molluscum*, *Tortula mucronifolia*). Не были найдены в окрестностях пос. Кресты и некоторые редкие и очень редкие виды дриады флоры СССР (Абрамова и др., 1961; Савич-Любичская, Смирнова, 1970): *Oxystegus cylindricus*, *Bryobrittonia pellucida*, *Cinclidium latifolium*, *Cynodontium alpestre*, *Cyrtomnium hymenophyllum* и др. В то же время были собраны некоторые бореальные виды, отсутствующие в Тарее (*Rhytidadelphus triquetrus*, *Hypnum pratense*, *Climacium dendroides*, *Pogonatum urnigerum*, *Dicranum majus*, *Plagiothecium denticulatum* и др.), что можно объяснить более южным зональным положением исследуемого района. Для многих перечисленных видов — это самое северное местонахождение.

Самыми распространенными и массовыми являются виды с арктоальпийским (*Ditrichum flexicaule*, *Distichum capillaceum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Dicranum angustum*, *D. elongatum*, *D. spadiceum*, *Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus revolvens*, *Calliergon sarmentosum*) и гипоарктическим (*Tomenthypnum nitens*, *Paludella squarrosa*, *Calliergon giganteum*, *Campylium polygamum*, *Meesia triquetra*, *Dicranum fuscescens* var. *congestum*, *Polytrichastrum alpinum* и др.) распространением. Арктических видов очень мало: *Sphagnum lenense*, *Psilopilum cavifolium*, *Lyellia aspera*, *Cinclidium arcticum*, *Campylium zemliae*, *Drepanocladus latifolius* и некоторые другие. Также малочисленны виды аридных районов: *Tortula ruralis*, *Abietinella abietina*, *Aloina brevirostris*. Группа мхов-космополитов включает следующие виды: *Funaria hygrometrica*, *Leptobryum pyriforme*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*.

Для того чтобы оценить роль различных видов мхов в сложении растительного покрова, мы использовали понятие активности вида, предложенное Б. А. Юрцевым (1968). Насколько нам известно, к мхам такой подход еще не применялся. Мы знаем, что при оценке степени активности мхов субъективность и возможность ошибки большие, чем при работе с цветковыми растениями, уже только потому, что большинство видов мхов можно определить только в камеральных условиях. Но тем не менее считаем, что такая оценка возможна, во всяком случае для массовых видов.

К группе особоактивных видов мы не отнесли ни одного вида листостебельных мхов, так как ни один из них не является эвритоным и достаточно массовым во всех типах местообитаний. Ближе всего к этому *Tomenthypnum nitens* — вид, который встречается почти во всех типах местообитаний, но в болотах все-таки крайне редок и единичен.

К группе высокоактивных отнесены 14 видов: *Polytrichum strictum*, *Ditrichum flexicaule*, *Racomitrium lanuginosum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Dicranum elongatum*, *D. fuscescens* var. *congestum*, *D. spadiceum*, *Aulacomnium turgidum*, *Meesia triquetra*, *Drepanocladus uncinatus*, *D. revolvens*, *Calliergon sarmentosum*, *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Среди них — доминанты зональных сообществ в исследуемом районе, а также на протяжении всей тундровой зоны на Таймыре: *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*. Эти 3 вида — представители маловидовых семейств и родов. В эту же группу попали доминанты болотных сообществ из-за их массовости и больших пространств, занимаемых болотами: *Meesia triquetra*, *Drepanocladus revolvens*, а также *D. uncinatus* — доминант в зарослях *Salix lanata* в долинах рек и в большинстве нивальных сообществ в распадках. Остальные виды этой группы не являются доминантами, но постоянно и в заметном обилии растут в различных типах местообитаний. В зональных сообществах постоянны *Ditrichum flexicaule*, *Racomitrium lanuginosum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Dicranum fuscescens* var. *congestum*, *D. spadiceum*, на буграх в болотах обильны *D. elongatum*, *Polytrichum strictum*, в сырых биотопах — *Calliergon sarmentosum*. Четырнадцать высокоактивных видов относятся к 9 семействам, 4 из них (*Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, *Ditrichaceae*, *Polytrichaceae*) входят в состав 10 ведущих, а 5 (*Graminaceae*, *Aulacomniaceae*, *Meesiaceae*, *Brachytheciaceae*, *Hylocomiaceae*) относятся к маловидовым.

В группу среднеактивных включены 23 вида: *Sphagnum warnstorffii*, *S. aongstroemii*, *S. squarrosum*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum hyperboreum*, *P. piliferum*, *Distichum capillaceum*, *Racomitrium canescens*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum muehlenbeckii*, *D. angustum*, *Encalypta rhabtocarpa*, *Funaria hygrometrica*, *Pohlia cruda*, *Abietinella abietina*, *Aulacomnium palustre*, *Calliergon stramineum*, *C. giganteum*, *Campylium polygamum*, *Eurynchium pulchellum*, *Brachythecium mildeanum*, *Hypnum lindbergii*, *Rhytidium rugosum*. Из этой

группы обильными, но в ограниченном числе типов местообитаний, бывают *Sphagnum warnstorffii*, *S. squarrosum*, *Dicranum angustum* — на буграх в бугристо-ложбинных болотных комплексах; *Sphagnum aongstroemii* — в кочкарных пушицевых тундрах; *Hypnum lindbergii* — в зарослях *Salix lanata* в долинах рек; *Calliergon giganteum* образует сплави́ну на маленьких речках. Можно выделить также группу видов — пионеров на голом грунте: на пятнах в пятнистых тундрах, на оползнях, осыпях на крутых склонах, где они сплошь покрывают почву, обильно спороносят — это *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Pohlia cruda*. Группа среднеактивных видов объединяет представителей 14 семейств, 8 из них входят в состав 10 ведущих, а 6 (*Grimmiaceae*, *Encalyptaceae*, *Funariaceae*, *Thuidiaceae*, *Hypnaceae*, *Rhytidiaceae*) относятся к маловидовым.

Три группы наиболее активных видов включают 37 видов, или 26.2% всей бриофлоры. Остальные виды малоактивны или неактивны. Интересно, что из 10 ведущих по числу видов семейств среди наиболее активных видов нет представителей семейств *Mniaceae* и *Pottiaceae*.

В исследуемом районе, как и на протяжении всей тундровой зоны на п-ове Таймыр, мхи играют большую роль в сложении растительных сообществ, как зональных, так и интразональных (за исключением выходов коренных пород и южных склонов с луговой растительностью, где они не образуют покрова). На подавляющей площади мхи покрывают почву сплошным покровом, толщина моховой дернины 5–10 см. В конкретных сообществах встречается 30–40 видов, столько же, сколько и в подзоне типичных тундр на Таймыре (Матвеева и др., 1973). Для мохового покрова большинства сообществ характерна полидоминантность: его слагают примерно в равных пропорциях 3–4 основных вида.

В заключение мы хотим отметить, что богатство конкретных бриофлор равнинных территорий тундровой зоны Таймыра около 150 видов — по-видимому, вполне типичное явление: в Тарее отмечено 175 видов (но это вместе с карбонатными выходами гряды Даксатас, без них — 162 вида), в Крестах — 156 (вместе с 15 видами, определенными только до рода), в Ары-Масе — 140 видов (Афонина, 1978; Благодатских, 1978).

Литература

- Абрамова А. Л., Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 711 с.
- Афонина О. М. Флора листостебельных мхов. — В кн.: Ары-Мас: Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978, с. 87–97.
- Благодатских Л. С. К бриофлоре Западного Таймыра. — В кн.: Новости систематики низших растений. Л., 1972, т. 9, с. 358–364.
- Благодатских Л. С. Новые и редкие виды мхов для Западного Таймыра. — В кн.: Новости систематики низших растений. Л., 1973а, т. 10, с. 325–332.
- Благодатских Л. С. Листостебельные мхи района Таймырского стационара (Западный Таймыр). — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973б, вып. 2, с. 107–119.
- Благодатских Л. С. Флористические и эколого-ценотические особенности бриофлоры Таймырского стационара. — Ботан. журн., 1978, т. 63, № 9, с. 1247–1282.
- Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. К флоре листостебельных и печеночных мхов окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979а, с. 133–139.
- Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979б, с. 54–60.
- Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2, с. 7–49.
- Норин Б. Н., Игнатенко И. В., Кнорре А. В., Ловелиус Н. В. Растительность и почвы лесного массива Ары-Мас (Таймыр). — Ботан. журн., 1971, т. 66, № 9, с. 1272–1283.
- Савич-Любичкая Л. И., Абрамова А. Л. К флоре мхов Таймырского полуострова. — Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. Ц, 1954, вып. 9, с. 635–648.
- Савич-Любичкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР: Верхшпородные мхи. Л., 1970. 824 с.
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 236 с.
- Agnell N. H. Die Moose der Vega-Expedition. — Ark. Bot., 1918, Bd 15, N 5, S. 1–111.
- Koronen T., Isoviita P., Lammas T. The bryophytes of Finland: An annotated checklist. — In: Flora Fennica. Helsinki, 1977, t. 6. 77 p.

Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОКРЕСТНОСТЕЙ пос. КРЕСТЫ

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

Первые сведения о флоре сосудистых растений бассейна р. Пясины приводятся в геоботанических работах А. Н. Виноградовой (1937) и М. Н. Аврамчика (1937). Гербарий, собранный ими в окрестностях фактории Кресты и в долине р. Дудыпты, хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. Позднее И. Г. Серебряков (1960) опубликовал список растений долины р. Пясины. Наиболее полно была изучена флора в районе устья р. Тареи (Полозова, Тихомиров, 1971), где в 1965–1971 гг. работал Таймырский биогеоценологический стационар БИН АН СССР, организованный проф. Б. А. Тихомировым.

Авторы настоящего сообщения собирали гербарий непосредственно в окрестностях пос. Кресты в радиусе примерно 5 км на правом и левом берегах р. Пясины. Кроме общего списка конкретной флоры, были составлены списки для всех экологически своеобразных типов местообитаний, т. е. выявлены парциальные флоры (Юрцев, 1975; Юрцев, Семкин, 1980).

Ниже приводится аннотированный список видов¹ сосудистых растений окрестностей пос. Кресты.² В списке указана принадлежность вида к тому или иному географическому (широтному и долготному) элементу, перечислены все типы местообитаний, где вид был встречен, дана качественная оценка его встречаемости и обилия.

Для характеристики широтного распространения видов мы вслед за О. В. Ребристой (1977) выделяем 3 основные группы: арктическую, гипоарктическую и бореальную. Внутри каждой группы виды подразделяются по характеру их распространения за пределами Арктики. Так, в группу арктических видов входят собственно арктические (распространенные к северу от границы леса), метаарктические (Юрцев, 1977) – вне Арктики встречаются на субарктических и арктоальпийские – на южных высокогорьях. В одну арктическую группу они объединены на основании сходства их распределения на равнинных территориях. Точно так же в гипоарктическую группу входят собственно гипоарктические виды (основное распространение – от северной тайги до южных тундр) и гипоарктомонтанные. В состав бореальной группы включены, кроме бореальных видов, лишь заходящих в Арктику у ее южной границы, также виды с более широким распространением в Арктике, но основной ареал которых находится в лесных зонах (арктобореальные виды). В каждом конкретном случае при отнесении вида к широтной группе мы в первую очередь принимали во внимание характер его распространения в центральносибирском секторе Арктики.

Число долготных групп мы ограничили 6: 1 – циркумполярные (в том числе почти циркумполярные); 2 – евразийские³ (в том числе европейско-сибирские);

¹ Мы глубоко признательны В. В. Петровскому и Б. А. Юрцеву за помощь в определении гербария.

² Кроме собственных сборов, при подготовке списка были просмотрены коллекции, собранные А. Н. Виноградовой и М. В. Соколовой, в которых обнаружено 3 вида, не собранных нами.

³ При выделении долготных групп мы руководствовались поведением вида в Евразийском секторе. Полный ареал вида приводится в аннотированном списке.

3 — азиатские (в том числе центральносибирские, сибирские); 4 — восточносибирские; 5 — восточноевропейско-сибирские (т. е. преимущественно сибирские, но заходящие за Урал); 6 — западносибирско-европейские (т. е. преимущественно европейские, но заходящие в Западную Сибирь).

В приводимом ниже списке семейства и роды располагаются по системе Энглера, порядок расположения видов и видовые названия даются по „Арктической флоре СССР” (сем. *Gramineae—Plantaginaceae*) и по „Флоре СССР” (сем. *Rubiaceae—Compositae*).

1. *Equisetum variegatum* Schleich. Циркумполярный гипоарктомонтанный вид. Изредка на сырых песчаных и илистых отмелях.

2. *E. scirpoides* Michx. Циркумполярный арктоборальный вид. Собран однажды на сырой песчаной отмели.

3. *E. fluviatile* L. Циркумполярный бореальный вид. Встречен один раз в небольшом количестве в западинке в заливаемой пойме Пясины.

4. *E. arvense* L. ssp. *boreale* (Bong.) Tolm. Циркумполярный гипоарктический подвид. Распространен почти повсеместно, за исключением сильно переувлажненных местообитаний и торфянистых субстратов. Обычное растение плакорных тундр, выходов щебня, речных долин, песчаных и галечниковых отмелей. Местами в значительном обилии.

5. *Lycopodium selago* L. ssp. *arcticum* Tolm. Циркумполярный метаарктический подвид. Изредка на пятнах голого грунта в плакорных тундрах, на выходах щебня, в кустарниково-моховых группировках болотно-тундровых комплексов, в кустарничковых группировках оврагов.

6. *L. pungens* (Desv.) La Pyl. ex Kom. Циркумполярный гипоарктический вид. Собран один раз в моховом ивняке в верховье оврага.

7. *Larix sibirica* Ledeb. Сибирский бореальный вид. Редко и в небольшом количестве встречается в верхних частях пологих склонов водоразделов.

8. *Sparganium hyperboreum* Laest. Циркумполярный арктобореальный вид. Изредка и в небольшом обилии в обводненных тундровых мочажинах, неглубоких речках, на мелководье.

9. *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. Циркумполярный арктоальпийский вид. Часто, но в небольшом обилии на сырых песчаных и илистых отмелях, реже — в плакорных тундрах, на выходах щебня.

10. *H. pauciflora* R. Br. Сибирско-американский метаарктический вид. Крайне редко и в небольшом количестве в переувлажненных мочажинах болотно-тундрового комплекса.

11. *Alopecurus alpinus* Smith s. l. Циркумполярный метаарктический вид. Изредка и в небольшом обилии на сырых песчаных и илистых отмелях, реже — на склонах яров и оврагов.

12. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. Циркумполярный арктоальпийский вид. Повсеместно, хотя и в незначительном обилии. На песчаных обрывах берега озера образует высокие и густые заросли.

13. *A. arundinacea* (Trin.) Beal. Сибирско-западноамериканский гипоарктический вид. Приурочен к хорошо дренированным и прогреваемым экотопам: песчаным берегам рек и речек, склонам яров и оврагов. Обилие на участках с антропогенным воздействием, один из задернителей нарушенного растительного покрова.

14. *Calamagrostis holmii* Lange. Сибирско-западноамериканский метаарктический вид. Часто, но в небольшом обилии на торфянистых субстратах болотных комплексов, в долинах рек и оврагов, реже — в плакорных тундрах.

15. *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey et Scherb. ssp. *neglecta*. Циркумполярный бореальный подвид. Очень редко и в небольшом количестве на песчаных отмелях рек.

16. *Deschampsia glauca* C. Hartm. Циркумполярный метаарктический вид. Часто, местами в значительном обилии, на песчаных или илистых участках поймы.

17. *D. sukatschewii* (Popl.) Roshev. Евразийско-западноамериканский арктобореальный вид. Один из задернителей нарушенного растительного покрова. В большом обилии встречается на территории поселка, местами создавая почти чистые заросли. В естественных условиях — на песчаных обдуваемых отмелях, эродированных склонах.

18. *D. borealis* (Trautv.) Roshev. Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский метаарктический вид. В небольшом количестве на пятнах голого грунта в пятнистых тундрах на вершинах водоразделов, на выходах щебня.

19. *D. obensis* Roshev. Евразийский гипоарктический вид. Изредка и в небольшом обилии на сырой песчаной отмели.

20. *Trisetum subalpestre* (Hartm.) Neum. Сибирский бореальный вид. Изредка и в небольшом количестве по склонам яров и оврагов, на песчаных отмелях.

21. *T. spicatum* (L.) Richt. ssp. *spicatum*. Циркумполярный арктоальпийский вид. Нечасто и в небольшом количестве по склонам яров и оврагов, по берегам рек, в моховых ивняках на водоразделах.

22. *Koeleria asiatica* Domin. Сибирско-западноамериканский метаарктический вид. Нечасто в плакорных тундрах на водоразделах, на выходах щебня, в долинах оврагов, на песчано-галечниковом аллювии, чаще — в луговых сообществах южных склонов яров.

23. *Trisetokoeleria taimyrica* Tzvel. Сибирский арктический вид. Изредка и в небольшом количестве на эродированных склонах оврагов, слабоздернованных берегах речек.

24. *Poa arctica* R. Br. s. str. Циркумполярный арктоальпийский вид. Часто, но в небольшом обилии в плакорных тундрах, на выходах щебня, на повышениях болотно-тундровых комплексов, в долинах рек и оврагов.

25. *P. tolmatchewii* Roshev. Циркумполярный метаарктический вид. Редко и единично на выходах щебня, на песчаных отмелях.

26. *P. sublanata* Reverd. Сибирский гипоарктический вид. Нечасто и в небольшом обилии на сухом песчаном аллювии.

27. *P. alpigena* (Blytt) Lindm. ssp. *alpigena*. Циркумполярный арктоальпийский подвид. Обычное растение долинных ивняков, склонов яров и оврагов, песчано-галечниковых отмелей; изредка — в плакорных тундрах. Нечасто и в небольшом обилии в долинах рек и оврагов встречается его вивипарная форма.

28. *P. alpina* L. Западносибирско-европейский арктоальпийский вид. Часто, но в небольшом обилии по склонам яров и оврагов, по краям сырых разнотравно-моховых ивняков в поймах рек и речек. Предпочитает участки со слабосомкнутым растительным покровом.

29. *P. glauca* Vahl. Циркумполярный гипоарктический вид. Редко и в небольшом обилии в злаково-разнотравных группировках южных склонов яров и оврагов, на выходах щебня.

30. *Dupontia fisheri* R. Br. Циркумполярный арктический вид. Часто, иногда в значительном обилии в разнотравно-злаковых и осоково-пушицевых сообществах заливаемой поймы, по зарастающим днищам долин рек и оврагов.

31. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. Циркумполярный гипоарктический вид. Часто и обильно в прирусловых участках пойм рек и речек, где образует довольно мощные заросли, по краям тундровых озер и обводненных мочажин.

32. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. Циркумполярный метаарктический вид. Довольно часто, но в небольшом обилии по днищам долин рек и оврагов — на местах долгого лежания снега.

33. *Ph. concinna* (Th. Fries) Lindeb. Восточноевропейско-сибирский метаарктический вид. Изредка вместе с *Ph. algida*.

34. *Puccinellia sibirica* Holmb. Восточноевропейско-сибирский арктический вид. Изредка по краю высокого берега Пясины на территории поселка.

35. *Festuca rubra* L. Циркумполярный бореальный вид. Собран в небольшом количестве на песчаной отмели Пясины.

36. *F. cryophila* V. Krecz. et Bobr. Циркумполярный арктоальпийский вид. Доминирует в луговых сообществах южных склонов яров. Заметно реже встречается в долинах рек и оврагов, на отмелях.

37. *F. brachyphylla* Schult. et Schult. Циркумполярный арктоальпийский вид. Изредка и в небольшом количестве на пятнах голого грунта в плакорных тундрах, на эродированных склонах яров и оврагов, на отмелях рек.

38. *F. vivipara* (L.) Smith. Циркумполярный арктоальпийский вид. Довольно часто, но в небольшом обилии в плакорных тундрах, на выходах щебня, в долинах рек и оврагов, на песчаных отмелях. В заметном обилии только в луговых группировках южных склонов яров.

39. *Bromus pumpellianus* Scribn. Сибирско-американский арктобореальный вид. Изредка небольшими куртинками на песчаной отмели.

40. *Roegneria subfibrosa* Tzvel. Восточносибирский гипоарктический вид. Редко, в небольших количествах на песчаной отмели.

41. *Eriophorum angustifolium* Honck. Циркумполярный арктобореальный вид. Часто, местами в значительном обилии. В плакорных тундрах по ложбинам стока образует травостой, доминирует в пушицево-осоково-моховых понижениях болот и болотно-тундровых комплексов, образует заросли на илстых отмелях, как примесь присутствует во многих группировках долин рек и оврагов.

42. *E. russeolum* Fries. Циркумполярный гипоарктический вид. Довольно часто, но не обильно в мочажинах (особенно по краю) болотных комплексов, по илстым берегам рек.

43. *E. scheuchzeri* Норре. Циркумполярный арктоальпийский вид. Обычное растение речных отмелей, где образует иногда довольно густые травостои; реже — в плакорных тундрах, по днищам оврагов.

44. *E. callitrix* Cham. ex C. A. Mey. Сибирско-американский метаарктический вид. Крайне редко и единично в пятнистых тундрах на водоразделах.

45. *E. brachyantherum* Trautv. et C. A. Mey. Циркумполярный гипоарктический вид. Собран однажды в сырой моховой тундре на территории поселка.

46. *E. vaginatum* L. Циркумполярный гипоарктический вид. Доминирует в кочкарных тундрах на плоских водоразделах; встречается также на повышениях болот и болотно-тундровых комплексов.

47. *Carex chordorrhiza* Ehrh. Циркумполярный арктобореальный вид. Обильно в пушицево-осоково-моховых понижениях болот и болотно-тундровых комплексов.

48. *C. tripartita* All. Циркумполярный арктоальпийский вид. Часто, но в небольшом количестве на местах снежных забоев в долинах рек и оврагов, в ложбинах между ярами.

49. *C. juncella* (Fries) Th. Fries. Восточноевропейско-сибирский бореальный вид. Редко, единичными кочками на сырых илстых участках отмелей.

50. *C. stans* Drej. Циркумполярный метаарктический вид. Часто и в большом обилии. Образует густые травостои по ложбинам стока на водоразделах, в понижениях болотных комплексов, по заболоченным днищам долин рек и оврагов, на илстых отмелях.

51. *C. ensifolia* (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz. ssp. *arctisibirica* Jurtz. Восточноевропейско-сибирский метаарктический подвид. Один из доминантов зональных сообществ, реже и в меньшем обилии встречается на выходах щебня, на склонах долин рек и оврагов, на песчаных отмелях.

52. *C. tariflora* (Wahl.) Smith. Циркумполярный метаарктический вид. Часто, иногда в заметном обилии в мочажинах болотно-тундровых комплексов.

53. *C. misandra* R. Br. Циркумполярный метаарктический вид. В небольшом количестве в пятнистых тундрах на выходах щебня.

54. *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. Сибирский арктоальпийский вид. Изредка на слабозадренованном суглинке в тундрах на водоразделах, на выходах щебня, на склонах яров и оврагов, на песчаных отмелях, предпочитает участки с несомкнутым растительным покровом.

55. *C. vaginata* Tausch s. l. Циркумполярный арктобореальный вид. Нечасто и в небольшом количестве в плакорных тундрах, в кустарничково-моховых группировках склонов яров и оврагов, на илистых отмелях.

56. *C. glacialis* Mackenz. Циркумполярный арктоальпийский вид. Изредка в пятнистых тундрах на вершинах водоразделов, на выходах щебня.

57. *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. Восточноевропейско-сибирско-американский гипоарктический вид. Нечасто на пятнах голого грунта в пятнистых тундрах на водоразделах, на выходах щебня.

58. *C. rotundata* Vahl. Евразийско-американский гипоарктический вид. Часто, иногда в заметном обилии в понижениях болотно-тундровых комплексов.

59. *C. saxatilis* L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela. Сибирско-американский гипоарктический подвид. Часто, местами в значительных количествах на сырых заиленных участках отмелей.

60. *Juncus biglumis* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Нередко, но в небольшом количестве на пятнах голого грунта в пятнистых тундрах, на слабозадренованных склонах долины рек и оврагов, на сырых песчаных отмелях.

61. *J. triglumis* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Изредка на пятнах голого грунта в пятнистых тундрах вместе с *J. biglumis*.

62. *J. castaneus* Smith. Циркумполярный гипоарктический вид. Нечасто и в небольшом количестве в плакорных тундрах, на буграх болот и болотно-тундровых комплексов, в разреженных группировках склонов долин рек и оврагов, на сырых отмелях.

63. *J. arcticus* Willd. ssp. *arcticus*. Циркумполярный метаарктический подвид. Редко и в небольшом количестве на сырых песчаных отмелях.

64. *Luzula confusa* Lindb. Циркумполярный арктоальпийский вид. Часто, но в незначительном обилии по склонам яров и оврагов, на выходах щебня, реже — на песчаных и галечниковых отмелях.

65. *L. nivalis* (Laest.) Spreng. Циркумполярный метаарктический вид. Редко и не обильно в плакорных тундрах, на выходах щебня, по склонам долин рек и оврагов, на сырых отмелях.

66. *Tofieldia coccinea* Richards. Сибирско-американский арктоальпийский вид. Обычное растение плакорных тундр, кустарничковых группировок склонов яров и оврагов, значительно реже — в долинах небольших рек.

67. *Veratrum lobelianum* Bernh. Евразийский бореальный вид. Часто, иногда в значительном обилии в долинных сырых разнотравных ивняках, а также в злаково-разнотравных группировках по берегам небольших рек.

68. *Allium schoenoprasum* L. s. l. Евразийско-западноамериканский арктобореальный вид. Растение песчаных берегов рек и небольших речек. Иногда образует значительные скопления.

69. *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. Сибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Встречен дважды в небольшом количестве в нижней части южного склона в устье распадка и в дриадово-куртинной тундре на выходах щебня.

70. *Corallorhiza trifida* Chât. Циркумполярный бореальный вид. Редко и в небольших количествах в долинах рек и оврагов.

71. *Salix reticulata* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Редко и не обильно в разнотравно-моховых ивняках в верховьях оврагов, в ложбинах между ярами. В значительном количестве встречается один раз в зарослях *S. lanata* на пологом склоне водораздела.

72. *S. polaris* Wahlenb. Евразийско-западноамериканский метаарктический вид. Доминирует в нивально-кустарничковых сообществах крутых склонов оврагов — в условиях мощного и поздно стаяющего снежного покрова. Очень редко встречается в пятнистых тундрах и в ложбинах между ярами.

73. *S. nummularia* Anderss. Евразийский арктоальпийский вид. Обычное растение сухих и дренированных местообитаний (гребни и верхние части склонов яров, щебнистые вершины водоразделов). Реже встречается в оврагах и на песчано-галечниковом аллювии.

74. *S. arctica* Pall. Циркумполярный метаарктический вид. Встречен однажды в небольшом количестве на одном из бугров-останцов в долине речки.

75. *S. reptans* Rupr. Евразийский метаарктический вид. Повсеместно, иногда в значительном обилии встречается в плакорных тундрах, в болотах и болотно-тундровых комплексах, в долинах рек и оврагов.

76. *S. glauca* L. Циркумполярный гипоарктический вид. Редко и в небольшом количестве на ярах и на песчаных отмелях в окрестностях поселка.

77. *S. myrtilloides* L. Евразийский бореальный вид. Обычное растение понижений, реже — бугров, болот и болотно-тундровых комплексов.

78. *S. hastata* L. Евразийско-западноамериканский арктобореальный вид. Изредка и в небольшом обилии в пятнистых тундрах на вершинах водоразделов, в долинах рек и оврагов.

79. *S. phylicifolia* L. Европейско-западносибирский бореальный вид. Собран несколько раз в окрестностях поселка.

80. *S. pulchra* Cham. Сибирско-западноамериканский гипоарктический вид. Часто, местами в заметном обилии в плакорных тундрах, на повышениях (реже — в мочажинах) болотных комплексов, по склонам яров и оврагов, реже — на песчаных и галечниковых отмелях.

81. *S. lanata* L. s. l. Европейско-сибирский гипоарктический вид. Часто и в большом обилии на пологих склонах водоразделов, в долинах рек и речек, в верховьях оврагов, в ложбинах между ярами. Образует заросли высотой до 2 м.

82. *Betula nana* L. Европейско-западносибирский гипоарктический вид. Один из самых массовых видов зональных и интразональных местообитаний. Доминирует в плакорных тундрах, образует

густые сомкнутые заросли на повышениях болот и болотно-тундровых комплексов, кустарниковые группировки в долинах оврагов, в меньшем обилии встречается на ярах и отмелях.

83. *Alnaster fruticosus* Rupr. Евразийско-западноамериканский арктобореальный вид. Часто и в значительном обилии на пологих склонах водоразделов, на выходах щебня.

84. *Oxyria digyna* (L.) Hill. Циркумполярный арктоальпийский вид. Обычно растение нивально-разнотравных сообществ. Реже — в пойменных ивняках, на северных склонах яров.

85. *Rumex graminifolius* Lamb. Евразийско-западноамериканский гипоарктический вид. Часто, но в небольшом количестве на сырых песчаных отмелях, изредка — на пятнах голого грунта в пятнистых и дриадово-куртинных тундрах.

86. *R. arcticus* Trautv. Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский метаарктический вид. Нечасто и в небольшом количестве в сырых моховых тундрах, в долинах оврагов, по берегам рек.

87. *R. aquaticus* L. ssp. *protractus* Rech. Евразийский гипоарктический подвид. Собран однажды в вегетативном состоянии по краю ивняка в пойме Дудьпыты.

88. *R. sibiricus* Hult. Восточносибирско-западноамериканский гипоарктический вид. Очень редко на песчаном аллювии Пясины.

89. *Koenigia islandica* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Встречен один раз по заболоченному днущу долины речки среди мха.

90. *Polygonum laxmanni* Lerech. Сибирский арктобореальный вид. Часто, но не обильно на песчаных отмелях крупных рек.

91. *P. viviparum* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Часто, но не обильно в плакорных тундрах, в долинных ивняках, в луговых сообществах береговых яров, в оврагах, на отмелях.

92. *P. bistorta* L. ssp. *bistorta*. Европейско-сибирский арктобореальный подвид. В небольшом количестве в плакорных тундрах, на выходах щебня, на гребнях яров и оврагов, в долинах рек.

93. *Claytonia joanneana* Roem. et Schult. Центральносибирский арктоальпийский вид. Редко в разнотравных группировках склонов долин рек, оврагов, на выходах щебня.

94. *Stellaria peduncularis* Bunge. Восточноевропейско-сибирский гипоарктический вид. Встречен однажды на гребне яра в пойме Дудьпыты.

95. *S. ciliatosepala* Trautv. s. l. Циркумполярный метаарктический вид. Часто, но не обильно в плакорных тундрах, на повышениях болот и болотно-тундровых комплексов, по склонам долин рек и оврагов, на песчано-галечниковых отмелях.

96. *S. crassipes* Hult. Евразийский метаарктический вид. Собран один раз в небольшом количестве на сырой песчаной отмели Пясины.

97. *S. crassifolia* Ehrh. Циркумполярный арктобореальный вид. Часто и обильно в сырых разнотравно-злаковых сообществах заливаемой поймы Пясины.

98. *Cerastium jenisejense* Hult. Евразийско-западноамериканский гипоарктический вид. Растение песчаных берегов рек и речек. Изредка по склонам яров и оврагов.

99. *C. regelii* Ostenf. ssp. *regelii*. Сибирско-западноамериканский метаарктический подвид. Изредка на песчаной отмели Пясины.

100. *C. beeringianum* Cham. et Schlecht. ssp. *beeringianum*. Сибирско-американский гипоарктический подвид. Очень редко и в небольших количествах на пятнах голого грунта в плакорных тундрах, по склонам и днущам оврагов, по крутым эродированным склонам.

101. *C. maximum* L. Сибирско-западноамериканский арктобореальный вид. Часто, но в небольшом обилии по склонам яров и оврагов.

102. *Sagina nodosa* (L.) Fenzl. Циркумполярный бореальный вид. Собран один раз на куче угля в поселке.

103. *S. intermedia* Fenzl. Циркумполярный арктический вид. Довольно часто на голом или слабоэродированном суглинке в плакорных тундрах, на песчаных осыпях и отмелях рек.

104. *Minuartia verna* (L.) Hieron. Евразийский гипоарктический вид. Собран однажды на песчаном крутом берегу Пясины.

105. *M. rubella* (Wahl.) Hieron. Циркумполярный метаарктический вид. Нечасто, в небольших количествах на пятнах голого грунта в плакорных тундрах, на выходах щебня, на эродированных склонах яров и оврагов, на песчано-галечниковых отмелях.

106. *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf. Сибирско-западноамериканский метаарктический вид. Редко и в небольшом обилии в плакорных тундрах, в дриадово-куртинных тундрах на выходах щебня, на гребнях яров и оврагов, на песчано-галечниковом аллювии.

107. *M. arctica* (Stev. et Ser.) Graebn. Сибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Изредка в плакорных тундрах на вершинах водоразделов, на выходах щебня, в дриадово-лишайниковых тундрах по краю высокого берега Пясины, на гребнях яров и оврагов.

108. *M. biflora* (L.) Schinz. et Thell. Циркумполярный арктоальпийский вид. Очень редко в нивальных группировках оврагов.

109. *Arenaria stenophylla* Ledeb. ssp. *polaris* (Schischk.) E. Selivan. Восточноевропейско-сибирский арктический подвид. Часто, но в небольшом количестве в злаково-разнотравных группировках яров, по склонам оврагов, на выходах щебня, на песчано-галечниковом аллювии.

110. *Silene paucifolia* Ledeb. Сибирский метаарктический вид. Растение дренированных, мало-снежных местообитаний: вершин водоразделов с суглинистым и щебнистым субстратом, гребней яров и оврагов, галечниковых отмелей.

111. *Gastrolychnis angustiflora* Rupr. ssp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhan. Восточносибирско-западноамериканский гипоарктический подвид. Найден однажды в небольшом количестве на песчаной отмели Пясины.

112. *G. affinis* (I. Vahl.) Tolm. et Kozhan. Циркумполярный метаарктический вид. Часто, но в небольшом обилии на почвах легкого механического состава: на склонах яров и оврагов, песчаных и галечниковых отмелях; изредка — на вершинах водоразделов и в дриадово-куртинных тундрах на выходах щебня.

113. *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhan. Циркумполярный арктоальпийский вид. Редко и в небольших количествах в долинах рек и оврагов.

114. *Dianthus repens* Willd. Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский гипоарктический вид. Часто, но не обильно на гребнях и в верхних частях склонов яров и оврагов, на выходах щебня, на отмелях крупных рек.

115. *Caltha arctica* R. Br. ssp. *arctica*. Сибирско-западноамериканский метаарктический подвид. Обычное растение тундровых болот, изредка на илстых отмелях в пойме Пясины.

116. *Trollius asiaticus* L. Сибирский бореальный вид. Часто, местами в значительном обилии, в долинных разнотравных ивниках.

117. *Delphinium elatum* L. ssp. *elatum*. Европейско-сибирский бореальный вид. Изредка и в большом обилии в разнотравных ивниках в долине речки.

118. *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch. ssp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch. Циркумполярный арктоальпийский подвид. Собран один раз у берега небольшого тундрового озера.

119. *Ranunculus pallasii* Schlecht. Циркумполярный арктический вид. Изредка в осоково-моховых понижениях тундровых болот.

120. *R. lapponicus* L. Циркумполярный арктобореальный вид. Нечасто и в небольших количествах по краям торфяных бугров болотно-тундровых комплексов, в кочкарных тундрах на водоразделах.

121. *R. reptans* L. Циркумполярный бореальный вид. Изредка на сырых песчаных отмелях крупных рек.

122. *R. gmelinii* DC. Евразийско-американский арктобореальный вид. Часто, иногда в значительном обилии по днищам долин небольших рек и оврагов, в неглубоких обводненных мочажинах, на сырых песчаных отмелях.

123. *R. hyperboreus* Rottb. ssp. *hyperboreus*. Циркумполярный метаарктический подвид. Редко и в небольшом количестве в составе мелкотравно-моховых группировок по днищам небольших рек и оврагов — обычно на участках с оголенным субстратом.

124. *R. pygmaeus* Wahl. Циркумполярный арктоальпийский вид. Часто, но в небольшом количестве в долинах оврагов — на местах снежных забоев.

125. *R. nivalis* L. Циркумполярный метаарктический вид. Часто, иногда в заметном обилии в составе нивальных группировок в долинах оврагов.

126. *R. sulphureus* C. J. Phipps. Циркумполярный арктоальпийский вид. Обычное растение нивальных комплексов в долинах оврагов.

127. *R. affinis* R. Br. Сибирско-американский арктоальпийский вид. Собран однажды в нижней части склона водораздела — в полосе, переходной к болотным комплексам межувальных депрессий.

128. *R. monophyllus* Ovcz. Евразийский бореальный вид. Часто, иногда в значительном обилии в разнотравных ивниках по берегам рек и речек.

129. *R. borealis* Trautv. Евразийский арктобореальный вид. Часто, местами в значительном обилии в долинных разнотравных ивниках, на эродированных береговых склонах, на песчаных отмелях.

130. *Thalictrum alpinum* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Собран однажды по краю сырого хвощово-разнотравного ивняка в долине речки.

131. *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. Сибирский арктический вид. Редко и единично на участках с несомкнутым растительным покровом — на склонах яров и оврагов, песчаных и галечниковых отмелях, в дриадово-куртинных тундрах на выходах щебня.

132. *P. angustifolium* Tolm. Сибирский метаарктический вид. Крайне редко на склонах яров и оврагов.

133. *P. pulvinatum* Tolm. Сибирский арктический вид. В небольшом количестве встречен на песчаных выходах.

134. *Eutrema edwardsii* R. Br. Циркумполярный арктоальпийский вид. Изредка в разнотравно-кустарничково-моховых группировках ложбин между ярами.

135. *Descurainia sophioides* (Fisch.) O. E. Schulz. Сибирско-западноамериканский гипоарктический вид. Довольно часто, но в небольшом количестве на эродированных склонах яров в окрестностях поселка.

136. *Rorippa palustris* (L.) Bess. Циркумполярный бореальный вид. Собран М. В. Соколовой в 1972 г. на территории поселка.

137. *Cardamine bellidifolia* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Редко и в небольшом количестве в долине речки на местах долгого лежания снега и в кустарниковых группировках бугров болотно-тундровых комплексов.

138. *C. pratensis* L. Циркумполярный арктобореальный вид. Нечасто, в небольшом количестве по заболоченным долинам рек и оврагов, на илстых участках поймы Пясины, в сырых моховых тундрах на территории поселка.

139. *C. macrophylla* Willd. Сибирский бореальный вид. Часто, но в небольшом обилии в сырых разнотравных ивниках в долине речки; также один раз встречен в моховом ивняке в нижней части пологого склона водораздела.

140. *Arabis septentrionalis* N. Busch. Сибирский метаарктический вид. Часто, но в небольшом обилии на эродированных склонах береговых яров и оврагов, на песчано-галечниковых отмелях, реже — на выходах щебня.

141. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel. Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Нечасто в плакорных тундрах на вершинах и склонах водоразделов, на склонах яров и оврагов; изредка — на оползнях и выходах щебня.

142. *Draba pilosa* DC. Восточносибирско-западноамериканский метаарктический вид. Изредка в кустарничково-осоково-моховых пятнистых тундрах, в кустарничковых группировках в долинах оврагов и в ложбинах между ярами, на выходах щебня.

143. *D. alpina* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Единственный экземпляр собран в пятнистой тундре на высоком берегу озера.

144. *D. glacialis* Adams. Евразийский метаарктический вид. Редко и в небольшом количестве на эродированных или слабозадернованных склонах яров и оврагов, а также в нивальных комплексах.

145. *D. parvisiliquosa* Tolm. Восточносибирский метаарктический вид. Встречен один раз на эродированном склоне коренного берега реки.

146. *D. hirta* L. Циркумполярный гипоарктический вид. Изредка по склонам яров и оврагов, на песчаных отмелях.

147. *Rhodiola borealis* L. Циркумполярный арктический вид. Обычное растение обдуваемых местообитаний: пятнистых тундр на вершинах водоразделов, дриадово-куртинных тундр на выходах щебня, гребней яров и оврагов, крутых песчаных склонов.

148. *Saxifraga nelsoniana* D. Don. (= *S. punctata* auct., fl. Taim.). Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский арктоальпийский вид. Почти повсеместно, но в небольшом количестве: от вершин водоразделов с сулинистым и щебнистым субстратом до болотных комплексов в межувальных депрессиях; избегает сильно переувлажненных местообитаний.

149. *S. nivalis* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Изредка на местах снежных забоев в долинах рек и оврагов, на пятнах голого грунта в плакорных тундрах и на выходах щебня.

150. *S. tenuis* (Wahl.) N. Smith ex Lindm. Циркумполярный метаарктический вид. Крайне редко в нивальных комплексах долин оврагов.

151. *S. hieracifolia* Waldst. et Kitag. Циркумполярный арктоальпийский вид. Довольно редко в кустарничковых группировках склонов яров и оврагов, на илестых участках в поймах крупных рек и речек.

152. *S. foliolosa* R. Br. Циркумполярный арктоальпийский вид. Изредка на северных склонах яров и оврагов, в долинах речек, на заиленных участках пойм крупных рек.

153. *S. hirculus* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Изредка в плакорных тундрах на водоразделах, по склонам долин рек и оврагов, по ложбинам и северным склонам яров, на сырых замоховелых участках поймы Пясины.

154. *S. cernua* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Часто, но необильно по заболоченным долинам рек и оврагов, в разнотравно-моховых ложбинах между ярами, на илестых участках пойм крупных рек.

155. *S. hyperborea* R. Br. s. str. Циркумполярный метаарктический вид. Редко в составе мелко-травно-нивалльных группировок в долинах оврагов — на местах долгого лежания снега.

156. *S. spinulosa* Adams. Сибирский арктоальпийский вид. Часто, но в небольших количествах в пятнистых тундрах на вершинах водоразделов, в дриадово-куртинных тундрах на выходах щебня, реже — по склонам яров и оврагов.

157. *Chrysosplenium alternifolium* L. Евразийский арктобореальный вид. Нечасто по заболоченным долинам рек и оврагов, в сырых моховых тундрах на территории поселка.

158. *Parnassia palustris* L. Циркумполярный арктобореальный вид. Часто, но в небольшом обилии в разнотравных группировках невысокого берега речки; изредка — в долинных разнотравных ивняках, в ложбинах между ярами.

159. *Ribes acidum* Turcz. ex. Rojak. Евразийский бореальный вид. Найден на территории поселка.

160. *Rubus chamaemorus* L. Циркумполярный арктобореальный вид. Обычное и массовое растение торфяных бугров болотно-тундровых комплексов. Изредка в нижних частях склонов водоразделов, в долинных кустарничково-моховых группировках.

161. *Comarum palustre* L. Циркумполярный арктобореальный вид. Широко распространен в сырых местообитаниях: осоково-моховых понижениях болот и болотно-тундровых комплексов, заболоченных или сырых долинах рек и речек, сырых моховых тундрах на территории поселка.

162. *Potentilla stipularis* L. Сибирско-американский гипоарктический вид. Часто, но в незначительном обилии по склонам яров и оврагов, по берегам рек и речек; реже — в плакорных тундрах на вершинах, склонах водоразделов.

163. *P. gelida* C. A. Mey. Восточноевропейско-сибирский арктоальпийский вид. Часто, но необильно в разнотравных ивняках в долине речки.

164. *P. nivea* L. Циркумполярный арктоальпийский вид. Собран однажды в небольшом количестве на выходах щебня.

165. *Dryas octopetala* L. Евразийско-западноамериканский арктоальпийский вид. Изредка на самых обдуваемых и бесснежных щебнистых участках. Образует небольшие пятна. Встречена сильно опушенная форма — var. *vestita*.

166. *D. punctata* Juz. Евразийский арктоальпийский вид. Один из самых массовых видов. Доминирует в плакорных тундрах на водоразделах, в куртинных тундрах на выходах щебня, в кустарничковых группировках по краю высокого берега Пясины, в кустарничково-моховых группировках на северных склонах яров и оврагов.

167. *Sanguisorba officinalis* L. Циркумполярный бореальный вид. Часто, иногда в заметном обилии по берегам рек и речек.

168. *Astragalus frigidus* (L.) A. Gray. Евразийский гипоарктический вид. Редко и необильно в долинных разнотравных ивняках, на склонах яров.

169. *A. subpolaris* Boriss. et Schischk. Циркумполярный метаарктический вид. Доминирует в луговых сообществах южных склонов яров, реже — в долинах рек и оврагов, на песчаных отмелях.
170. *A. oroboides* Horn. Восточноевропейско-сибирский гипоарктический вид. Изредка на сырой илистой отмели Пясины.
171. *Oxytropis arctica* R. Br. ssp. *taimyrensis* Jurtz. Центральносибирский метаарктический подвид. Изредка на гребнях яров и оврагов.
172. *O. nigrescens* (Pall.) Fisch. Восточносибирский арктоальпийский вид. Изредка на гребнях яров и оврагов.
173. *Hedysarum arctica* B. Fedtsch. Сибирский метаарктический вид. Растение дренированных и хорошо прогреваемых местообитаний: склонов долин рек и оврагов, песчано-галечниковых отмелей. Особенно обилен в злаково-разнотравных сообществах южных склонов яров.
174. *Geranium albidiflorum* Ledeb. Восточноевропейско-сибирский гипоарктический вид. Собран однажды в сыром хвощово-разнотравном ивняке в долине реки.
175. *Callitriche palustris* L. Циркумполярный бореальный вид. Собран один раз на мелководье у берега тундрового озера.
176. *Empetrum subholarcticum* V. Vassil. Евразийско-западноамериканский гипоарктический вид. Часто, но не обильно в пятнистых тундрах на вершинах водоразделов, на выходах щебня, в кустарничковых группировках склонов яров и оврагов.
177. *Viola biflora* L. Евразийско-западноамериканский гипоарктический вид. Собран однажды в глубокой ложине среди зарослей ивы.
178. *V. epipsiloides* Löve et D. Löve. Евразийско-западноамериканский гипоарктический вид. Часто, но не обильно по заболоченным долинам небольших рек.
179. *Epilobium davuricum* Fisch. ex Hornem. Циркумполярный гипоарктический вид. Изредка на пятнах голого грунта в тундрах на водоразделах.
180. *E. palustre* L. Циркумполярный арктобореальный вид. Изредка по заболоченным днищам долин рек и речек, среди зарослей *Carex stans*.
181. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. Циркумполярный арктобореальный вид. Образует заросли на участках с антропогенным воздействием: склоны яров на территории поселка, старые разрушенные постройки и т. д.
182. *C. latifolium* (L.) Th. Fries et Lange. Сибирско-американский гипоарктический вид. Изредка на песчано-галечниковом аллювии в пойме Пясины.
183. *Hippuris vulgaris* L. Циркумполярный арктобореальный вид. В небольшом количестве в тундровых мочажинах, в термокарстовых озерах, в речных затонах.
184. *Pachypleurum alpinum* Ledeb. Евразийский арктоальпийский вид. Обычное растение разнотравно-нивалного комплекса оврагов; реже — по склонам яров, в долинных ивняках, на песчаных и галечниковых отмелях.
185. *Phlojodicarpus villosus* (Turcz. et Fisch. et C. A. Mey) Ledeb. Сибирский гипоарктический вид. Изредка на галечниковом аллювии в пойме Пясины.
186. *Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch. Сибирский арктобореальный вид. Нередко в долинах рек и оврагов, в ложбинах между ярами, на песчаных отмелях.
187. *Pyrola grandiflora* Rad. Циркумполярный гипоарктический вид. Часто, но не обильно в плакорных тундрах, в сырых разнотравных ивняках в долине реки, в кустарничковых группировках склонов яров и оврагов.
188. *Orthilia obtusata* (Turcz.) Jurtz. Сибирско-американский арктобореальный вид. Редко в тундрах на водоразделах и в переходных к тундровым группировкам яров и оврагов.
189. *Ledum decumbens* (Ait.) Ledeb. ex Steud. Восточноевропейско-сибирско-американский гипоарктический вид. Широко распространенный вид. Обычное растение плакорных тундр на водоразделах, повышений болотных комплексов, кустарничковых группировок склонов яров и оврагов, песчаных и щебнистых выходов, местами обилен.
190. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don. Циркумполярный метаарктический вид. Обилен в кустарничковых группировках северных склонов яров и оврагов. В меньшем обилии встречается в плакорных тундрах, на выходах щебня. Изредка заходит в долины небольших рек и на песчаные отмели. Предпочитает местообитания с мощным, но быстро стаивающим снежным покровом.
191. *Andromeda polifolia* L. ssp. *pumila* V. Vinogr. Евразийско-западноамериканский гипоарктический подвид. Изредка в плакорных тундрах на склонах водоразделов, на повышениях болот, болотно-тундровых комплексов.
192. *Arctous alpina* (L.) Nieden. Циркумполярный гипоарктический вид. Часто, но не обильно в суглинистых и щебнистых тундрах на водоразделах, на склонах яров и оврагов.
193. *Vaccinium uliginosum* L. ssp. *microphyllum* (Lange) Hult. Циркумполярный гипоарктический подвид. Один из самых распространенных и массовых видов нашего района. Обилен в плакорных тундрах, в кустарничковых группировках торфяных бугров болотных комплексов, в куртинных тундрах на выходах щебня, в кустарничковых группировках склонов яров и оврагов.
194. *V. vitis-idaea* L. ssp. *minus* (Lodd.) Hult. Циркумполярный гипоарктический подвид. Часто, местами в заметном обилии в плакорных тундрах на водоразделах, на торфяных субстратах болотных комплексов, где он особенно обилен; реже — в кустарничковых группировках долин рек и оврагов.
195. *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr. Циркумполярный бореальный вид. Отмечен А. Н. Виноградовой для окрестностей пос. Кресты.
196. *Androsace septentrionalis* L. Циркумполярный арктобореальный вид. Изредка на выходах щебня, эродированных береговых склонах и песчаных отмелях.
197. *Armeria maritima* (Miller) Willd. s. l. Циркумполярный арктоальпийский вид. Изредка на склонах яров, на песчаных и галечниковых отмелях, в долинах рек и оврагов.

198. *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult. Евразийско-западноамериканский гипоарктический вид. Растение влажных местообитаний: заболоченных долин рек и крупных рек, нивальных комплексов, моховых ложбин между ярами.

199. *P. boreale* Adams. Евразийско-западноамериканский гипоарктический вид. Часто, но в небольшом количестве на гребнях и склонах яров и оврагов, на сухих песчаных отмелях.

200. *Eritrichium sericeum* (Lehm.) DC. ssp. *arctisibiricum* Petrovsky. Восточносибирский арктический вид. Крайне редко в щебнистых тундрах на водоразделах.

201. *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg. Евразийско-американский арктоальпийский вид. Часто, но обильно по склонам долин рек и оврагов, на песчано-галечниковых отмелях. Особенно обильно на участках с разреженным растительным покровом — на оползнях, осыпях.

202. *Thymus reverdattoanus* Serg.-s. l. Сибирский гипоарктический вид. Часто на южных склонах яров и оврагов в составе луговых группировок, на песчаных и галечниковых отмелях, на выходах щебня.

203. *Veronica longifolia* L. Евразийский бореальный вид. Изредка в сырых разнотравных ивниках в долине реки.

204. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский метаарктический вид. В небольшом количестве на местах долгого лежания снега, на сырых или заиленных участках поймы Пясины; изредка — в пятнистых тундрах на вершинах водоразделов, на выходах щебня.

205. *Castilleja rubra* (Drob.) Rebr. Сибирский бореальный вид. Крайне редко на гребнях яров и оврагов.

206. *Pedicularis sceptrum-carolinum* L. Евразийский бореальный вид. Изредка в долинных сырых разнотравных ивниках.

207. *P. capitata* Adams. Восточносибирско-американский метаарктический вид. Редко и не обильно в плакорных тундрах на водоразделах, на выходах щебня, по склонам долин небольших рек и оврагов, в кустарничковых группировках яров, на илистых участках пойм крупных рек.

208. *P. lapponica* L. Циркумполярный гипоарктический вид. Редко в плакорных тундрах, на щебнистых местообитаниях, торфяных буграх болотных комплексов, в долинах рек и оврагов.

209. *P. labradorica* Wirsing. Сибирско-американский арктобореальный вид. Редко в плакорных тундрах и на повышениях болот и болотно-тундровых комплексов.

210. *P. pennellii* Hult. Сибирско-западноамериканский гипоарктический вид. Нечасто в осоково-моховых понижениях болотных комплексов.

211. *P. verticillata* L. Евразийско-западноамериканский арктоальпийский вид. Обильно на эродированных склонах яров; изредка встречается в пятнистых тундрах на вершинах водоразделов, на выходах щебня, в долинах рек и оврагов.

212. *P. amoena* Adams ex Stev. Сибирский арктоальпийский вид. Собран однажды в зарослях ивы на берегу Пясины.

213. *P. hirsuta* L. Евразийский метаарктический вид. Очень редко в плакорных тундрах на склонах водоразделов, в долинах рек и оврагов, на заиленных участках пойм крупных рек, в сырых моховых тундрах на территории поселка.

214. *P. dasyantha* Nádác. Сибирский метаарктический вид. Нечасто в пятнистых тундрах на вершинах водоразделов, в щебнистых тундрах, на гребнях яров и оврагов.

215. *P. oederi* Vahl. Евразийско-западноамериканский арктоальпийский вид. Собран М.В. Соколовой в 1972 г. в окрестностях пос. Кресты — в долине оврага в бассейне р. Дудыпты. Нами за 3 года работ не найден.

216. *P. sudetica* Willd. ssp. *interioroides* Hult. Циркумполярный гипоарктический подвид. Растение переувлажненных местообитаний: сырых моховых тундр в нижних частях склонов водоразделов, понижений болотных комплексов, заболоченных долин рек, сырых долинных ивняков.

217. *Pinguicula villosa* L. Циркумполярный гипоарктический вид. Нечасто, в небольшом количестве на пятнах голого грунта в пятнистых тундрах и на выходах щебня.

218. *Galium boreale* L. Циркумполярный арктобореальный вид. Часто, местами обильно в долинных разнотравных ивниках.

219. *G. trifidum* L. Циркумполярный бореальный вид. Собран однажды в небольшом количестве в сыром разнотравном ивнике в долине р. Дудыпты.

220. *Valeriana capitata* Pall. Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский гипоарктический вид. Часто, в небольшом обилии в плакорных тундрах, по склонам долин рек и оврагов, в луговых сообществах береговых яров, реже — на песчано-галечниковой аллювии.

221. *Campanula langsdorffiana* Fisch. ex Trautv. et C. A. Mey. Восточносибирский арктобореальный вид. Растение дренированных местообитаний: часто, но обильно по склонам долин рек и оврагов, на песчаных и галечниковых отмелях, на выходах щебня.

222. *Erigeron eriocephalus* J. Vahl. Циркумполярный метаарктический вид. Часто, но обильно в луговых сообществах береговых яров; реже — на склонах оврагов, на песчано-галечниковых отмелях.

223. *Antennaria villifera* Boniss. Евразийский арктоальпийский вид. Часто, но обильно в кустарничковых группировках склонов долин рек и оврагов, в нивально-разнотравных комплексах, в сырых разнотравных ивниках.

224. *Tripleurospermum phaeocephalum* (Rupr.) Pobed. Циркумполярный метаарктический вид. Обильно на участках, подверженных антропогенному воздействию, на эродированных склонах яров и оврагов на территории поселка.

225. *Pyrethrum bipinnatum* (L.) Sch. Rip. Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский гипоарктический вид. Часто, местами в значительном обилии. Доминирует в злаково-разнотравных

группировках невысокого берега реки. Встречается в долинных разнотравных ивняках, на южных склонах яров и оврагов, на песчаных и галечниковых отмелях.

226. *Artemisia borealis* Pall. s. l. Сибирско-американский гипоарктический вид. Часто, но в небольших количествах в кустарничково-разнотравных группировках береговых яров, изредка заходит на отмели.

227. *A. tilesii* Ledeb. Сибирско-западноамериканский метаарктический вид. Образует мощные заросли на участках с антропогенными нарушениями растительного покрова; реже — в долинных разнотравных ивняках, в луговых сообществах южных склонов, на песчаных и галечниковых отмелях.

228. *Nardosmia frigida* (L.) Hook. Евразиатско-западноамериканский арктобореальный вид. Часто в пятнистых тундрах на склонах водоразделов, по краю торфяных бугров болот, в долинах оврагов. Доминирует в травяном ярусе сырых ивняков на пологих склонах долин небольших рек.

229. *N. gmelinii* Turcz. ex DC. Сибирский гипоарктический вид. Обычное растение плакорных тундр на суглинистом и щебнистом субстратах. Изредка в кустарничковых группировках яров и оврагов, на илестых участках пойм крупных рек.

230. *Arnica iljinii* (Maguire) Hjal. Восточноевропейско-сибирский гипоарктический вид. Часто, но не обильно в луговых сообществах южных склонов яров, на песчано-галечниковых отмелях.

231. *Senecio tundricola* Tolm. Сибирско-западноамериканский метаарктический вид. Встречен однажды на выходах щебня.

232. *S. congestus* (R. Br.) DC. Восточноевропейско-сибирско-американский гипоарктический вид. Изредка на торфяных буграх мочажинно-тундровых комплексов, по сырым моховым берегам рек и небольших речек, по днищам оврагов.

233. *Saussurea parviflora* (Poir.) DC. Сибирский гипоарктический вид. Часто, но не повсеместно в сырых разнотравных ивняках в долине реки.

234. *Taraxacum arcticum* (Trautv.) Dahlst. Евразиатско-восточноамериканский метаарктический вид. Встречен однажды в разнотравно-нивальном сообществе на склоне оврага.

235. *T. bicornе* Dahlst. Центральносибирский арктоальпийский вид. Изредка и в небольшом количестве в сырых разнотравных и разнотравно-кустарничковых группировках по берегам ручьев.

236. *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. Циркумпольярный метаарктический вид. Обычное растение эродированных крутых береговых склонов крупных рек, реже — в разнотравно-кустарничковых группировках по берегам ручьев, на песчано-галечниковом аллювии.

237. *T. glabrum* DC. Восточноевропейско-сибирский арктоальпийский вид. Изредка в разнотравно-нивальных группировках в долинах оврагов, в сырых разнотравных ивняках по берегам рек и ручьев.

238. *T. lateritium* Dahlst. Восточноевропейско-сибирско-западноамериканский метаарктический вид. Редко и в небольшом количестве на эродированных склонах р. Дудыпты.

239. *T. longicorne* Dahlst. Сибирский гипоарктический вид. Очень редко в разреженных группировках береговых склонов Пясины.

240. *T. macilentum* Dahlst. Восточноевропейско-сибирско-американский метаарктический вид. Редко на песчаной отмели Пясины.

241. *T. taimyrense* Tzvel. Арктический вид, известный только с п-ова Таймыр. Довольно обычен, но не обильно на песчаной отмели Пясины; реже встречается в пионерных группировках на крутых эродированных склонах берегов крупных рек.

Приведенный выше список включает 241 вид и подвид, относящихся к 44 семействам и 114 родам. В первый десяток семейств входят следующие (в скобках — % от общего числа видов) :

Место во флоре	Семейство	Число видов
1	<i>Gramineae</i>	32(13.3)
2	<i>Caryophyllaceae</i>	21(8.7)
3	<i>Compositae</i>	20(8.3)
4	<i>Cyperaceae</i>	19(7.9)
5	<i>Ranunculaceae</i>	16(6.6)
6	<i>Scrophulariaceae</i>	14(5.8)
7	<i>Cruciferae</i>	13(5.4)
8	<i>Salicaceae</i>	11(4.6)
9	<i>Saxifragaceae</i>	10(4.2)
10	<i>Polygonaceae</i>	9(3.7)
	Всего	165 (68.5)

Пять ведущих семейств (*Gramineae*, *Caryophyllaceae*, *Compositae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*) включают 44.8% флоры. Одновидовые семейства (17) составляют 38.6% от общего числа семейств, двух-трехвидовые (14) — 31.8%. В число одновидовых входят семейства, представители которых в целом чужды флоре тундровой зоны и заходят в нее из тайги: *Pinaceae*, *Sparganiaceae*, *Orchidaceae*, *Parnassiaceae*, *Grossulariaceae*, *Geraniaceae*, *Labiatae* и др. Исключение составляют семейства *Plumbaginaceae*, *Crassulaceae*, *Portulacaceae*, представленные арктическими и арктоальпийскими видами. Почти все виды 110

этих семейств встречаются единично, в том числе и единственный из голосемянных *Larix sibirica*. Особое положение занимает сем. *Empetraceae*, единственный вид которого *Empetrum subholarcticum* доминирует в локальных группировках.

Наибольшее число видов и подвидов в следующих родах: *Carex* (13), *Salix* (11), *Ranunculus* (11), *Pedicularis* (11), *Saxifraga* (9), *Taraxacum* (8), *Poa* (6), *Eriophorum* (6), *Draba* (5), *Minuartia* (5). Роды с одним или двумя видами вместе включают 45.6% (110 видов) всей флоры.

Широтные элементы представлены следующими географическими группами (в скобках — % от общего числа видов):

	Число видов
I. Арктическая:	122 (50.6)
собственно арктическая	12 (5.0)
метаарктическая	54 (22.4)
арктоальпийская	56 (23.2)
II. Гипоарктическая	66 (27.4)
III. Бореальная	53 (22.0)

Арктическая группа включает всего на 3 вида больше, чем бореальная и гипоарктическая (122 и 119 видов). В настоящее время это единственная флора, известная для подзоны южных тундр Таймыра. По соотношению широтно-географических групп она ближе всего стоит к гипоарктическим флорам окрестностей пос. Хальмер-Ю и левобережья р. Кары на востоке Большеземельской тундры (Ребристая, 1977). Оба эти района, по мнению О. В. Ребристой, расположены в подзоне южных гипоарктических тундр, что соответствует подзоне южных тундр в нашем понимании (Чернов, Матвеева, 1979).

В 5 (семейства *Gramineae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae*, *Cruciferae*) из 10 ведущих семейств преобладают виды арктической группы. Именно эти семейства занимают 1–5-е места по богатству видов севернее, в подзоне арктических тундр (Матвеева, Чернов, 1977; Матвеева, 1979). В данной флоре два последних семейства занимают соответственно 9-е и 7-е места. В остальных семействах (*Cyperaceae*, *Compositae*, *Salicaceae*, *Polygonaceae*, *Scrophulariaceae*) арктические виды, с одной стороны, и бореальные и гипоарктические, с другой, представлены примерно поровну. В целом в составе видов первых 10 семейств преобладают арктические виды (95 из 165).

Маловидовые семейства (2–4 вида) в большинстве (10 из 14) представлены бореальными и гипоарктическими видами; исключение составляет сем. *Papaveraceae*, где все 3 вида — арктические (в широком смысле). Некоторые виды из этих 9 семейств в данном районе находятся у северного предела своего распространения (*Equisetum fluviatile*, *Oxycoccus microcarpus*, *Lycopodium pungens*, *Viola biflora*, *V. epipsioides*, *Chamaenerion latifolium* и др.), поэтому уже в следующей подзоне эти семейства переходят в разряд одновидовых или исчезают совсем. В то же время в этой группе находятся такие семейства, как *Betulaceae*, *Vacciniaceae*, *Ericaceae*, представители которых (*Betula nana*, *Alnaster fruticosus*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*, *Cassiope tetragona*) играют заметную и даже ведущую роль в сложении растительного покрова как зональных, так и интразональных сообществ и входят в состав активных видов данного района (об этом далее будет сказано подробнее).

Из 17 одновидовых семейств 15 представлены гипоарктическими (5) и бореальными (9) видами. Из них 8 имеют в пределах данной подзоны северную границу распространения: *Larix sibirica*, *Empetrum subholarcticum*, *Parnassia palustris*, *Sparganium hyperboreum*, *Geranium albiflorum*, *Ribes acidum*, *Callitriche palustris*, *Thymus reverdattoanus*. Еще 5 видов единично встречаются севернее, в подзоне типичных тундр: *Corallorhiza trifida*, *Campanula langsdorffiana*, *Hippuris vulgaris*, *Pinguicula villosa*, *Androsace septentrionalis*) и только один (*Valeriana capitata*) доходит до арктических тундр.

В табл. 1 приведено распределение видов по широтно-географическим группам в 9 самых богатых родах. В 5 из них (*Saxifraga*, *Taraxacum*, *Poa*, *Draba*, *Minuartia*) преобладают виды арктической группы, в родах *Salix* и *Eriophorum* больше гипоарктических и бореальных, в остальных (*Carex*, *Ranunculus*, *Pedicularis*) соотношение примерно равное. Но по общей сумме видов в многовидовых родах (4 и более видов) преимущество (как и в случае ведущих семейств) на стороне арктической группы, которая включает 54 (63.5%) из 85 видов. Преобладание арктических и арктоальпийских видов отмечено также и в составе мало- и одновидовых родов (83 из 156).

Т а б л и ц а 1

Распределение видов по широтно-географическим группам
в наиболее богатых родах

Род	Широтно-географическая группа			Всего видов
	арктическая	гипоаркти- ческая	бореальная	
<i>Carex</i>	7	3	3	13
<i>Salix</i>	5	3	3	11
<i>Ranunculus</i>	6	1	4	11
<i>Pedicularis</i>	6	3	2	11
<i>Saxifraga</i>	9	—	—	9
<i>Taraxacum</i>	7	1	—	8
<i>Poa</i>	4	2	—	6
<i>Eriophorum</i>	2	3	1	6
<i>Draba</i>	4	1	—	5
<i>Minuartia</i>	4	1	—	5

Примечание. Прочерк — отсутствие рода.

Из проведенного анализа следует, что высокий процент гипоарктических и бореальных видов во флоре определяется одно- и маловидовыми семействами и родами, многие представители которых находятся у северной границы своего распространения. В составе же ведущих по числу видов семейств и родов наблюдается заметное преимущество видов арктической группы.

Далеко не всегда наиболее богатые видами семейства и роды являются основными в сложении растительного покрова. Чтобы оценить роль видов в формировании растительных сообществ и их распределение в ландшафте, мы использовали понятие активности вида, предложенное Б. А. Юрцевым (1968), согласно которому активность вида можно рассматривать как меру его преуспевания в ландшафте. Она определяется с учетом: разнообразия экотопов, заселяемых видом; степени постоянства присутствия вида в данном экотопе; численности вида. На основании соотношения названных показателей различаются 5 ступеней активности (I—V) и виды делятся на особоактивные (I), высокоактивные (II), среднеактивные (III), малоактивные (IV), неактивные (V).

К особоактивным видам мы отнесли *Betula nana* и *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*. *Betula nana* встречается буквально во всех типах местообитаний, начиная от мочажин плоскобугристых болот и кончая южными склонами с луговыми группировками, достигая оптимума в зональных сообществах на плакорах, а также на торфяных буграх болот и водосборных понижениях в верховьях распадков, где она образует сомкнутый полог. *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* также встречается повсеместно, но доминирует только на буграх в бугристо-мочажинных болотных комплексах и в кустарничковых сообществах в распадках. Оба эти растения — типичные гипоаркты. На Таймыре они находят оптимум экологических условий и обитают с максимальной плотностью и широтой ландшафтного диапазона именно в подзоне южных тундр (Чернов, Матвеева, 1979) и, вероятно, в лесотундре.

К высокоактивным мы отнесли 12 видов, 5 из них относятся к арктической группе (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Salix reptans*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*), 5 — к гипоарктической (*Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Salix pulchra*, *S. lanata*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*) и 2 — к бореальной (*Eriophorum angustifolium*, *Alnaster fruticosus*). Все эти виды доминируют или содоминируют в зональных и интразональных сообществах. *Alnaster fruticosus* — самый высокий из кустарников — на водоразделах образует густые заросли. Именно по границе массового распространения этого бореального кустарника и проводится северная граница подзоны южных тундр на Таймыре.

Группа среднеактивных включает 39 видов, из них 26 с арктическим и арктоальпийским распространением и 13 с гипоарктическим и бореальным. Виды этой группы можно разбить на 2 подгруппы по степени их массовости или обилия. В первую входят те, которые доминируют или содоминируют в растительных сообществах: *Eriophorum*

Таблица 2

Распределение видов различных широтно-географических групп по ступеням активности

Широтная группа	Степень активности					Всего видов
	I	II	III	IV	V	
Арктическая	—	5 (2.1)	26 (10.8)	35 (14.5)	56 (23.2)	122 (50.6)
Гипоарктическая	2 (0.8)	5 (2.1)	8 (3.3)	20 (8.3)	31 (12.9)	66 (27.4)
Бореальная	—	2 (0.8)	5 (2.1)	16 (6.7)	30 (12.4)	53 (22.0)
Всего во флоре	2 (0.8)	12 (5.0)	39 (16.2)	71 (29.5)	117 (48.5)	241 (100.0)

Примечание. Здесь и в табл. 4 в скобках — % от общего числа видов; прочерк — отсутствие вида.

vaginatum, *Arctophila fulva*, *Festuca cryophila*, *F. vivipara*, *Salix polaris*, *Rubus chamaemorus*, *Astragalus subpolaris*, *Hedysarum arcticum*, *Pachypleurum alpinum*, *Artemisia tilesii*. Из них особо следует выделить *Eriophorum vaginatum* — доминант кочкарно-моховых тундр, которые наиболее характерны именно для подзоны южных тундр. Остальные виды этой подгруппы доминируют или содоминируют в различных интразональных биотопах: на отменях рек и по окраинам термокарстовых озер — *Arctophila fulva*; в луговых сообществах на южных склонах — *Festuca cryophila*, *F. vivipara*, *Astragalus subpolaris*, *Hedysarum arcticum*; на торфянистых буграх — *Rubus chamaemorus*; в нивальных биотопах с длительным (до середины июля) лежанием снега — *Salix polaris*, на склонах распадков с глубоким, но быстро стаивающим снежным покровом — *Pachypleurum alpinum*; на эродированных участках — *Artemisia tilesii*. Ко второй подгруппе относятся виды с достаточно широкой экологической амплитудой, но нигде не достигающие высокого обилия: *Calamagrostis holmii*, *Poa alpigena*, *P. arctica*, *Tofieldia coccinea*, *Stellaria ciliatosepala*, *Saxifraga nelsoniana*, *Pyrola grandiflora*, *Pedicularis capitata*, *Valeriana capitata* и др.

Три группы видов с высокой активностью включают 53 вида, что составляет 22 % флоры, большая часть их (31) относится к арктической группе (табл. 2). Остальные 188 видов — малоактивные (71) или неактивные (117); здесь наблюдается незначительный перевес гипоарктических и бореальных видов (97) над видами арктической группы (91).

Таким образом, высокий процент гипоарктических видов во флоре определяется их преобладанием в группах особо- и высокоактивных видов, а также мало- и неактивных. Это говорит о двух различных тенденциях проникновения и освоения южнотундровых ландшафтов гипоарктическими видами. Часть видов лишь проникает в подзону южных тундр и в силу своих биологических особенностей и относительно суровых (по сравнению с бореальной областью) климатических условий просто не находит для себя подходящие биотопы, как правило, интразональные. Эти виды обычно малообильны и встречаются относительно редко: *Dianthus repens*, *Polemonium acutiflorum*, *Thymus reverdattoanus*, *Lycopodium pungens*, *Minuartia verna*, *Gastrolychnis angustiflora* ssp. *tenella*, *Geranium albiflorum*, *Chamaenerion latifolium*, *Viola biflora* и др.

Другая же группа гипоарктиков именно в ландшафте южных тундр находит оптимум экологических условий и с высокой плотностью заселяет различные биотопы. Именно наличие таких видов, как *Eriophorum vaginatum*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina*, *Rubus chamaemorus*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Salix pulchra*, *S. lanata*, массово заселяющих различные типы местообитаний, как зональные, так и интразональные, определяет лицо растительного покрова данной подзоны на Таймыре и отличает ее от подзоны типичных тундр, где некоторые из этих видов еще есть, но уже малообильны или единичны. И хотя настоящие гемиарктики (Чернов, 1978) *Salix reptans*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Cassiope tetragona*, *Dryas punctata* также хорошо представлены и доминируют в различных сообществах, не они определяют специфику растительного покрова южных тундр; своего настоящего расцвета они достигают севернее, в ландшафтах подзоны типичных тундр.

Учитывая большую роль, которую гипоарктические виды играют в составе флоры и сложении растительного покрова, а также заметное количество бореальных видов,

с одной стороны, и высокий удельный вес видов арктической группы (50.6%), с другой, мы относим флору окрестностей пос. Кресты к разряду низкоарктических флор, или гипоарктических в понимании А. И. Толмачева (1932), который рассматривал их в ряду флор арктического типа.

Уместно заметить, что соотношение видов арктической, гипоарктической и бореальной групп во флоре зависит не только от зонального положения исследуемого района, но и от широты, и поэтому в одинаковых зональных подразделениях европейского и центральносибирского секторов оно различно. В южных тундрах Большеземельской тундры бореальных видов и относительно, и абсолютно больше, чем на Таймыре, благодаря тому что там южные тундры располагаются на широте 71–72° (в европейском и чукотском секторах на этих широтах находится подзона арктических тундр). На такую закономерность впервые указали С. С. Шварц (1963) и Ю. И. Чернов (1975).

Поведение видов с арктическим и арктоальпийским распространением в южных тундрах Таймыра (в частности, в окрестностях пос. Кресты), их обилие, характер распределения, высокий процент в группе среднеактивных видов указывают на перестройки, происходящие при продвижении к северу в подзону типичных тундр.

Ведущими семействами в сложении растительного покрова (по доминированию, встречаемости, обилию видов) оказываются *Betulaceae*, *Vacciniaceae*, *Ericaceae*, *Cyperaceae*, *Salicaceae*. Среди них только два последних входят в 10 ведущих (по числу видов) семейств. Представители же остальных многовидовых семейств в целом играют относительно незначительную роль в сложении растительного покрова.

Из 9 наиболее богатых видами родов в состав 3 групп с высокой активностью входят представители родов *Carex* (*C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *C. chordorrhiza*), *Salix* (*S. reptans*, *S. pulchra*, *S. lanata*, *S. polaris*, *S. nummularia*, *S. myrtilloides*), *Pedicularis* (*P. capitata*, *P. sudetica*), *Poa* (*P. alpigena*), *Eriophorum* (*E. angustifolium*, *E. vaginatum*, *E. scheuchzeri*), *Minuartia* (*M. macrocarpa*). В двух многовидовых родах *Ranunculus* и *Draba* активных видов нет.

Оба особоактивных вида *Betula nana* и *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* принадлежат к маловидовым родам. То же относится к высокоактивным видам.

Долготные элементы во флоре окрестностей пос. Кресты распределяются следующим образом (в скобках — % от общего числа видов) :

	Число видов
Циркумполярные	109 (45.2)
— Евразийские	48 (20.0)
— Азиатские	59 (24.5)
— Восточносибирские	9 (3.7)
— Восточноевропейско-сибирские	13 (5.4)
— Западносибирско-европейские	3 (1.2)

Наибольшее число видов имеет циркумполярное распространение (45.2%), что характерно для флор тундровой зоны вообще, и Таймыра в частности. Так, во флоре Тареев эта группа составляет 43.6% (Полозова, Тихомиров, 1971), Ары-Маса — 50.6% (Варгина, 1978). Близким числом видов представлены азиатская и евразийская группа (59 и 48), заметно меньше видов, заходящих за Урал в европейскую часть (13), и восточносибирских (9). Только 3 вида с основным европейским ареалом заходят в Сибирь. Среди циркумполярных преобладают виды арктической группы — их больше половины (57.8%), среди евразийских — всего одна треть (33.3%). Среди восточносибирских и восточноевропейско-сибирских видов нет ни одного бореального, а среди западносибирско-европейских нет арктических (табл. 3). Наиболее активны в ландшафте виды с циркумполярным и евразийским распространением. Из 53 наиболее активных на их долю приходится 40; только 2 активных вида заходят из Сибири за Урал (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и *Saxifraga nelsoniana*); только 2 имеют европейско-западносибирский ареал, но зато это *Betula nana* (особоактивный) и *Salix lanata* (высокоактивный вид). Довольно слабо в группе наиболее активных видов представлены азиатские (9) и, особенно, восточносибирские (только *Pedicularis capitata*) (табл. 4).

Такая картина подтверждает в целом сибирский характер флоры, что следует уже из общего соотношения долготных элементов, но указывает на некоторую его переходность. Район окрестностей пос. Кресты по флористическому районированию входит

Таблица 3

Соотношение широтных и долготных географических групп

Широтная группа	Долготная группа						В целом во флоре
	циркум-полярная	американо-евразийская	азиатская	восточно-сибирско-американская	восточно-европейско-сибирская	западнo-сибирско-европейская	
Арктическая:	63	16	28	5	10	—	122
собственно арктическая	4	—	6	1	1	—	12
метаарктическая	24	7	13	3	7	—	54
арктоальпийская	35	9	9	1	2	—	56
Гипоарктическая	21	16	20	4	3	2	66
Бореальная	25	16	11	—	—	1	53
В целом во флоре	109	48	59	9	13	3	241

Примечание. Прочерк — отсутствие вида.

Таблица 4

Распределение видов различных долготно-географических групп по ступеням активности

Долготная группа	Степень активности					Всего видов
	I	II	III	IV	V	
Циркумполярная	1 (0.4)	5 (2.1)	20 (8.3)	32 (13.3)	51 (21.2)	109 (45.3)
Американо-евразийская	—	3 (1.2)	10 (4.2)	17 (7.1)	18 (7.5)	48 (20.0)
Азиатская	—	2 (0.8)	7 (2.9)	18 (7.5)	32 (13.3)	59 (24.5)
Американо-восточно-сибирская	—	—	1 (0.4)	1 (0.4)	7 (2.9)	9 (3.7)
Восточноевропейско-сибирская	—	1 (0.4)	1 (0.4)	3 (1.2)	8 (3.3)	13 (5.3)
Западнo-сибирско-европейская	1 (0.4)	1 (0.4)	—	—	1 (0.4)	3 (1.2)
Всего во флоре	2 (0.8)	12 (4.9)	39 (16.2)	71 (29.5)	117 (48.6)	241 (100.0)

в Таймырскую подпровинцию Восточно-Сибирской провинции (Юрцев и др., 1978). Во флоре пос. Кресты есть неэндемичный дифференциальный вид этой подпровинции *Claytonia joanneana*, а также ряд кодифференциальных видов, имеющих на Таймыре или восточную границу распространения (в пределах тундровой зоны) — *Poa alpina*, *Dryas octopetala*, *Pedicularis dasyantha*, *Trollius asiaticus*, *Cardamine macrophylla*, или западную — *Deschampsia sukatschewii*, *Rumex sibiricus*, *Gastrolychnis angustiflora* ssp. *tenella*, *Draba pilosa*, *D. parvisiliquosa*, *Pedicularis capitata*, *Lagotis minor*.

Богатство флоры зависит от ряда факторов, одним из которых является разнообразие экотопов и степень их повторяемости в ландшафте. Район окрестностей пос. Кресты вполне типичен для равнинных территорий тундровой зоны на Таймыре. Здесь хорошо выражен плакорный тип местности: есть большие пространства водоразделов с протяженными горизонтальными или слабонаклоненными поверхностями с суглинистыми почвами, относительно хорошо дренированными, со средним по мощности снежным покровом зимой. Имеются различного рода депрессии — озерные и болотные; есть небольшие речки со слабо развитыми долинами, распадки со снежниками, береговые яры южной ориентации, выходы коренных пород (алевролитов) и песков. Все эти элементы ландшафта очень характерны для Таймыра, их повторяемость в данном районе также в пределах средних величин. Отличительной чертой, необязательной для ландшафтов зоны в целом, является большая река, текущая с юга на север, с хорошо выраженной долиной. В районе отсутствуют выходы карбонатных пород.

При выявлении конкретной флоры, кроме общего аннотированного списка, были составлены списки парциальных флор (Юрцев, 1975; Юрцев, Семкин, 1980), т. е. списки для всех экологически своеобразных типов урочищ. В результате сравнения этих

списков были выявлены виды, специфичные для каждого типа урочищ, т. е. встречающиеся только на них, что позволило оценить роль каждого из перечисленных выше элементов ландшафта в обогащении флоры.

Ниже перечислены виды, которые были найдены только в одном типе элемента ландшафта и не встречались в других.

На водоразделах с суглинистыми почвами: *Larix sibirica*, *Eriophorum callitrix*, *Carex fuscidula*, *Draba alpina*, *Carex glacialis*, *Pinguicula villosa*, *Deschampsia borealis*, *Epilobium dauricum*, *Juncus triglumis*.

На щебнистых выходах: *Senecio tundricola*, *Eritrichium sericium* ssp. *arctisibiricum*, *Dryas octopetala*, *Potentilla nivea*, *Carex misandra*.

В заболоченных депрессиях (в мочажинах): *Carex chordorrhiza*, *C. rotundata*, *C. rariflora*, *Hierochloë pauciflora*, *Salix myrtilloides*, *Pedicularis pennellii*, *Callitriche palustris*, *Oxycoccus microcarpus*, *Ranunculus pallasii*, *Batrachium trichophyllum* ssp. *lutulentum*.

В долинах маленьких речек: *Saussurea parviflora*, *Delphinium elatum* ssp. *elatum*, *Cerastium macrophylla*, *Geranium albiflorum*, *Ranunculus monophyllus*, *Viola biflora*, *V. epipsiloides*, *Veronica longifolia*, *Thalictrum alpinum*, *Potentilla gelida*.

В распадках: *Taraxacum arcticum*, *Lycopodium pungens*, *Salix phylicifolia*, *Phippsia algida*, *Ph. concinna*, *Ranunculus sulphureus*, *R. pygmaeus*, *R. nivalis*, *R. affinis*, *Minuartia biflora*, *Saxifraga tenuis*, *S. hyperborea*.

В долине р. Пясины: в заливаемой части поймы — *Phlojodicarpus villosus*, *Carex saxatilis* ssp. *laxa*, *C. juncella*, *Poa sublanata*, *Chamaenerion latifolium*, *Roegneria subfibrosa*, *Rumex sibiricus*, *Astragalus oroboides*, *Deschampsia obensis*, *Rumex aquaticus* ssp. *protractus*, *Equisetum fluviatile*, *E. variegatum*, *E. scirpoides*, *Ranunculus repens*, *Stellaria crassifolia*, *Juncus arcticus*; на ярах — *Papaver angustifolium*, *Bromus pumpellianus*, *Draba parvisiliquosa*, *Stellaria peduncularis*, *Minuartia verna*; на отмели и на ярах — *Descurainia sophioides*, *Artemisia borealis*, *Corallorrhiza trifida*.

На выходах песка: *Castilleja rubra*, *Oxytropis arctica* ssp. *taimyrensis*, *Papaver pulvinatum*.

На территории поселка: *Ribes acidum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Puccinellia sibirica*, *Rorippa palustris*, *Sagina nodosa*, *Eriophorum brachyantherum*, *Salix glauca*.

В целом анализ характера распределения видов и их приуроченности к разным типам местообитаний показывает, что, с одной стороны, в подзоне южных тундр Таймыра довольно сильно выражена биотопическая привязанность видов: примерно 40% флоры представлено стенотопными видами; с другой — что большую роль играют интразональные элементы ландшафта, которые заметно обогащают флору за счет проникновения по ним как более южных элементов (бореальных и гипоарктических), так и более северных — настоящих эвартков. Это явление — обратное тому, которое мы отмечали для подзоны арктических тундр, где преобладают гемизвритопные и эвритопные виды, а число стенотопных очень ограничено (Чернов, Матвеева, 1979).

Л и т е р а т у р а

- А в р а м ч и к М. Н. Геоботаническая и пастбищная характеристика района реки Дудыпты. — Тр. Аркт. ин-та, 1937, т. 64, с. 47–81.
- А р к т и ч е с к а я ф л о р а С С С Р. Вып. I–IX. Л., 1960–1984.
- В а р г и н а Н. Е. Флора сосудистых растений. — В кн.: Ары-Мас: Природные условия, флора, растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978, с. 65–86.
- В и н о г р а д о в а А. Н. Геоботанический очерк оленьих пастбищ района реки Пясины. — Тр. Аркт. ин-та, 1937, т. 63, с. 5–45.
- М а т в е е в а Н. В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979, с. 78–109.
- М а т в е е в а Н. В., Чернов Ю. И. Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. — Ботан. журн., 1977, т. 62, № 6, с. 938–953; 1978, т. 63, № 3, с. 313–325.
- П о л о з о в а Т. Г., Т и х о м и р о в Б. А. Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тарей, западный Таймыр). — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 161–183.
- Р е б р и с т а я О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.
- С е р е б р я к о в И. Г. Материалы к флоре долины реки Пясины. — Учен. зап. Москов. пед. ин-та им. В. П. Потемкина, 1960, т. 57, с. 147–198.
- Т о л м а ч е в А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. — Тр. Полярной комиссии АН СССР, Л., 1932, вып. 8, с. 1–126.

- Флора СССР. Т. XXIII—XXVII. М.; Л., 1958—1962.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979, с. 166—200.
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.
- Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. — Ботан. журн., 1975, т. 60, № 1, с. 69—83.
- Юрцев Б. А. О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор. — В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977, с. 124—138.
- Юрцев Б. А., Ребристая О. В., Толмачев А. И. Флористическое ограничение и разграничение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л., 1978, с. 9—104.
- Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов. — Ботан. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие. Свердловск, 1963. 131 с.

Л. Л. Кузьмин

СВОБОДНОЖИВУЩИЕ НЕМАТОДЫ В ПОДЗОНЕ ЮЖНЫХ ТУНДР ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА

(Владимирский государственный педагогический институт)

В августе 1977 г. в окрестностях пос. Кресты изучались свободноживущие нематоды основных элементов ландшафтного профиля. Обследованы ерничково-осоково-моховые пятнистые и осоково-кустарничково-ерничково-моховые мелкобугорковые тундры и ольшаники на плакорах, кустарничково-дриадовые группировки и разнотравно-злаковые луговины на склонах, а также плоскобугристые болота.

Сбор нематод проводился вороночным методом с использованием латунных сит и молочного (ватного) фильтра, экспозиция 24 ч. Во всех местообитаниях отбирались 2-граммовые пробы в 5-кратной повторности. Животных фиксировали 4%-ным формалином и изучали на временных препаратах. До вида определялись половозрелые особи. При расчетах обилия на единицу площади учитывался объемный вес субстрата.

В основу статьи положен материал из пятнистой тундры, плоскобугристого болота и разнотравно-злаковой луговины, где было взято 103 пробы. Для других сообществ приводятся лишь суммарные значения численности.

К настоящему времени в районе исследований в соответствии с системой, принятой нами ранее (Кузьмин, 1973), зарегистрировано 69 видов нематод, относящихся к 45 родам, 25 семействам, 9 отрядам. Семнадцать видов — *Alaimus proximus*, *A. striatus*, *Aphelenchoides saprophilus*, *Aulolaimus oxucephalus*, *Enchodelus parateres*, *E. parvus*, *Eudorylaimus acutus*, *Laimidorus agilis*, *L. dadayi*, *Lelénchus discrepans*, *L. leptosoma*, *Plectus minor*, *Tetylenchus joctus*, *Tobrillus steineri*, *Tripyla filicauda*, *Tylenchorhynchus arcticus*, *T. nanus* — обнаружены в тундровой зоне Таймыра впервые. В 9 случаях не удалось установить видовую принадлежность нематод из родов *Aphelenchoides*, *Aporcelaimellus*, *Cervidellus*, *Eudorylaimus*, *Filenchus*, *Tylenchus*, *Nothotylenchys*, *Prionchulus*, *Trichodorus*, среди которых, по-видимому, имеются новые для науки виды.

По числу видов и обилию первенствует род *Plectus* (7 видов, 14.9% от всех собранных животных), к роду *Eudorylaimus* принадлежит 13.9% особей, к роду *Filenchus* — 7.7%. Среди семейств самые многочисленны *Tylenchidae*, *Plectidae*, *Qudsianematidae*, *Teratocephalidae*. Примерно четверть всех особей относится к отряду *Dorylaimida*, 22.9% — к *Tylenchida*, 21.8% — к *Araeolaimida*, 10.4% — к *Teratocephalida*, 8.3% — к *Enoplida*.

В аналогических биотопах подзоны типичных тундр Таймыра (в пятнистой тундре, на полигональном болоте и разнотравно-злаковой луговине) нами было обнаружено 129 видов круглых червей (Кузьмин, 1973). Несмотря на это, говорить о фаунистической бедности группировок нематод в южных тундрах преждевременно, поскольку в них взято в 4 раза меньше проб.

Ранее высказывалось мнение, что фаунистически животное население южных тундр резко отличается от животного населения северных подзон тундровой зоны и близко к таковому лесотундры и северных редколесий (Чернов, 1978). В связи с этим мы сравнили относительное обилие массовых семейств в пятнистых тундрах подзон южных и типичных тундр, таежном редколесье Северо-Востока СССР (Кузьмин, 1979) и ельнике Подмосквья (Новикова, 1970). Оказалось, что в подзоне типичных тундр доминирует *Plectidae*, а в трех других районах — *Tylenchidae*. Заметим, что эти семейства относятся

Таблица 1

Количественные характеристики группировок нематод в некоторых местообитаниях подзоны южных тундр

Показатель	Пятнистая тундра			Плоско-бугристое болото	Разнотравно-злаковая луговина
	зарастающее пятно	валик	ложбинка		
Всего видов	10	16	31	22	28
Всего родов	13	18	25	49	27
Численность, тыс. экз./м ²	1269	4426	8115	1725	8676
Масса, мг/м ²	558	1593	4869	983	2800
Потенциальная интенсивность потребления кислорода, мм ³ /(м ² ·ч)	2455	4302	11199	1762	7280

к разным подклассам, а их представители входят в состав разных трофических групп. Относительное обилие Tylenchidae уменьшается от южных к северным районам: в ельнике — 41,8%, в таежном редколесье — 36,0%, в южных тундрах — 29,5%, в типичных тундрах — 15,0% от общего числа видов. Однако различия между ельником и южными тундрами меньше, чем между южными и типичными тундрами. Относительное обилие другого массового семейства — Teratosephalidae — с юга на север, напротив, увеличивается, а большее сходство обнаруживают южные и типичные тундры. Таким образом, группировки нематод в южных тундрах по крайней мере на уровне семейств обнаруживают некоторую зональную двойственность.

В соответствии с принятой экологической (трофической) системой (Кузьмин, 1978) нематоды в изученных местообитаниях подзоны южных тундр относятся к 5 группам. Микробофаги составляют 50,3% найденных особей, паразиты высших растений — 22,7%, политрофы — 22,0%, хищники — 3,8%, микофаги — 1,2%. В подзоне типичных тундр наблюдалась сходная картина, с той лишь разницей, что количество политрофов несколько превосходило число паразитов. Как и в подзоне типичных тундр, обилие паразитов выше в тех сообществах, где богаче представлены злаки и разнотравье. Политрофы многочисленнее на участках с мощной моховой дерниной и высокой степенью увлажнения. Весьма характерной чертой экологического состава группировок нематод не только в южных тундрах, но и вообще в северных районах, следует считать малочисленность микофагов. В полярных пустынях (Чернов и др., 1979), типичных тундрах (Кузьмин, 1976), таежном редколесье (Кузьмин, 1979), на остепненных участках северо-восточной Якутии (Кузьмин, 1977) и даже в елово-пихтовом лесу Тюменской области (Новикова и др., 1975) обилие микофагов не превышало 5% от общей численности нематод. В более южных районах доля этой экогруппы выше: в ельнике Подмосковья около 7%, а в дубраве — около 14% (Новикова, 1970).

Вертикальное распределение нематод в почвах подзоны южных тундр, так же как и в подзоне типичных тундр, характеризуется концентрацией этих животных в поверхностном слое, включающем живой растительный покров и торфянистый горизонт. На глубине 10–15 см в минеральном грунте численность круглых червей резко падает, хотя отдельные ее подъемы могут наблюдаться и в более глубоких слоях. В целом можно сказать, что в южных тундрах степень заселенности нематодами глубоких горизонтов несколько выше. Так, на разнотравно-злаковой луговине в подзоне типичных тундр на глубине более 30 см обилие нематод не превышало 6 экз./см³. В аналогичном местообитании в южных тундрах на отметках 35, 40, 45, 55 и 60 см численность круглых червей в 1,5 раза выше. В кустарничково-дриадовых группировках (южные тундры) на глубине 10 см численность нематод в 10 раз превосходит аналогичный показатель разнотравно-дриадовых сообществ (типичные тундры). В районе исследований в 2/3 изученных местообитаний нематоды встречены по всему профилю почвы вплоть до мерзлых грунтов. Максимальная глубина проникновения круглых червей отмечена на луговине (94 см) и в кустарничково-дриадовых группировках (91 см).

Суммарные величины численности, биомассы и потенциальной (рассчитанной) интенсивности метаболизма в районе исследований варьируют (табл. 1). Однако диапазоны варьирования в южных тундрах уже, чем в типичных. Так, если соответствующие

Таблица 2

Коэффициенты сходства видового состава нематод изученных сообществ

Местообитание	Ложбинка	Валик	Луговина	Депрессия плоскобугристого болота	Зарастающее пятно
Ложбинка	—	19.3	9.5	7.6	12.9
Валик	23.7	—	5.7	9.2	2.0
Луговина	18.0	12.8	—	6.9	8.3
Депрессия плоскобугристого болота	17.7	15.1	11.1	—	4.3
Зарастающее пятно	17.1	8.3	8.6	6.6	—
Сумма коэффициентов	<u>75.9</u> 49.3	<u>59.5</u> 36.2	<u>50.5</u> 30.4	<u>50.5</u> 28.0	<u>40.6</u> 27.5

Примечание: Слева от диагонали коэффициенты Жаккара, справа — по обилию видов (Чернов, 1971). Над чертой — коэффициенты Жаккара, под чертой — по обилию видов.

показатели обилия в подзоне южных тундр отличаются друг от друга максимум в 10 раз, то в подзоне типичных тундр различные группировки нематод по плотности разнятся в 100, а по массе — почти в 250 раз. Эти факты, очевидно, говорят о меньшем контрасте среды в южных тундрах.

В районе исследований численность круглых червей наиболее высока в западине кустарниково-кустарничково-мохового ольшаника (13 409 000 экз./м²). На наш взгляд, это связано с образованием в пониженных элементах микрорельефа этого выдела довольно мощной подстилки, весьма благоприятной для развития нематод. Отметим также высокое обилие круглых червей на возвышенных элементах рельефа плоскобугристого болота (12 070 000 экз./м²) и в кустарничково-дриадовых группировках (9 617 000 экз./м²). В осоково-кустарничково-ерничково-моховых мелкобугорковых тундрах численность нематод не превышала 2 500 000 экз./м².

Среди сообществ, в которых определялся видовой состав нематод, наиболее богатыми оказались ложбинки пятнистой тундры и равнозлаковая луговина. Однако если в ложбинке практически все животные сконцентрированы в живой и оторфованной моховой дернине, то в луговине они распределены по вертикальному профилю сравнительно более равномерно. Это обстоятельство свидетельствует о том, что моховая дернина в условиях тундры является, как правило, благоприятной средой для круглых червей.

Низкая численность и масса нематод на зарастающих пятнах связана, по-видимому, с бедностью флористического состава и малой мощностью растительного покрова. Это, в частности, подтверждает и вертикальное распределение животных: в поверхностном 1-сантиметровом слое численность нематод около 55 экз./см³, а на глубине 3 см — 0.8 экз./см³.

Видовой состав нематод в изученных сообществах довольно специфичен, что подтверждают данные табл. 2.

Наиболее близок видовой состав нематод ложбинки и валика — сопряженных территориально моховых сообществ. В то же время минимальное сходство отмечено для валика и зарастающего пятна, также сопряженных, но существенно отличающихся характером растительного покрова. Это указывает на определяющее значение конкретной экологической обстановки. Вообще же ложбинка, по-видимому, экологически более „емкое” местообитание. На это указывают суммы приведенных в таблице коэффициентов, а также суммы коэффициентов Вайнштейна (показатель „биоценологического” сходства). Так, максимальное значение сумм коэффициентов Вайнштейна наблюдается в ложбинке (9.8), а минимальное (3.4) — на зарастающем пятне. Интересно, что сравнение с помощью тех же коэффициентов группировок нематод аналогичных местообитаний в подзоне типичных тундр дает сходную картину: максимальная сумма отмечена для ложбинки пятнистой тундры (хотя по числу видов ложбинка заметно уступала луговине). Еще одним подтверждением благоприятных для нематод условий в ложбинке может служить такой факт. В южных тундрах в ряду ложбинка—валик—зарастающее

пятно усиливается степень доминирования отдельных видов. Если в ложбинке 9.3% особей приходится на *Lelenchus leptosoma*, то на валике относительное обилие доминанта *L. descrepans* составляет уже 26.8%, а на зарастающем пятне численность доминанта *Rhabdolaimus terrestris* и того выше — 45.7%. Сходная картина наблюдается и на уровне надвидовых таксонов: в ложбинке к доминирующему семейству (*Tylenchidae*) относится 26% особей, на валике (*Tylenchidae*) — 39.2%, на зарастающем пятне (*Leptolaimidae*) — 39.6%.

Учитывая, что в изученных сообществах взято практически равное число проб и что относительное обилие взрослых особей находилось почти везде на уровне 35% (на зарастающем пятне — 70%), можно говорить о богатстве группировок нематод ложбинки пятнистой тундры.

Сравнивая материал из разных подзон тундровой зоны, можно видеть, как меняется видовой состав нематод в аналогичных сообществах, и оценить степень эколого-географического влияния на конкретные фауны.

Сопоставив попарно группировки круглых червей соответствующих местообитаний, мы обнаружили, что они наиболее близки в мочажине полигонального болота и депрессии плоскобугристого болота (коэффициент Жаккара — 21.9; коэффициент по обилию видов — 16.2; коэффициент Вайнштейна — 3.5), а также в моховых ложбинках пятнистых тундр обеих подзон (20.6, 15.5 и 3.2 соответственно). Минимальное сходство обнаруживают группировки нематод на зарастающих пятнах и в луговинах.

Как можно видеть в моховых сообществах (болотах и ложбинках) смежных подзон сохраняются несколько более стабильные условия. На зарастающих пятнах в силу особенностей растительного покрова даже в одной подзоне интенсивность экологических факторов, по-видимому, варьирует в широких пределах, а различие группировок нематод луговин обусловлено, возможно, тем, что в подзоне южных тундр это сообщество отличается заметным участием в нем кустарников (Чернов, Матвеева, 1979).

Полученные данные позволяют предположить, что в южных тундрах западного Таймыра формируются группировки нематод, характеризующиеся значительным экологическим и систематическим разнообразием, высокими величинами обилия. По некоторым показателям комплексы круглых червей в южных тундрах близки сообществам нематод лесной полосы.

Литература

- Кузьмин Л. Л. Фауна свободноживущих нематод западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2, с. 139–147.
- (Кузьмин Л. Л.) Kuzmin L. L. Free-living nematodes in the tundra of Western Taimyr. — *Oikos*, 1976, bd 27, s. 501–505.
- Кузьмин Л. Л. Население свободноживущих нематод остепненных участков субарктического района северо-восточной Якутии. — *Экология*, 1977, № 4, с. 51–54.
- Кузьмин Л. Л. Экология свободноживущих нематод подзоны типичных тундр западного Таймыра. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978, с. 228–244.
- Кузьмин Л. Л. О почвообитающих нематодах и энхитреидах окрестностей Магадана. — В кн.: Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании. Ставрополь, 1979, т. 1, с. 96–97.
- Новикова С. И. Фауна и распределение *Nematoda* в лесной подстилке. — *Зоол. журн.*, 1970, т. 49, № 11, с. 1624–1631.
- Новикова С. И., Юлташева М. З., Гушина Л. Н. Фауна свободноживущих нематод некоторых участков пихтово-елового леса. — В кн.: Экология животных и фаунистика Тюменской области. Тюмень, 1975, с. 39–45.
- Чернов Ю. И. О некоторых индексах, используемых при анализе структуры животного населения суши. — *Зоол. журн.*, 1971, т. 50, № 7, с. 1079–1093.
- Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979, с. 166–200.
- Чернов Ю. И., Стриганова Б. Р., Ананьева С. И., Кузьмин Л. Л. Животный мир полярной пустыни мыса Челюскин. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979, с. 35–49.

Т. Г. Полозова

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ПОДЗОНЫ ЮЖНЫХ ТУНДР НА ТАЙМЫРЕ

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

Важнейший признак растительности подзоны южных (кустарниковых) тундр — доминирование на плакорах гемипростратных аэроксильных кустарников, главным образом *Betula nana*, в меньшей мере — ив *Salix lanata*, *S. pulchra*, *S. reptans* (Александрова, 1977; Чернов, Матвеева, 1979; Грибова, 1980).

Низкорослость кустарников этой подзоны по сравнению с бореальными кустарниками, объясняется, во-первых, низкими приростами их скелетных осей как в высоту, так и по диаметру, во-вторых, постоянным полеганием и укоренением надземных ветвей, что отчасти является также следствием малых приростов в толщину (Полозова, 1966; Колищук, 1968). Глубина погружения стволиков в моховой покров колеблется от нескольких до 20—25 см; стволики нарастают в надземной части; старые их участки, погруженные в торфянистый горизонт, постепенно отмирают, причем отмирание в подземной части преобладает над отмиранием в надземной (у прямостоячих геоксильных кустарников лесной зоны, наоборот, отмирают целиком надземные скелетные оси). Скелетные ветви гемипростратных гипоарктических кустарников достигают значительного возраста (несколько десятков лет), сравнимого с возрастом деревьев, и довольно большой длины (до 2.5 м), но высота надземных ветвей из-за полегания удерживается на уровне 25—80 см в зависимости от возраста и экологических условий.

Способность к полеганию имеет большое экологическое и ценотическое значение: 1) позволяет кустарнику использовать более благоприятные тепловые условия приземного слоя воздуха; 2) способствует лучшему укрытию надземных ветвей снегом (они почти полностью уходят под снег); 3) помогает разрастанию клонов кустарника и захвату ими большой площади; 4) благоприятствует вегетативному возобновлению и размножению, что является важным условием устойчивости кустарника на занимаемых им местообитаниях. Таким образом, способность к полеганию дает кустарникам большое экологическое преимущество в данных условиях в сравнении с древесной жизненной формой, менее пластичной, более жестко детерминированной.

Для гемипростратных кустарников характерна придаточная корневая система, причем корни располагаются горизонтально в органогенном горизонте почвы, почти совсем не проникая в ее минеральную часть. Это способствует накоплению в верхнем почвенном горизонте большого количества древесного опада (ветвей и корней), который обогащает почву зольными элементами.

Другой жизненной формой, во многих чертах сходной с гемипростратными кустарниками, являются гемипростратные аэроксильные кустарнички (Солоневич, 1970) К ним относятся такие доминанты и содоминанты кустарничкового яруса, как *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Cassiope tetragona*, *Empetrum subholarcticum*, обладающие широкой экологической амплитудой. Несмотря на ряд существенных отличий (вечнозеленость части видов, микрофильность, способность долго сохранять стержневой корень, в особенности на более сухих и рыхлых грунтах), в общих чертах эта жизненная форма представляет собой уменьшенную модель гемипростратных аэроксильных кустарников: меньше приросты, толщина скелетных ветвей,



Рис. 1. Стланиковая форма сибирской лиственницы *Larix sibirica* на вершине водораздельного увала.

общая высота (5–20 см), поэтому гемипростратные кустарнички выходят и на более малоснежные экотопы – вершины холмов, обнажения коренных пород, береговые обрывы. Сходную с кустарничками роль гемипростратные кустарнички играют и в подземной структуре фитоценозов южной тундры.

Заметное участие в растительном покрове южных тундр принимают и кустарнички со специализированными горизонтальными подземными корневищами (гипогеогенно-корневищные) – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Salix polaris*, в особенности первый вид. Они напоминают гемипростратные кустарнички, но подземные ветви тоньше, а покров, образованный ими, более подвижен благодаря интенсивному ветвлению корневищ и менее долговечным надземным побегам (их возраст – от 2 до 5 лет).

Состав и соотношение жизненных форм в конкретных флорах (биоморфологические спектры конкретных флор) отражают специфику подзональной дифференциации растительного покрова Арктики (Тихомиров, 1962; Серебряков, 1965; Юрцев, 1976; Полозова, 1979, 1981).

Флора сосудистых растений окрестностей пос. Кресты, где проводились исследования, насчитывает 241 вид.¹ Принадлежность каждого из этих видов к основным жизненным формам дана в табл. 1. Особенностью биоморфологического спектра этой флоры, отражающего в основных чертах спектр южнотундровой подзоны в данном секторе Арктики, является большое участие деревянистых растений – кустарников, кустарничков и даже одного вида деревьев (рис. 1) – около 12% видов, тогда как в подзоне типичных тундр (пос. Тарей) их 7.3% (Полозова, 1978); при этом обеднение видового состава кустарников с юга на север выражено резко (из 10 видов остается 4), чем кустарничков (из 18 видов остается 13). В Крестах есть 2 вида прямостоячих геоксильных кустарников (*Alnaster fruticosus* и *Ribes acidum*²), более характерных для лесной зоны (рис. 2). Другой особенностью этого спектра является примерно одинаковое участие трех основных групп поликарпических трав – стержнекорневых, длиннокорневищных, короткокорневищных (22–24%). В подзоне типичных тундр наблюдается небольшое увеличение доли стержнекорневых и уменьшение короткокорневищных при еще довольно стабильном участии длиннокорневищных (далее к северу в подзоне арктических тундр наметившееся неравновесие будет усиливаться за счет резкого уменьшения доли длиннокорневищных во флоре). В южных тундрах очень мало подушковидных трав.

¹ В настоящей работе учтено 238 видов, так как окончательное уточнение списка произошло уже после сдачи рукописи в печать.

² Встречен один раз рядом с поселком; возможно, заносный.

Таблица 1

Распределение видов сосудистых растений флоры окрестностей пос. Кресты по жизненным формам¹

Жизненная форма	Виды ²
Деревья	<i>Larix sibirica</i>
Кустарники:	
гемипростратные аэроксилные	<i>Salix reptans, S. glauca, S. hastata, S. phylicifolia, S. pulchra,</i>
прямостоячие геоксилные	<i>S. lanata, Betula nana</i>
	<i>Alnaster fruticosus, Ribes acidum</i>
Кустарнички:	
простратные аэроксилные	<i>Salix reticulata, S. nummularia, S. arctica, Dryas octopetala,</i>
	<i>D. punctata, Oxycoccus microcarpus, Arctous alpina, Thymus re-</i>
простратные геоксилные	<i>verdattoanus</i>
гемипростратные аэроксилные	<i>Salix polaris</i>
	<i>Salix myrtilloides, Empetrum subholarcticum, Ledum de-</i>
гемипростратные геоксилные	<i>cumbens, Cassiope tetragona, Vaccinium uliginosum ssp. micro-</i>
прямостоячие геоксилные	<i>phyllum</i>
	<i>Andromeda polifolia ssp. pumila</i>
	<i>Pyrola grandiflora, Orthilia obtusata, Vaccinium vitis-idaea</i>
	<i>ssp. minus</i>
Поликарипические травы	
Стержнекорневые:	
многоглавые	<i>Arenaria stenophylla, Silene paucifolia, Gastrolychnis angu-</i>
	<i>stiflora ssp. tenella, Papaver lapponicum, P. angustifolium, P. pulvi-</i>
	<i>natum, Cardamine bellidifolia, Draba alpina, D. glacialis, D. parvisi-</i>
	<i>liquosa, D. hirta, Potentilla gelida, P. nivea, Sanguisorba officinalis,</i>
	<i>Astragalus oroboides, Oxytropis arctica, Pachypleurum alpinum,</i>
	<i>Phlojodicarpus villosus, Armeria maritima, Castilleja rubra, Pedicu-</i>
	<i>laris amoena, Campanula langsdorffiana, Artemisia borealis, Taraxa-</i>
	<i>cium ceratophorum</i>
одноглавые или малоглавые	<i>Claytonia joanneana, Sagina nodosa, S. intermedia, Gastro-</i>
	<i>lychnis affinis, G. apetala, Rorippa palustris, Potentilla stipularis,</i>
	<i>Pedicularis labradorica, P. verticillata, P. hirsuta, P. dasyantha,</i>
	<i>P. oederi, Taraxacum macilentum, T. taimyrense</i>
подушковидные	<i>Minuartia verna, M. rubella, Eritrichium sericeum ssp. arctisi-</i>
	<i>biricum</i>
стелющиеся	<i>Cerastium jenisejense, C. regelii, C. beeringianum ssp. beerin-</i>
	<i>gianum, Minuartia macrocarpa, M. arctica, M. biflora, Dianthus rep-</i>
	<i>ens, Draba pilosa, Saxifraga spinulosa, Oxytropis nigrescens</i>
Корнеотпрысковые	<i>Rumex graminifolius, Arabis septentrionalis, Parrya nudicaulis</i>
Длиннокорневищно-стержне-	<i>Oxyria digyna, Rumex sibiricus, Polygonum laxmannii, Stel-</i>
корневые	<i>laria peduncularis, S. ciliatosepala, S. crassipes, S. crassifolia, Hedy-</i>
	<i>sarum arcticum</i>
Длиннокорневищные:	
образующие парциальные	<i>Equisetum variegatum, E. scirpoides, Alopecurus alpinus,</i>
кусты	<i>Arctagrostis arundinacea, Calamagrostis holmii, C. neglecta ssp. neg-</i>
	<i>lecta, Poa arctica, P. sublanata, P. alpigena ssp. alpigena, P. alpigena</i>
	<i>ssp. colpodea, Festuca rubra, F. cryophila, Bromus pumpellianus,</i>
	<i>Eriophorum russeolum, Carex chordorrhiza, C. stans, C. ensifolia</i>
	<i>ssp. arctisibirica, C. rariflora, C. vaginata, C. rotundata, Rubus cha-</i>
	<i>maemorus, Astragalus frigidus, A. subpolaris, Chamaenerion latifol-</i>
	<i>ium, Galium boreale</i>
не образующие парциальных	<i>Equisetum fluviatile, E. arvense ssp. boreale, Sparganium hy-</i>
кустов	<i>perboreum, Hierochloë pauciflora, Arctagrostis latifolia, Dupontia</i>
	<i>fisheri, Arctophila fulva, Eriophorum angustifolium, E. scheuchzeri,</i>
	<i>Juncus castaneus, Cerastium maximum, Thalictrum alpinum, Carda-</i>
	<i>mine macrophylla, Saxifraga nelsoniana, Chamaenerion angustifol-</i>
	<i>ium, Hippuris vulgaris, Polemonium acutiflorum, P. boreale, Veron-</i>
	<i>ica longifolia, Pedicularis capitata, P. lapponica, Valeriana capitata,</i>
	<i>Pyrethrum bipinnatum, Artemisia tilesii, Nardosmia frigida, N. gmel-</i>
	<i>inii, Arnica iljinii, Saussurea parviflora</i>
Надземнopolзучие	<i>Lycopodium pungens, Caltha arctica, Batrachium trichophyl-</i>
	<i>lum ssp. lutulentum, Ranunculus pallasii, R. lapponicus, R. reptans,</i>
	<i>R. gmelinii, R. hyperboreus, Chrysosplenium alternifolium, Coma-</i>
	<i>rum palustre, Viola epipsiloides</i>
Столонообразующие	<i>Saxifraga cernua, Epilobium palustre</i>

Жизненная форма	Виды ²
Короткокорневищные: эпигеогеннокорневищные недернистые	<i>Veratrum lobelianum</i> , <i>Rumex arcticus</i> , <i>R. aquaticus</i> ssp. <i>protractus</i> , <i>Polygonum viviparum</i> , <i>P. bistorta</i> , <i>Trollius asiaticus</i> , <i>Delphinium elatum</i> , <i>Ranunculus pygmaeus</i> , <i>R. nivalis</i> , <i>R. sulphureus</i> , <i>R. affinis</i> , <i>R. borealis</i> , <i>Eutrema edwardsii</i> , <i>Cardamine pratensis</i> , <i>Rhodiola borealis</i> , <i>Saxifraga nivalis</i> , <i>S. tenuis</i> , <i>S. hieracifolia</i> , <i>S. foliolosa</i> , <i>Parnassia palustris</i> , <i>Geranium albiflorum</i> , <i>Viola biflora</i> , <i>Angelica decurrens</i> , <i>Lagotis minor</i> , <i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i> , <i>Pinguicula villosa</i> , <i>Tripleurospermum phaeocephalum</i> , <i>Senecio tundricola</i> , <i>S. congestus</i> , <i>Taraxacum arcticum</i>
эпи-гипогеогеннокорневищные дернистые	<i>Lycopodium selago</i> ssp. <i>arcticum</i> , <i>Ranunculus monophyllus</i> , <i>Saxifraga hirculus</i> , <i>S. hyperborea</i> , <i>Epilobium davuricum</i> , <i>Myosotis asiatica</i> , <i>Pedicularis sudetica</i> ssp. <i>interioroides</i> , <i>Erigeron eriocephalus</i> , <i>Antennaria villifera</i>
гипогеогеннокорневищные дернистые (однодольные)	<i>Hierochloë alpina</i> , <i>Trisetum subalpestre</i> , <i>T. spicatum</i> , <i>Koeleria asiatica</i> , <i>Poa tolmatchewii</i> , <i>P. glauca</i> , <i>Roegneria subfibrosa</i> , <i>Eriophorum callitrix</i> , <i>E. brachyantherum</i> , <i>Carex melanocarpa</i> , <i>C. glacialis</i> , <i>C. saxatilis</i> ssp. <i>laxa</i> , <i>Juncus biglumis</i> , <i>J. triglumis</i> , <i>J. arcticus</i> , <i>Luzula confusa</i> , <i>L. nivalis</i> , <i>Corallorrhiza trifida</i>
Плотнoderновинные	<i>Deschampsia glauca</i> , <i>D. sukatschewii</i> , <i>D. borealis</i> , <i>D. obensis</i> , <i>Trisetokoeleria taimyrica</i> , <i>Poa alpina</i> , <i>Phippsia algida</i> , <i>Ph. concinna</i> , <i>Puccinellia sibirica</i> , <i>Festuca brachyphylla</i> , <i>F. vivipara</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Carex tripartita</i> , <i>C. juncella</i> , <i>C. misandra</i> , <i>C. fuscidula</i> , <i>Tofieldia coccinea</i>
Луковичные	<i>Alium schoenoprasum</i> , <i>Lloydia serotina</i>
Монокарпические травы: многолетние однолетние	<i>Descurainia sophioides</i> , <i>Androsace septentrionalis</i> <i>Koenigia islandica</i> , <i>Callitriche palustris</i> , <i>Pedicularis pennellii</i>

¹ В целях установления наиболее общих ботанико-географических закономерностей мы намеренно не учитывали экологических и возрастных изменений жизненной формы: за основную жизненную форму принималась жизненная форма взрослых плодоносящих растений в наиболее типичных для данного вида эколого-ценотических условиях.

² Названия растений приводятся в соответствии с флористическим списком Л. Л. Занова и Н. В. Матвеевой в данном сборнике (с. 101–117).

У большинства травянистых растений размеры вегетативных надземных органов больше, чем в типичной тундре: это касается одних и тех же видов, и, кроме того, сюда добавляется целый ряд бореальных и гипоарктических видов крупных трав, например, *Gastrolychnis angustiflora* ssp. *tenella*, *Sanguisorba officinalis*, *Phlojodicarpus villosus*, *Polygonum laxmannii*, *Veronica longifolia*, *Veratrum lobelianum*, *Trollius asiaticus*, *Delphinium elatum*, *Geranium albiflorum*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Angelica decurrens*. У 40% видов трав в южной тундре высота генеративных побегов более 20 см. В подзоне типичных тундр такие травы составляют 20%. По типам однолетних надземных побегов травянистые растения южных тундр группируются следующим образом: безрозеточные — 60 видов (28.8%), полурозеточные — 105 видов (50.5%), розеточные — 43 вида (20.7%).

Чтобы интерпретировать выявленные тенденции в широтных изменениях биоморфологических спектров флор, сопоставим между собой спектры различных широтных географических элементов флоры. Каждая из 3 проанализированных групп (бореальная, гипоарктическая, арктическая) характеризуется своим набором и соотношением жизненных форм, отличным от такового во всей флоре (табл. 2).

Группа видов с бореальным типом распространения характеризуется большим, чем во всей флоре, участием кустарников (почти в 2 раза), длиннокорневищных трав, травянистых монокарпиков, меньшим участием стержнекорневых и плотнoderновинных трав. Гипоарктические виды отличаются повышенным участием кустарников, кустарничков, длиннокорневищных трав и пониженным участием стержнекорневых и короткокорневищных трав. Среди арктических видов по сравнению со всей флорой мала доля кустарников, кустарничков, длиннокорневищных трав, а стержнекорневых, короткокорневищных, плотнoderновинных относительно больше, чем во всей флоре.



Рис. 2. Прямостоячий кустарник *Alnaster fruticosus* в кустарниково-кустарничковой моховой пятнистой тундре.

Путем сопоставления наблюдаемого числа видов той или иной жизненной формы в определенной широтно-географической группе с ожидаемым, исходя из предположения о независимом распределении видов по жизненным формам и широтным группам, были вычислены корреляции (коллигации) между распределением видов по жизненным формам и широтным группам (табл. 3).

Выявлена положительная корреляция между принадлежностью видов к жизненной форме кустарников, с одной стороны, и к бореальной и гипоарктической широтно-географическим группам — с другой. В арктической группе доля кустарников меньше, чем во флоре. Как показывает гистограмма (рис. 3, А), среди кустарников больше всего видов с гипоарктическим типом ареала.

Принадлежность к кустарничкам наиболее сильно положительно коррелирует с принадлежностью к гипоарктической группе; почти отсутствует корреляция с принадлежностью к арктической группе; в бореальной группе кустарнички представлены менее широко, чем во всей флоре. Максимум и наибольшее разнообразие кустарничков приходится на гипоарктические виды (рис. 3, Б), довольно значительная их часть — на виды с арктическим и арктоальпийским типом распространения.

Стержнекорневые поликарпические травы значительно богаче, чем во всей флоре, представлены в арктической (коэффициент коллигации +81.3%) группе, беднее — в бореальной и гипоарктической группах. Среди стержнекорневых трав преобладают арктические виды (рис. 3, В).

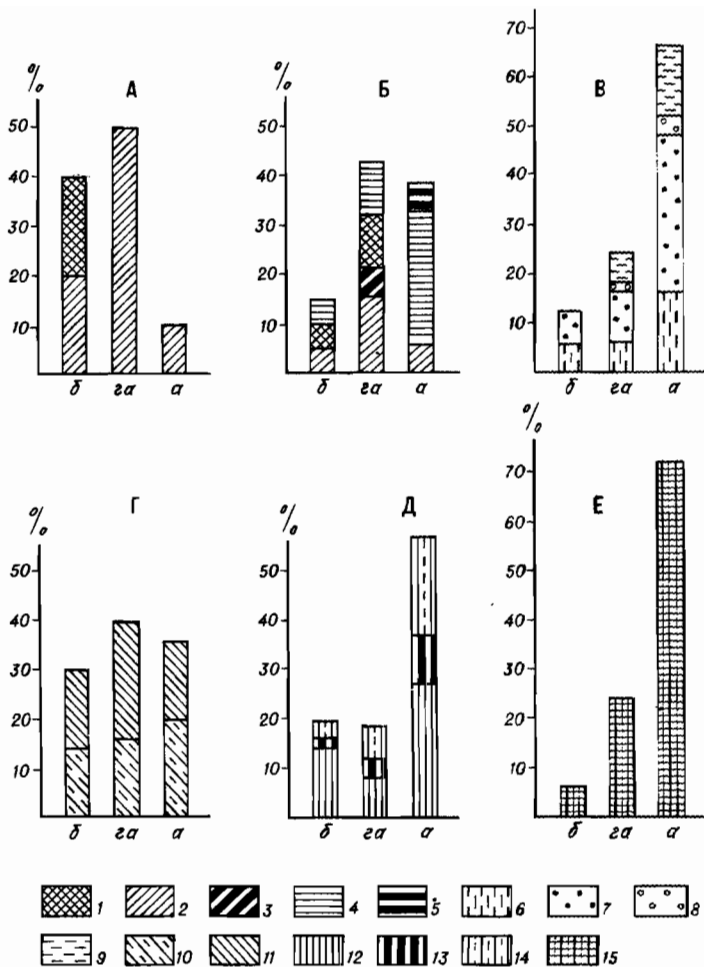


Рис. 3. Распределение (%) основных жизненных форм по широтным географическим элементам флоры.

А – кустарники, *Б* – кустарнички, *В* – стержикорневые поликарпические травы, *Г* – длиннокорневищные травы, *Д* – короткокорневищные травы, *Е* – плотнoderновинные травы. Кустарники и кустарнички: 1 – прямостоячие геоксильные, 2 – гемипростратные аэроксильные, 3 – гемипростратные геоксильные, 4 – простратные аэроксильные, 5 – простратные геоксильные; поликарпические травы: 6 – стержикорневые одноглавые, 7 – стержикорневые многоглавые, 8 – стержикорневые подушковидные, 9 – стержикорневые стелющиеся, 10 – длиннокорневищные, образующие парциальные кусты, 11 – длиннокорневищные, не образующие парциальных кустов, 12 – коротко эпигеогеннокорневищные недернистые, 13 – коротко эпигеогеннокорневищные дернистые (однодольные), 14 – коротко гипогеогеннокорневищные дернистые (однодольные), 15 – плотнoderновинные.

Широтные географические элементы флоры: б – boreальный, га – гипoарктический, а – арктический.

Участие длиннокорневищных трав выше в boreальной и гипoарктической группах, чем в среднем во флоре, ниже – в арктической группе. Преобладают среди них виды с гипoарктическим типом ареала (рис. 3, *Г*).

Положительная корреляция отмечена между принадлежностью к короткокорневищным травам, с одной стороны, и к арктической группе – с другой; отрицательная – между нею же и гипoарктическим типом распространения. Среди короткокорневищных трав больше всего арктических (57%) видов (рис. 3, *Д*).

Жизненная форма плотнoderновинных трав обнаруживает высокий положительный коэффициент коллигации (+100%) с арктическим типом распространения, отрицательную корреляцию – с boreальным (–73%) и гипoарктическим (–18.4%) типами ареала. Среди плотнoderновинных растений преобладают арктические виды (около 70%, рис. 3, *Е*).

Таблица 2

Распределение жизненных форм в конкретной флоре пос. Кресты и в широтных географических элементах флоры (в скобках — % от общего числа видов)

Жизненная форма	Вся флора	Бореальные	Гипоарктические	Арктические ¹
Деревья	1 (0.4)	1 (1.9)	—	—
Кустарники:	10 (4.2)	4 (7.7)	5 (7.3)	1 (0.8)
гемипростратные аэроксилльные	8 (3.4)	2 (3.8)	5 (7.3)	1 (0.8)
прямостоячие геоксилльные	2 (0.8)	2 (3.8)	—	—
Кустарнички:	18 (7.6)	3 (5.7)	8 (11.7)	7 (5.9)
простратные аэроксилльные	8 (3.4)	1 (1.9)	2 (2.9)	5 (4.2)
простратные геоксилльные	1 (0.4)	—	—	1 (0.8)
гемипростратные аэроксилльные	5 (2.1)	1 (1.9)	3 (4.4)	1 (0.8)
гемипростратные геоксилльные	1 (0.4)	—	1 (1.5)	—
прямостоячие геоксилльные	3 (1.3)	1 (1.9)	2 (2.9)	—
Поликарпические травы	204 (85.7)	42 (80.8)	53 (78)	109 (92.4)
Стержнекорневые:	51 (21.5)	6 (11.6)	12 (17.6)	33 (27.9)
многоглавые	24 (10.1)	3 (5.8)	5 (7.3)	16 (13.5)
одноголовые или малоглавые	14 (5.9)	3 (5.8)	3 (4.4)	8 (6.8)
подушковидные	3 (1.3)	—	1 (1.5)	2 (1.7)
стелющиеся	10 (4.2)	—	3 (4.4)	7 (5.9)
Корнеотпрысковые	3 (1.3)	—	1 (1.5)	2 (1.7)
Длиннокорневищно-стержнекорневые	8 (3.4)	2 (3.8)	2 (2.9)	4 (3.4)
Длиннокорневищные:	53 (22.3)	15 (28.9)	20 (29.6)	18 (15.3)
образующие парциальные кусты	25 (10.5)	7 (13.5)	8 (11.8)	10 (8.5)
не образующие парциальных кустов	28 (11.8)	8 (15.4)	12 (17.8)	8 (6.8)
Ползучие	11 (4.6)	4 (7.7)	3 (4.4)	4 (3.4)
Столонообразующие	2 (0.8)	1 (1.9)	—	1 (0.8)
Короткокорневищные:	57 (23.9)	12 (23.1)	11 (16.1)	34 (28.8)
эпигеогеннокорневищные недернистые	30 (12.6)	9 (17.4)	5 (7.3)	16 (13.5)
эпи-гипогеогеннокорневищные дернистые	9 (3.8)	1 (1.9)	2 (2.9)	6 (5.1)
гипогеогеннокорневищные дернистые (однодольные)	18 (7.5)	2 (3.8)	4 (5.9)	12 (10.2)
Плотнодерновинные	17 (7.1)	1 (1.9)	4 (5.9)	12 (10.2)
Луковичные	2 (0.8)	1 (1.9)	—	1 (0.8)
Монокарпические травы:	5 (2.1)	2 (3.8)	2 (3.0)	1 (0.8)
многолетние	2 (0.8)	1 (1.9)	1 (1.5)	—
однолетние	3 (1.3)	1 (1.9)	1 (1.5)	1 (0.8)
Всего видов	238 (100)	52 (99.9)	68 (100)	118 (99.9)

¹ В том числе арктоальпийские. Прочерки здесь и в табл. 4 — отсутствие видов, принадлежащих данной жизненной форме.

Облик растительного покрова в значительной мере определяется комплексом активных видов, преуспевающих в ландшафтно-климатических условиях данной подзоны (Юрцев, 1968). Мы попытались выяснить связь активности видов и их биоморфы. Вслед за Б. А. Юрцевым мы принимаем 5 ступеней (групп) активности видов, определяющихся разнообразием занимаемых видом экотопов (широтой экологической амплитуды), степенью постоянства присутствия вида на этих экотопах и уровнем его численности: I — повсеместные, эвритопные, массовые; II — повсеместные, но либо эвритопные малочисленные, либо гемизвритопные массовые; III — повсеместные, но по сравнению со II группой с более узкой экологической амплитудой и (или) более низким уровнем численности на характерных для них экотопах; IV — не повсеместные и при этом массовые гемистенотопные и стеноотопные, малочисленные гемистенотопные, единичные гемизвритопные и гемистенотопные или стеноотопные обычных экотопов; V — спорадически встречающиеся, с более узкой, чем в IV группе, широтой экологической амплитуды и уровнем численности.

Таблица 3

Зависимость между распределением видов по жизненным формам и по широтным элементам

Жизненная форма	Бореальные			Гипоарктические			Арктические		
	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В
Кустарники	4	2.2	+81.8	5	2.9	+72.4	1	3.5	-71.4
Кустарнички	3	3.9	-23.1	8	5.1	+57	7	6.4	+9.4
Поликарпические травы:									
стержнекорневые	6	11.2	-46.4	12	14.6	-17.8	33	18.2	+81.3
длиннокорневищные	15	11.6	+29.3	20	15.1	+32.5	18	18.9	-4.7
короткокорневищные	12	12.4	-3.2	11	16.3	-32.5	34	20.2	+68.3
плотнoderновинные	1	3.7	-73	4	4.9	-18.4	12	6.0	+100
Монокарпические травы	2	1.1	+81.8	2	1.4	+42.9	1	1.8	-44.4

Примечание. Здесь и в табл. 5: А — наблюдаемое число видов; Б — ожидаемое число видов на основе предположения о независимом распределении их по жизненным формам и широтным элементам; В — разность между А и Б, в % к ожидаемому числу видов (коэффициент коллигации); жизненные формы, представленные во флоре малым числом видов, не включены в таблицу.

К I группе отнесено всего 2 вида — гемипростратные аэроксильные кустарник *Betula nana* и кустарничек *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*.

Ко II группе относятся 12 видов (табл. 4) — кустарников, кустарничков и длиннокорневищных трав. Кроме гемипростратных аэроксильных кустарников (*Salix lanata*, *S. pulchra*, *S. reptans*), сюда отнесен *Alnaster fruticosa* — прямостоячий геоксильный кустарник. Кустарнички представлены эрикоидными вечнозелеными гемипростратными аэроксильными *Ledum decumbens*, *Cassiope tetragona*, эрикоидным вечнозеленым прямостоячим геоксильным *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* и шпалерным аэроксильным, частично зимнезеленым *Dryas punctata*. Длиннокорневищные травы этой группы активности — не образующие парциальных кустов *Equisetum arvense*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex stans* и корневищно-кустовая *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*.

В III группе длиннокорневищные травы доминируют (38.5%), кустарники отсутствуют, довольно много кустарничков (15.4%), появляются очень немногочисленные стержнекорневые, короткокорневищные и плотнoderновинные травы (в их числе *Eriophorum vaginatum*). В IV группе кустарники отсутствуют, кустарничков мало, а стержнекорневые, короткокорневищные и длиннокорневищные травы представлены поровну и примерно так же, как и во всей флоре. Среди неактивных видов преобладают стержнекорневые и короткокорневищные.

Жизненная форма кустарников показывает очень высокую связь с I и II группами (коэффициент коллигации +733%!); в V группе кустарники представлены как во флоре, в III и IV группах — менее широко (табл. 5). Жизненная форма кустарничков также обнаруживает очень сильную положительную связь с I и II группами (+400%), довольно сильную — с III (+106.8%) и отрицательную — с IV и V группами (-44.4%, -53.5%). Стержнекорневые травы отсутствуют в I—II группах, в III — участие их меньше, чем во флоре, в IV группе — как во всей флоре, в V — несколько больше, чем во всей флоре (+27%). Принадлежность к длиннокорневищным травам обнаруживает довольно высокую положительную корреляцию с принадлежностью к I—II группам и, особенно, к III (+72.4%), отрицательную — с принадлежностью к V группе. Жизненная форма плотнoderновинных трав проявляет отрицательную связь с I—II группами и невысокую положительную — с III и IV.

Дополнительную ценотическую характеристику жизненных форм можно получить, анализируя группу видов — доминантов растительных сообществ (31 вид). Кустарников среди них 5 (16%), кустарничков — 7 видов (22.5%); и те, и другие большей частью доминируют на больших площадях в зональных растительных сообществах. Среди трав преобладают длиннокорневищные (14 видов, 45.2%), некоторые из них являются доминантами широкого круга сообществ, в том числе и зональных (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*); на плоскобугристых болотах доминируют *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *Rubus chamaemorus*. Стержнекорневых трав среди доминантов 1 вид (многоглавый полурозеточный *Pachypleurum alpinum* — спорадический локальный доминант луговых интразональных сообществ), длиннокорневищно-стержнекорневых — 1 вид

Соотношение жизненных форм в группе доминантов и видов с различной активностью, число видов (%)

Жизненные формы	Доминанты	Группы по степени активности ¹					V
		I	II	III	IV		
Деревья	—	—	—	—	—	—	—
Кустарники:	5 (16.1)	1 (50)	—	—	—	—	5 (4.4)
гемипростратные аэроксилные	4 (12.9)	1 (50)	4 (33.3)	—	—	—	4 (3.5)
прямостоящие геоксилные	1 (3.2)	—	1 (8.3)	—	—	—	1 (0.9)
Кустарнички:	7 (22.5)	1 (50)	4 (33.3)	6 (15.4)	—	—	4 (3.5)
простратные аэроксилные	1 (3.2)	—	1 (8.3)	2 (5.1)	—	—	4 (3.5)
простратные геоксилные	1 (3.2)	—	—	1 (2.6)	—	—	3 (2.6)
гемипростратные аэроксилные	4 (12.9)	1 (50)	—	2 (5.1)	—	—	—
гемипростратные геоксилные	—	—	—	—	—	—	—
прямостоящие геоксилные	1 (3.2)	—	1 (8.3)	1 (2.6)	—	—	1 (0.9)
прямостоящие геоксилные	19 (61.3)	—	4 (33.4)	33 (84.6)	—	—	—
Поликарпические травы	1 (3.2)	—	—	4 (10.3)	—	—	101 (88.5)
Стержнекорневые:	1 (3.2)	—	—	2 (5.1)	—	—	31 (27.1)
многоглавые	—	—	—	1 (2.6)	—	—	16 (14.0)
одноголавые или малоглавые	—	—	—	—	—	—	8 (7.0)
подушковидные	—	—	—	—	—	—	2 (1.7)
стелющиеся	—	—	—	1 (2.6)	—	—	4 (5.6)
Корнеотпрысковые	—	—	—	—	—	—	5 (4.4)
Длиннокорневидно-стержнекорневые	1 (3.2)	—	—	2 (5.1)	—	—	5 (4.4)
Длиннокорневидные:	14 (45.2)	—	—	15 (38.5)	—	—	18 (15.8)
образующие парциальные кусты	7 (22.6)	—	4 (33.4)	9 (23.1)	—	—	8 (7.0)
не образующие парциальных кустов	7 (22.6)	—	2 (16.7)	9 (23.1)	—	—	10 (8.8)
Ползучие	—	—	—	2 (5.1)	—	—	5 (4.4)
Столonoобразующие	—	—	—	—	—	—	1 (0.9)
Короткорневидные:	1 (3.2)	—	—	7 (17.9)	—	—	32 (28.0)
эпигеогеннокорневидные недрянстые	1 (3.2)	—	—	3 (7.7)	—	—	18 (15.8)
эпи-гипогеогеннокорневидные дернистые	—	—	—	2 (5.1)	—	—	3 (2.6)
гипогеогеннокорневидные дернистые (однодольные)	—	—	—	2 (5.1)	—	—	11 (9.6)
Плотнoderновидные	2 (6.5)	—	—	3 (7.7)	—	—	8 (7.0)
Луковичные	—	—	—	—	—	—	1 (0.9)
Монокарпические травы:	—	—	—	—	—	—	4 (3.5)
многолетние	—	—	—	—	—	—	1 (0.9)
однолетние	—	—	—	—	—	—	3 (2.6)
Всего видов	31 (99.9)	2 (100)	12 (100)	39 (100)	71 (99.9)	114 (99.9)	

¹ Пояснение в тексте (с. 128).

Т а б л и ц а 5

Зависимость между распределением флоры пос. Кресты по жизненным формам и по группам активности

Жизненные формы	Группы по степени активности											
	I и II			III			IV			V		
	A	Б	В	A	Б	В	A	Б	В	A	Б	В
Кустарники	5	0.6	+733.3	0	1.6	-100	0	2.9	-100	5	4.7	+6.4
Кустарнички	5	1	+400	6	2.9	+106.8	3	5.4	-44.4	4	8.6	-53.5
Стержнекорневые поликарпические травы	0	3	-100	4	8.3	-51.8	16	15.2	+5.2	31	24.4	+27.0
Длиннокорневищные поликарпические травы	4	3.1	+29.0	15	8.7	+72.4	16	15.8	+1.3	18	25.4	-29.1
Короткокорневищные поликарпические травы	0	3.3	-100	7	9.3	-24.7	18	17	+5.8	32	27.3	+17.2
Плотнoderновинные поликарпические травы	0	1	-100	3	2.7	+11.1	6	5.1	+17.6	8	8.1	-1.2
Монокарпические травы	0	0.3	-100	0	0.8	-100	1	1.5	-33.3	4	2.4	+66.6

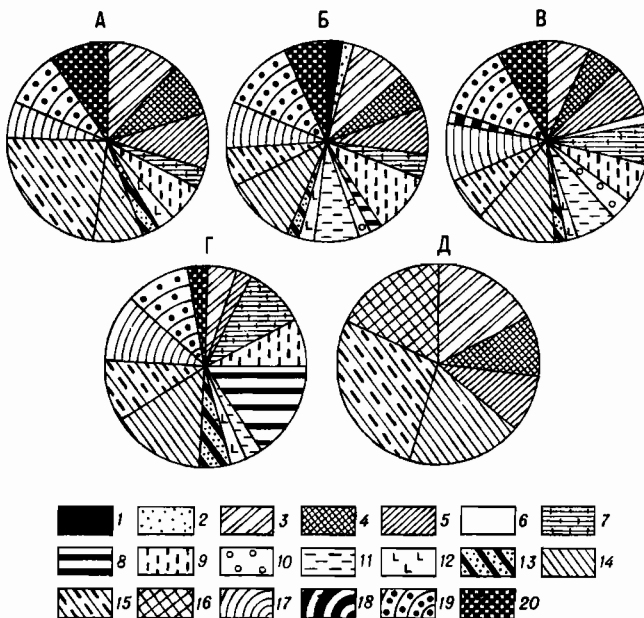


Рис. 4. Соотношения основных жизненных форм в модельных сообществах.

А – ерничково-осоково-моховая тундра; Б – кустарничково-кустарничково-моховая пятнистая тундра с *Alnaster fruticosus*; В – ерничково-осоково-моховая пятнистая тундра; Г – разнотравно-злаковый луг на южном склоне; Д – осоково-типиновое болото. Жизненные формы: 1 – деревья; кустарники: 2 – прямостоячие геоксилы, 3 – гемипростратные аэроксилы; кустарнички: 4 – прямостоячие геоксилы, 5 – гемипростратные аэроксилы, 6 – простратные геоксилы, 7 – простратные аэроксилы; поликарпические травы: 8 – многоглавые стержнекорневые, 9 – одноглавые стержнекорневые, 10 – подушковидные стержнекорневые, 11 – стелющиеся стержнекорневые, 12 – образующие парциальных кустов, 13 – длиннокорневищно-стержнекорневые, 14 – длиннокорневищные, не образующие парциальных кустов, 15 – длиннокорневищные, образующие парциальные кусты, 16 – надземноползучие, 17 – коротко гипогегеннокорневищные дернистые (однодольные), 18 – коротко эпигегеннокорневищные дернистые (двудольные), 19 – коротко эпигегеннокорневищные недернистые, 20 – плотнoderновинные.

(безрозеточный *Hedysarum arcticum*, более часто доминирующий в мезофитных луговых сообществах), короткокорневищных – 1 вид (*Tripleurospermum phaeocephalum* – доминант открытых группировок на нарушенных местообитаниях, в том числе в антропогенных сообществах), плотнoderновинных – 2 вида (*Deschampsia sukatschewii* и *Eriophorum vaginatum*, из них только последний выступает как доминант в плакорных растительных сообществах).

В заключение сравним биоморфологические спектры нескольких эталонных сообществ, в которых проводились стационарные геоботанические исследования (рис. 4). За основной эталон для сравнения примем спектр ерничково-осоково-моховой тундры на вершине водораздельного увала (рис. 4, А). На более дренированных грунтах также в условиях водораздела был выбран более богатый флористически вариант зонального сообщества – кустарничково-кустарничково-моховая пятнистая тундра с *Alnaster fruticosus* и единичной низкорослой лиственницей (рис. 4, Б); наличие пятен голого грунта создает большее разнообразие ценотических и микроэдафических условий, чем в первом сообществе. К двум названным сообществам близка по флористическому составу ерничково-осоково-моховая пятнистая тундра на высоком коренном берегу Пясины (рис. 4, В), однако это местообитание отличается большей сухостью, так как здесь имеет место повышенный дренаж. Первое сообщество насчитывает 34, второе – 51, третье – 53 вида. Для сравнения с тундровыми сообществами был выбран злаково-разнотравный луг в условиях лучшего прогревания, дренажа и увлажнения на южном склоне коренного берега Пясины, а также осоково-моховое болото на понижении высокой надпойменной террасы.

В ряду тундровых сообществ от А к В уменьшается доля гемипростратных аэроксилых кустарничков и прямостоячих геоксилых кустарничков и возрастает –

простратных аэроксильных кустарничков; среди трав увеличивается доля и разнообразие стержнекорневых, главным образом за счет появления стелющихся и подушковидных форм (последнее мы объясняем наличием пятен открытого грунта, где отсутствует моховая дернина), возрастает доля короткокорневищных кистекокорневых трав, что также объясняется хотя бы и локальным уменьшением ценотической роли мхов; с этим же связано меньшее участие длиннокорневищных трав. В луговом сообществе (рис. 4, Г) резко сокращается участие гемипростратных кустарничков и кустарничков, уменьшается их разнообразие, хотя простратных аэроксильных кустарничков больше, чем в тундровых сообществах; доля стержнекорневых трав сильно увеличивается за счет в основном многоглавых с разветвленным каудексом. По сравнению с ерниково-осоково-моховой тундрой (А) сильно увеличилась доля короткокорневищных трав.

Южный склон подвергается частичной эрозии и оползанию, здесь имеются участки обнажившегося грунта — все это способствует поселению стержнекорневых и короткокорневищных трав; отсутствие сплошного мохового покрова и торфянистого горизонта не благоприятствует развитию стелющихся кустарничков, но не мешает расти длиннокорневищным травам, так как грунт здесь достаточно рыхлый.

В осоково-моховом болотном сообществе (рис. 4, Д) набор жизненных форм, как и набор видов (всего 11), сильно обеднен. По сравнению с эталонным спектром увеличилась доля гемипростратных кустарничков, гемипростратные аэроксильные и прямостоячие геоксильные кустарнички представлены так же, но простратные аэроксильные формы отсутствуют. Травы только длиннокорневищные (почти половина видового состава) и ползучие ($1/5$ часть).

Основные тенденции в изменении спектров биоморф в связи с изменением эколого-ценотических условий сходны с тем, что мы наблюдали в подзоне типичных тундр (Полозова, 1978): при увеличении влажности и усилении ценотической роли мхов возрастают абсолютные и относительные показатели участия в растительном покрове полулегающих форм кустарничков и кустарников, подземно ветвящихся кустарничков и длиннокорневищных трав. С возрастанием сухости параллельно с уменьшением ценотической роли мхов и увеличением поверхности открытого грунта повышается доля стержнекорневых и плотнодерновинных трав. Высоки относительное обилие и видовое разнообразие короткокорневищных трав на влажных, лишенных мохового покрова и торфянистого горизонта местообитаниях — сырых суглинистых пятнах в пятнистых тундрах, на нивальных луговинах, на крутых, подверженных солифлюкции склонах.

Изучение состава и соотношений биоморф в группах с различным широтно-географическим типом распространения показало, что для наиболее многочисленной гипоарктической группы характерно относительно большое участие кустарничков, кустарников и длиннокорневищных трав. Эти же жизненные формы преобладают в группе высокоактивных видов. Это естественно, так как именно гипоарктические виды наиболее активны в южнотундровых ландшафтах. В группе арктических видов на первый план выдвигаются те жизненные формы, которые хуже представлены в гипоарктической и бореальной фракции флоры — это стержнекорневые, плотнодерновинные и отчасти короткокорневищные травы. Более высоко содержание названных жизненных форм также в группах видов с низкой активностью, к которым и принадлежит арктические виды, распространенные на более редких и ограниченных по площади экотопах (выходы коренных пород, бровки речных террас, нивальные луговины и т. д.), где, как правило, понижена ценотическая роль мхов и гипоарктические виды не могут быть для них серьезными конкурентами.

Л и т е р а т у р а

- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с.
- Грибова С. А. Тундры. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л., 1980, с. 42–69.
- Колищук В. Г. О морфологической эволюции от деревьев к травам в ряду стелющихся форм растений. — Ботан. журн., 1968, т. 53, № 9, с. 1029–1042.
- Полозова Т. Г. К биологии и экологии карликовой березы (*Betula nana* L.) в восточноевропейской лесотундре. — В кн.: Приспособления растений Арктики к условиям среды. М.; Л., 1966, с. 166–225.
- Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978, с. 114–143.
- Полозова Т. Г. Широтные изменения соотношений жизненных форм сосудистых растений на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979, с. 154–159.

- Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах Таймырской тундры. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981, с. 265–281.
- Серебряков И. Г. К изучению жизненных форм растений пустынной и тундровой зон СССР. — В кн.: Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965, т. II, с. 17–22.
- Солоневич Н. Г. Эколого-биологическая характеристика растений. — В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., 1970, ч. 1, с. 139–212.
- Тихомиров Б. А. Некоторые проблемы и аспекты в изучении жизненных форм растений Арктики. — В кн.: Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии: Проблемы ботаники, вып. VI. М.; Л., 1962, с. 182–197.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979, с. 166–200.
- Юрцев Б. А. Флора Сунгар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.
- Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники. — Тр. МОИП, 1976, т. 42, с. 9–43.

Л. Л. З а н о х а

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ПОДЗОНЕ ЮЖНЫХ ТУНДР ТАЙМЫРА

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

В настоящее время накоплен большой материал, касающийся фенологии отдельных видов и групп арктических растений, подробный обзор которого приводится в статьях В. Д. Александровой (1960) и В. Ф. Шамурина (1966), но исследований сезонной динамики растительных сообществ до сих пор мало. Первые сведения об этом можно найти у И. Д. Богдановской-Гизнеф (1938) и других ученых. В последние два десятилетия этим вопросом занимался ряд исследователей (Александрова, 1960, 1961; Шамурин, 1960, 1962, 1966; Александрова, Жадринская, 1963; Москаленко, 1966а, 1966б; Полозова, Боч, 1970; Деева, 1976, 1980; Полозова, Деева, 1978).

В статье приводятся результаты исследований, проведенных в окрестностях пос. Кресты на западном Таймыре в подзоне южных тундр. Фенологические наблюдения проводились на 4 стационарных участках: в ерничково-осоково-моховой пятнистой и в осоково-кустарничково-ерничково-моховой мелкобугорковой тундрах, в кустарничково-кустарничково-моховом ольшанике и на злаково-разнотравном лугу на южном склоне коренного берега р. Пясины. Наблюдения велись за видами массовыми или регулярно встречающимися в упомянутых сообществах. Наступление фенологических фаз регистрировалось каждые 5 дней. Отмечались начало и конец вегетации, бутонизация, цветение, плодоношение и обсеменение.

Прежде чем перейти к изложению полученных результатов, остановимся кратко на некоторых экологических характеристиках, имеющих значение для сезонного развития растений.

При сравнении микроклиматических данных стационарных участков выявляется, что наиболее четко суточный ход температур выражен в теплые солнечные дни на поверхности растительной дернины, на пятне голого грунта и в верхних слоях почвы (рис. 1–4), где суточная амплитуда колебаний может достигать 18–23 °С. В прохладные пасмурные дни он более выровнен, а суточный ход разностей температур в различных сообществах не превышает 1–2 °С. На глубине 10 и 15 см суточная амплитуда температур в 3 типах зональных сообществ независимо от погоды составляет в среднем 1–3 °С. На прогревание почвы, особенно ее верхних горизонтов, оказывает влияние и сама растительная дернина. Так, температура на поверхности голого грунта в пятнистой тундре в жаркий день ниже, чем на задернованном участке, в среднем на 4–5 °С (рис. 1, А). Эти различия сохраняются и в пасмурные прохладные дни, несмотря на более сильное охлаждение минерального грунта, не прикрытого изолирующей моховой дерниной. Е. Н. Романова (1971) объясняет этот факт притоком тепла из более глубоких слоев почвы, которые под пятном голого грунта в любую погоду прогреваются сильнее, чем под элементами с сомкнутым растительным покровом. Также невелика разница температур в ольшанике на открытом месте и под кустами ольховника (рис. 3). В теплые дни под кустами температура в середине дня на поверхности растительной дернины и в верхних слоях почвы ниже, чем на открытом месте, на 1–2 °С, в пасмурные дни — на 1–3 °С, на глубине 15 см эти различия составляют 2–4 °С.

При любом типе погоды наиболее благоприятны в термическом отношении южные склоны крутого берега реки (рис. 4). В пасмурную холодную погоду независимо от

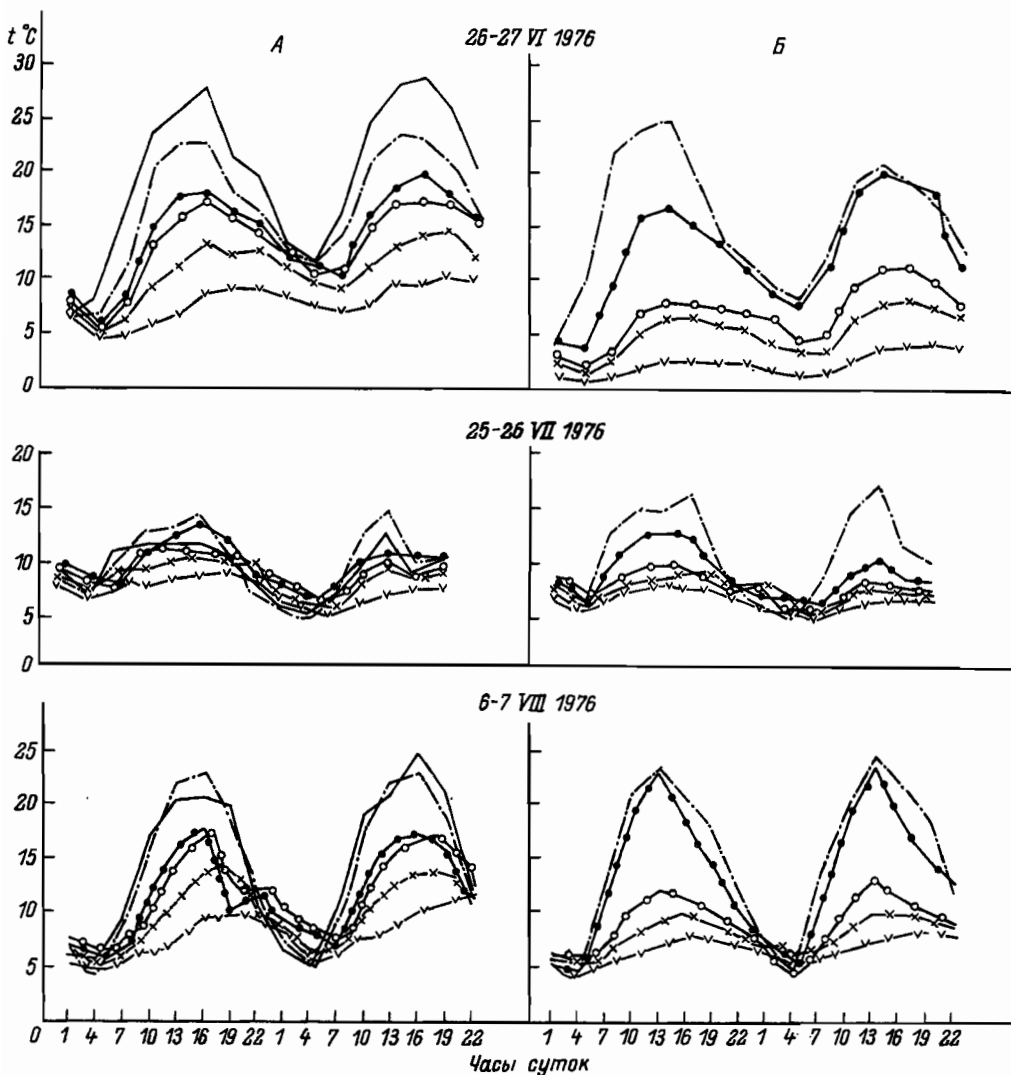


Рис. 1. Суточный ход температуры в ерниково-осоково-моховой пятнистой тундре.

А – пятно, Б – валик, В – ложбинка. 1 – воздух, 2 – поверхность почвы, 3 – на глубине 2 см, 4 – 5 см, 5 – 10 см, 6 – 15 см.

времени суток они теплее плакорных тундр на 2–4 °С. Но особенно заметна разница в термическом режиме зональных сообществ и южных склонов в теплые дни. Днем температура на поверхности почвы на южном склоне выше, чем в плакорных тундрах, на 3–4 °С, ночью – на 3–5 °С. На глубине 5 и 10 см различия достигают днем 6–9 °С, ночью – возрастают в 2 раза. При этом температура на поверхности почвы и на глубине 2 см днем выше температуры воздуха в среднем на 1–2 °С, ночью на 3–4 °С. Особенно термического режима южных склонов проявляются в инверсии температур в почве в ночные часы, в результате чего наиболее теплой здесь оказывается почва на глубине 5–15 см, в то время как в зональных сообществах – приповерхностные слои и поверхность растительной дернины.

В целом же температуры почв во всех исследованных сообществах достаточно велики. В теплый солнечный день поверхность растительной дернины на злаково-разнотравном лугу нагревается до 25 °С; в плакорных тундрах – до 21–23 °С. Ночью температура на южном склоне опускается до 12 °С, на водоразделах – до 8–11 °С. На глубине 10 см средняя дневная и ночная температура на южном склоне составляет 16 °С, в плакорных тундрах днем 8–10 °С, ночью – 7–8 °С.

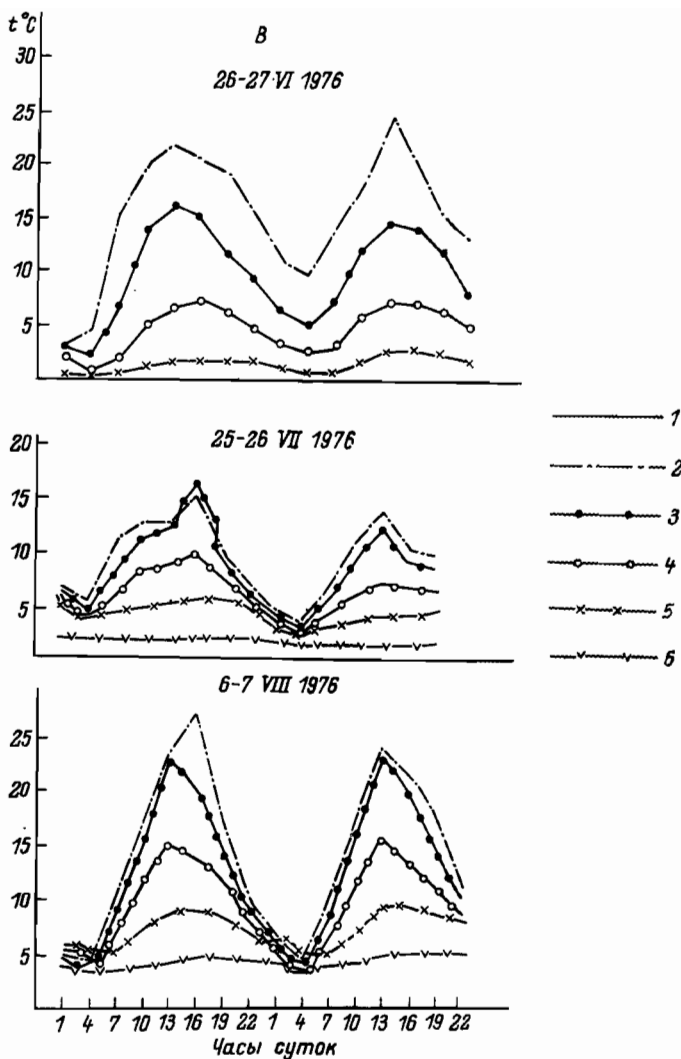


Рис. 1 (продолжение).

К концу июня (начало вегетации) почва под злаково-разнотравным лугом на южном склоне оттаивает в среднем на 35 см, на плакорках под пятнами голого грунта уровень мерзлоты находится на глубине 20 см, под трещинами и бугорками — 10 см. Период наиболее интенсивного оттаивания приходится на вторую декаду июля, когда уровень мерзлоты в зональных тундрах опускается до 63—66 см, на южном склоне — до 100—110 см. Это совпадает и с самыми высокими температурами воздуха, а у растений наблюдается разгар цветения. Максимальная глубина оттаивания грунта в конце августа в плакорных тундрах составляет 80—90 см, на склонах южной экспозиции — около 120 см.¹

Различия в развитии ряда видов (рис. 5—8) позволяют рассматривать в вегетационном цикле 3 сезона: весну, лето, осень, включающие ряд периодов. При выделении последних мы принимали во внимание фенологическое состояние растений, в частности группы видов с непродолжительной фазой цветения в тот или иной его момент (Александрова, 1960; Шамурин, 1966). Сведения о времени и темпах прохождения фазы цветения видами — индикаторами фитофенологических периодов приводятся в табл. 1.

Весна. Короткий ранневесенний период начинается со 2-й и продолжается до начала 3-й декады июня. Тундра освободилась от снега, прошлогодняя трава и кустарники с еще нераспустившимися листьями придают ей коричневато-бурую окраску.

¹ Подробно результаты изложены в статье Н. В. Матвеевой, Л. П. Заноха в настоящем сборнике.

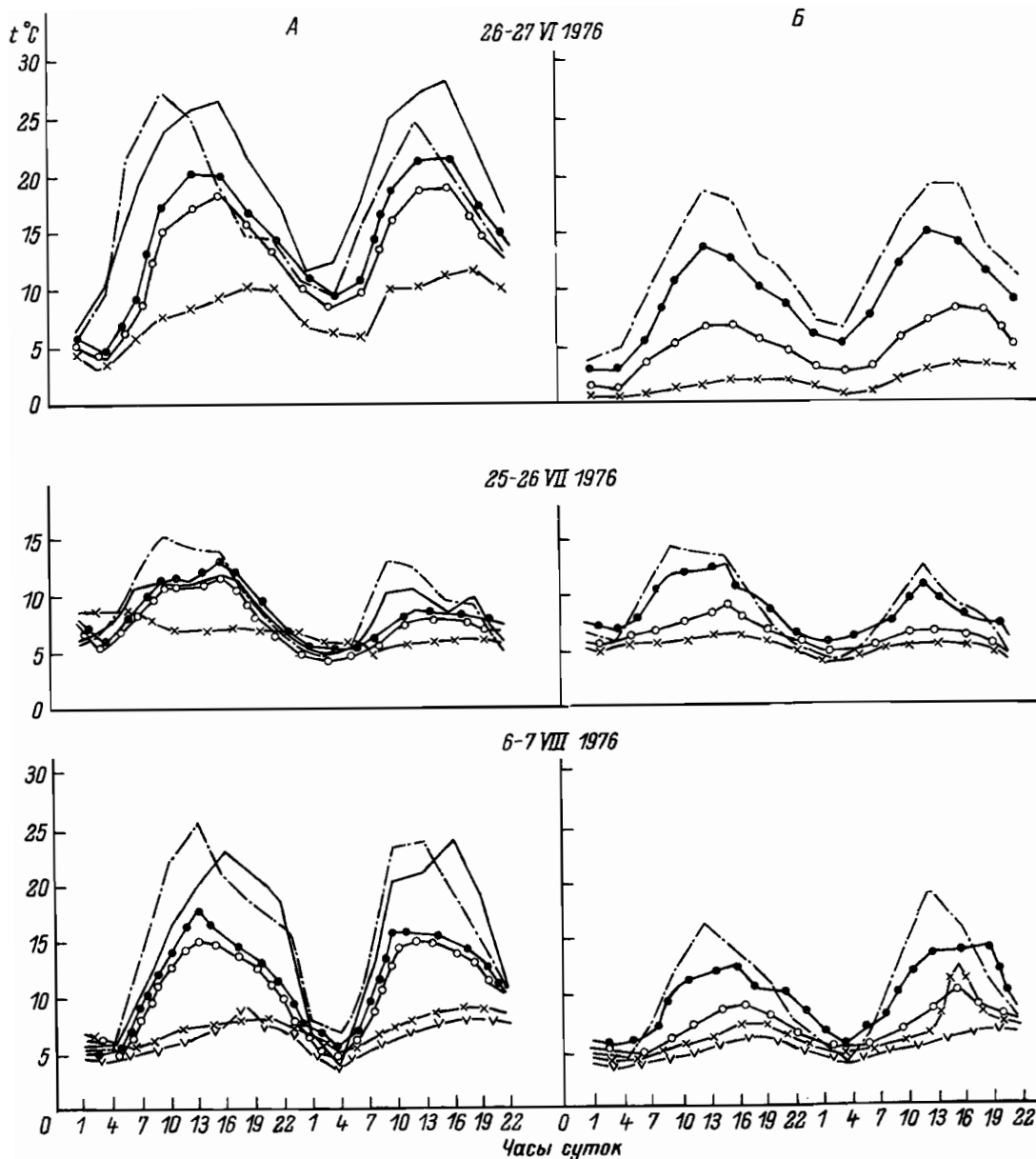


Рис. 2. Суточный ход температуры в осоково-кустарничково-ерниково-моховой мелкобугорковой тундре.

А – бугорок, Б – ложбинка. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Ослепительными белыми пятнами выделяются только места снежных забоев (овраги, долины ручьев). Оттаившая растительная дернина и верхние 10–20 см почвы насыщены талой водой. В это время на реках Пясине и Лудыште начинается ледоход. К концу периода на пологих склонах водоразделов появляются первые цветущие растения *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Salix pulchra*, *Nardosmia frigida*; на ярах единично зацветают *Draba pilosa*, *Pedicularis dasyantha*.

Поздневесенний период начинается с последней декады и продолжается до начала 1-й декады июля, характеризуется довольно высокими температурами воздуха, особенно в последних числах июня, активной вегетацией и массовым цветением некоторых видов. Группа весеннецветущих растений, пестрая по составу, представлена различными жизненными формами, широтно-географическими и эколого-ценотическими элементами. В нее наравне с доминантами плакорных сообществ – арктическими растениями

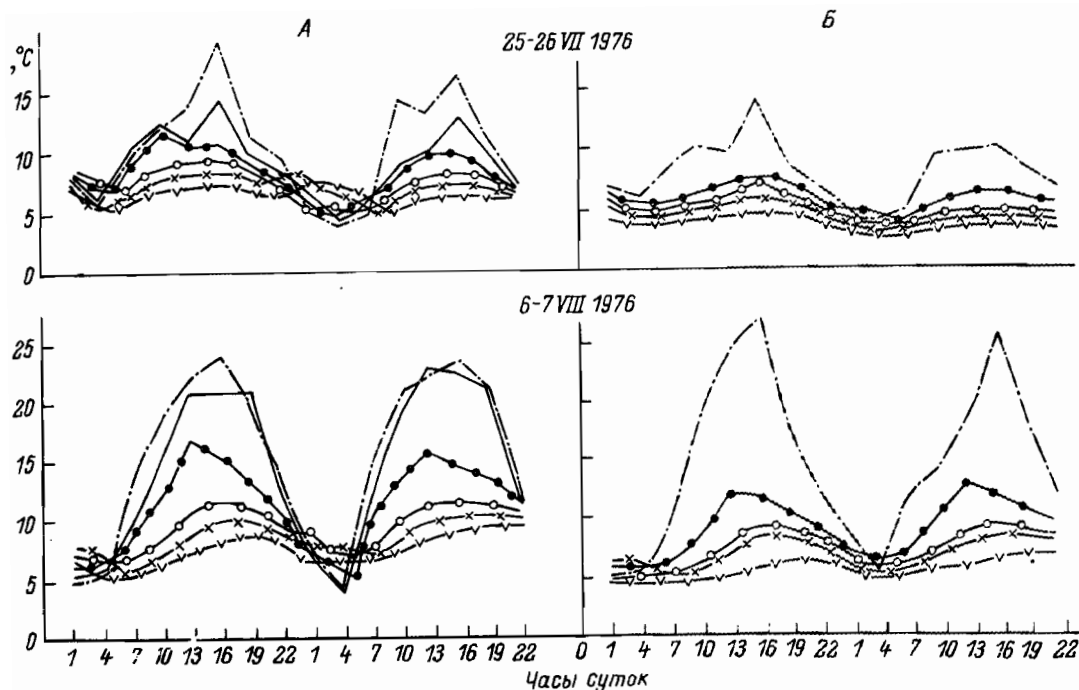


Рис. 3. Суточный ход температуры в кустарничково-кустарничково-моховом ольшанике.

А – открытое место, Б – под кустами. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Carex ensifolia ssp. *arctisibirica*, *S. reptans*, гипоарктическими кустарниками *Betula nana*, *S. pulchra*, *S. lanata*, бореальным кустарником *Alnaster fruticosus* – входят и малообильные арктические и арктоальпийские виды *Carex melanocarpa*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Arabis septentrionalis*; представлены как обитатели сырых (*Nardosmia frigida*) и заболоченных (*Eriophorum angustifolium*) экотопов, так и дренированных, достаточно прогреваемых местообитаний (*Arctous alpina*). Среди видов этой группы растения с ярко окрашенными цветами малочисленны, отчего внешний вид сообществ маловыразителен, преимущественно буровато-зеленый на плакорах и зеленый – на южных склонах яров. Максимум цветущих видов приходится на последние числа июня.

Лето. Летний сезон включает 2 месяца: июль и август. Его начало совпадает с установлением постоянной положительной температуры воздуха (середина 1-й декады июля), поднимающейся в отдельные дни до 25–28 °С. Одновременно с этим начинается интенсивное оттаивание мерзлоты и продолжается, постепенно замедляясь, до конца сезона. По времени цветения отдельных групп видов летний сезон подразделяется на 3 периода: раннелетний, среднелетний, позднелетний.

Раннелетний период начинается с середины 1-й и продолжается до конца 2-й декады июля. В это время цветут в массе такие широко распространенные виды, как *Dryas punctata* и *Ledum decumbens*, образуя белый аспект в зональных сообществах, в кочкарных тундрах, на северных склонах яров и в кустарничковых группировках по краю коренного берега реки. Одновременно с ними цветут следующие малоаспектирующие виды: *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Tofieldia coccinea*, *Minuartia rubella*, *Pedicularis lapponica*. В разнотравных нивальных группировках на пологих склонах оврагов зацветает *Antennaria villifera*, на южных склонах яров – *Potentilla stipularis*. Пик цветения этих растений наблюдается во 2-й декаде июля. Преобладают среди них арктические и гипоарктические виды.

Среднелетний период начинается с середины июля и продолжается до начала августа. Это время массового цветения арктического и арктоальпийского разнотравья (*Astragalus subpolaris*, *Hedysarum arcticum*, *Myosotis asiatica*), доминирующего в луговых сообществах на южных склонах. Вместе они дают один из самых красочных аспектов (сиренево-малиновый) в подзоне южных тундр. В зональных биотопах белый аспект цветущих *Dryas punctata* и *Ledum decumbens* сменяется малокрасочным (зеленым)

Таблица 1

Продолжительность цветения индикаторных групп видов в различные периоды вегетационного сезона

Весна	Лето		
позднелетний период, разгар цветения с 30 VI—5 VII	раннелетний период, разгар цветения с 5 VII—20 VII	среднелетний период, разгар цветения с 20 VII—5 VIII	позднелетний период, разгар цветения с 5 VIII—20 VIII
<i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i> <i>C. melanocarpa</i> <i>Juncus biglumis</i> <i>Luzula confusa</i> <i>L. nivalis</i> <i>Salix nummularia</i> <i>S. pulchra</i> <i>S. lanata</i> <i>Betula nana</i> <i>Alnaster fruticosus</i> <i>Arabis septentrionalis</i> <i>Arctous alpina</i> <i>Nardosmia frigida</i>	<i>Tofieldia coccinea</i> <i>Cerastium beerianum</i> ssp. <i>beerianum</i> <i>Minuartia rubella</i> <i>Sagina tetradia</i> <i>Gastrolychnis affinis</i> <i>Saxifraga nelsoniana</i> <i>Ledum decumbens</i> <i>Cassiope tetragona</i> <i>Andromeda polifolia</i> <i>Vaccinium uliginosum</i> ssp. <i>microphyllum</i> <i>Dryas punctata</i> <i>Epilobium davuricum</i> <i>Pedicularis capitata</i> <i>P. lapponica</i> <i>P. dasyantha</i> <i>Antennaria villifera</i>	<i>Stellaria ciliatosepala</i> <i>Cerastium maximum</i> <i>Minuartia macrocarpa</i> <i>Arenaria stenophylla</i> <i>ssp. polaris</i> <i>Silene paucifolia</i> <i>Saxifraga spinulosa</i> <i>S. hirculus</i> <i>Pachypleurum alpinum</i> <i>Astragalus subpolaris</i> <i>Hedysarum arcticum</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> ssp. <i>minus</i> <i>Pedicularis verticillata</i> <i>Valeriana capitata</i>	<i>Arctagrostis latifolia</i> <i>A. arundinacea</i> <i>Koeleria asiatica</i> <i>Poa alpigena</i> <i>P. arctica</i> <i>Dianthus repens</i> <i>Sanguisorba officinalis</i> <i>Astragalus frigidus</i> <i>Thymus reverdattoanus</i> <i>Campanula langsdorffiana</i> <i>Pyrethrum bipinnatum</i> <i>Arnica iljinii</i>

аспектом листьев кустарников и кустарничков. В это же время цветут гипоарктические виды *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *Pyrola grandiflora*, *Valeriana capitata*. Крутые эродированные склоны коренного берега р. Пясины становятся малиновыми от *Pedicularis verticillata*. В нивальных биотопах зацветает *Pachypleurum alpinum*. Разгар цветения видов этой группы приходится на 2-ю декаду июля, что в значительной степени стимулируется высокими температурами воздуха. Среди них преобладают арктические и арктоальпийские виды.

Позднелетний период начинается с последних чисел июля и продолжается весь август. Для него характерно цветение арктических (*Deschampsia borealis*) и арктоальпийских (*Arctagrostis latifolia*, *Koeleria asiatica*, *Poa alpigena*) злаков, составляющих ядро группы видов, цветущих в конце лета, а также большинства видов гипоарктического и бореального разнотравья (*Thymus reverdattoanus*, *Dianthus repens*, *Pyrethrum bipinnatum*, *Arnica iljinii*) на южных склонах. Максимум цветущих видов приходится на начало августа. Продолжительность цветения около 4 недель. В луговых сообществах аспект цветущих бобовых сменяется желтым аспектом, который создают сложноцветные. В тундрах из-за малого числа растений этой группы позднелетний сезонный аспект выражен слабо. К этому моменту большая часть видов уже отцветает и активно плодоносит, а раннецветущие виды начинают обсеменение.

Если в конце лета устанавливается теплая и безветренная погода с довольно высокими температурами воздуха, начинают вторично цвести *Ranunculus pygmaeus*, *Dryas punctata*, *Oxytropis nigrescens*.

О с е н ь. Раннеосенний период начинается с последней декады августа и продолжается до начала сентября. Появляется яркая окраска у листьев кустарников и кустарничков. Основной фон создают красные листья *Betula nana*, на котором темно-зелеными пятнами выделяются кусты *Alnaster fruticosus*. Фиолетово-красный бордюр из кустов *B. nana* и *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* окаймляет верхние части склонов оврагов. Вдоль берегов рек и небольших речек желтой полосой гнутся заросли *Salix lanata*. Яркой зеленью выделяются группировки на местах стаявших снежников.

Позднеосенний период приурочен ко 2-й декаде сентября. По ночам на почве нередки заморозки, иногда сопровождающиеся снегопадом, днем снег тает. В это время у кустарников и некоторых кустарничков начинают облетать листья. К концу осени основная масса растений обсеменяется и переходит в состояние покоя. И только растения, заселяющие участки с долго лежащим снежным покровом, продолжают

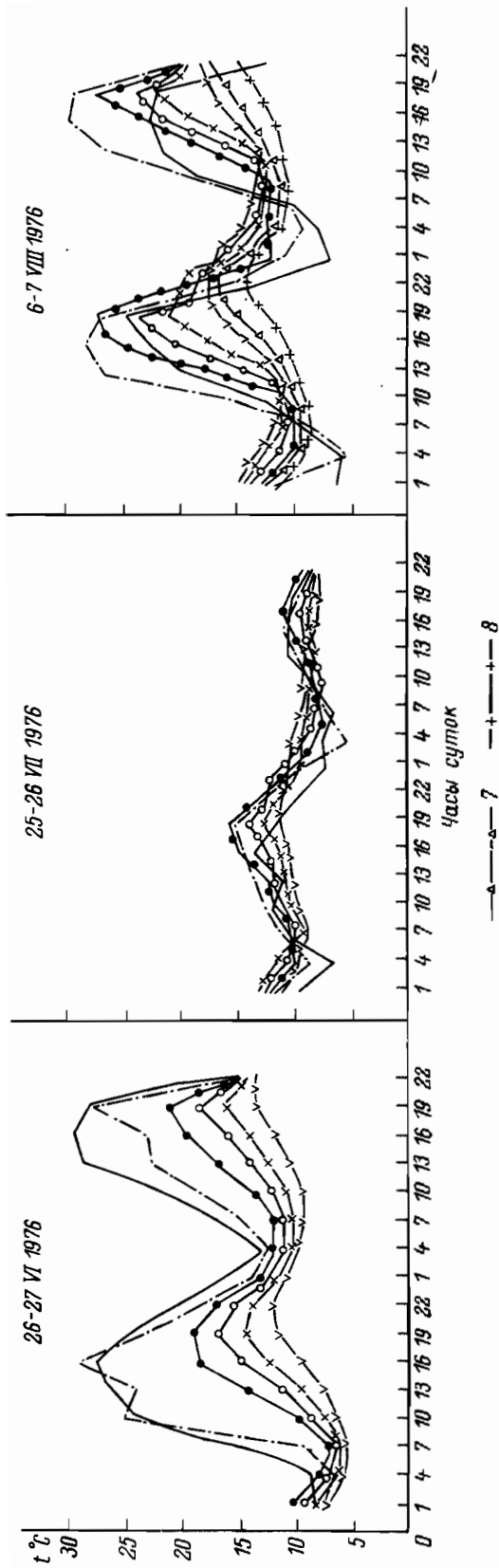
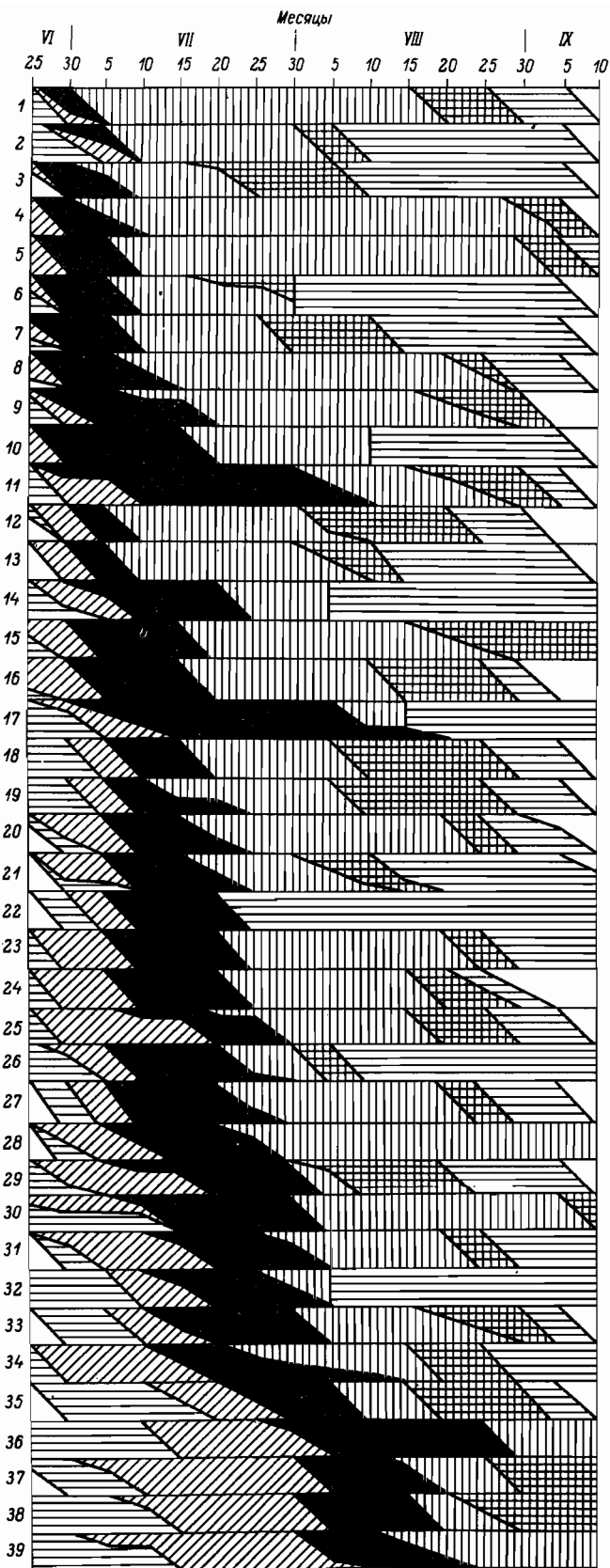


Рис. 4. Суточный ход температуры в элаково-разнотравном лугу на южном склоне берега р. Пясины. 7 — 20 см, 8 — 30 см. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.



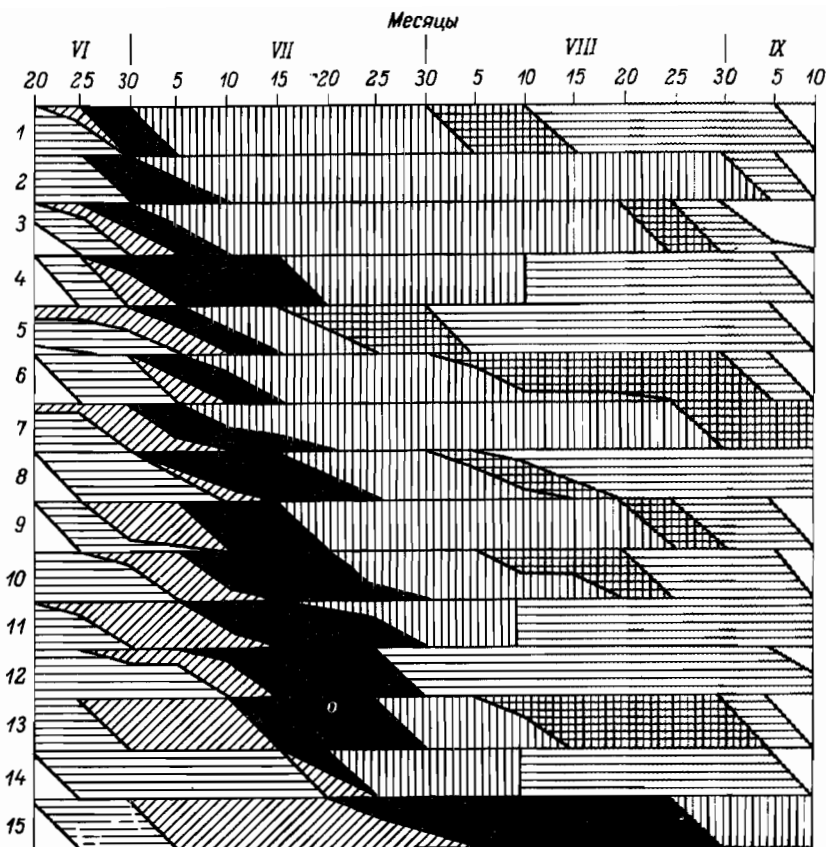


Рис. 6. Фенологический спектр осоково-кустарничково-ерниково-моховой мелкобугорковой тундры. 1 – *Eriophorum angustifolium*, 2 – *Betula nana*, 3 – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, 4 – *Parrya nudicaulis*, 5 – *Salix pulchra*, 6 – *S. reptans*, 7 – *Cassiope tetragona*, 8 – *Dryas punctata*, 9 – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, 10 – *Pedicularis lapponica*, 11 – *Ledum decumbens*, 12 – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, 13 – *Pedicularis capitata*, 14 – *P. sudetica* ssp. *interioroides*, 15 – *Arctagrostis latifolia*. Остальные обозначения те же, что на рис. 5.

активно вегетировать. Многие из них не успевают зацвести и в таком состоянии уходят под снег.

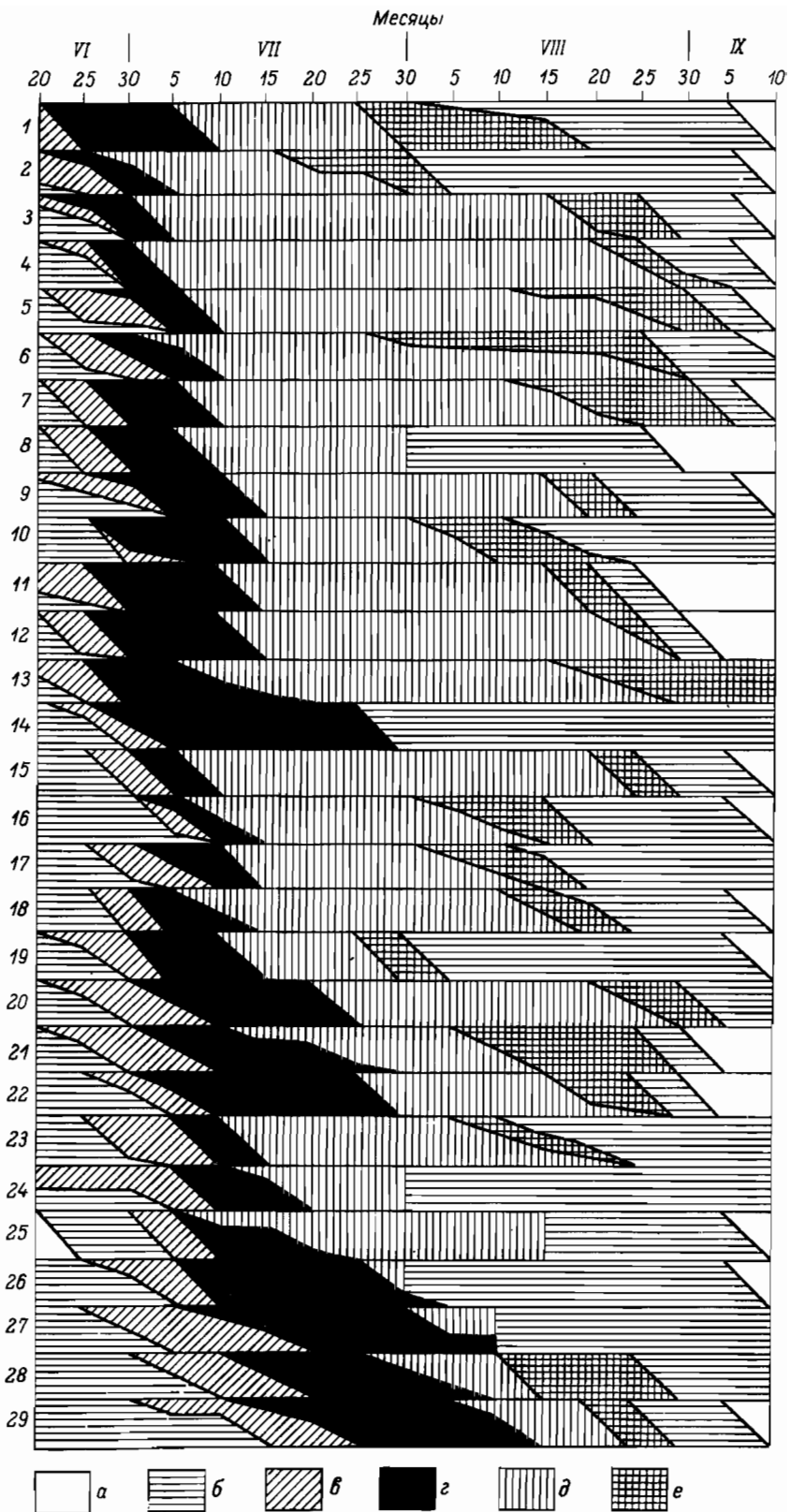
Зимний сезон начинается в конце 2-й декады сентября, когда устанавливается устойчивый снежный покров.

Изучение сезонной динамики растительных сообществ позволяет выявить фенологические типы растений, которые объединяют группы видов, цветущие в различные моменты вегетационного цикла, что определяет внешний вид сообщества. Последний не остается постоянным на протяжении вегетационного периода. Так, в зональных сообществах и на лугу за время с момента схода снежного покрова и до его установления сменяется 7 сезонных аспектов.

Первый, ранневесенний, коричневато-бурый в тундрах и преимущественно бурый на лугах образуют прошлогодняя трава, ветошь, веточки кустарничков и кустарничков.

←
Рис. 5. Фенологический спектр ерnikово-осоково-моховой пятнистой тундры.

1 – *Nardosmia frigida*, 2 – *Salix pulchra*, 3 – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, 4 – *Betula nana*, 5 – *Arctous alpina*, 6 – *Salix reptans*, 7 – *Draba pilosa*, 8 – *Pedicularis dasyantha*, 9 – *Parrya nudicaulis*, 10 – *Dryas punctata*, 11 – *Pinguicula villosa*, 12 – *Lagotis minor*, 13 – *Cassiope tetragona*, 14 – *Pedicularis sudetica* ssp. *interioroides*, 15 – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, 16 – *Epilobium davuricum*, 17 – *Sagina intermedia*, 18 – *Luzula nivalis*, 19 – *Juncus biglumis*, 20 – *Tofieldia coccinea*, 21 – *Pedicularis lapponica*, 22 – *P. capitata*, 23 – *Minuartia rubella*, 24 – *Ledum decumbens*, 25 – *Saxifraga nelsoniana*, 26 – *Andromeda polifolia* ssp. *pumila*, 27 – *Saxifraga spinulosa*, 28 – *Stellaria ciliatosepala*, 29 – *Saxifraga hirculus*. Периоды развития: а – покой, б – вегетация, в – бутонизация, г – цветение, д – созревание плодов, е – диссеминация.



Продолжается он в среднем 10–15 дней до появления первых признаков вегетации. В конце июня в зональных сообществах он сменяется зеленым аспектом благодаря разворачивающимся листочкам *Betula nana* и молодым побегам *Dryas punctata* и *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*. Цветущие растения редки и малочисленны (*Draba pilosa*, *Nardosmia frigida*). Через неделю начинают активно цвести массовые, но слабоаспектирующие *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Salix lanata*, *S. pulchra*, *S. reptans*, *Arctous alpina*. В луговом сообществе зеленый фон образуют листья злаков и разнотравья. Встречаются редкие цветущие экземпляры *Arabis septentrionalis*, *Pedicularis dasyantha*.

Продолжительность поздневесеннего аспекта около 10 дней. Его сменяет раннелетний, преимущественно белый аспект цветущей *Dryas punctata*. Одновременно с ней цветут *Cassiope tetragona*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Pedicularis capitata*, *P. lapponica* в тундрах и *Antennaria villifera* на лугах. Этот аспект является общим для всех изученных сообществ, но наиболее ярко выражен на южных склонах яров; он держится около 2 недель начиная с конца 1-й декады июля. В середине июля в зональных сообществах начинают цвести *Stellaria ciliatosepala*, *Minuartia arctica*, *Saxifraga spinulosa*, *S. hirculus*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, а также *Silene paucifolia* и *Pedicularis verticillata* в моховом ольшанике. Это малообильные и слабоаспектирующие виды, поэтому основной фон дают зеленые листья *Betula nana*. На лугах в это время можно наблюдать один из самых красочных аспектов (сиренево-малиновый), образованный цветущими *Astragalus subpolaris*, *Hedysarum arcticum*, *Myosotis asiatica*. Его дополняют белые цветы *Cerastium maximum*, *Valeriana capitata*, *Arenaria stenophylla* ssp. *polaris*. Спустя 2 недели он сменяется следующим, не менее красочным аспектом (желтым) цветущих *Arnica iljinii* и *Pyrethrum bipinnatum* с примесью малиновых цветов *Dianthus repens* и *Thymus reverdattoanus*. На плакорях позднелетний аспект выражен слабо или совсем не выражен. В основном происходит смена групп цветущих растений. Начинают цвести малочисленные в тундрах этой подзоны злаки *Deschampsia borealis*, *Arctagrostis latifolia*, *Koeleria asiatica*, *Poa alpigena*.

Наиболее выразителен в зональных сообществах раннеосенний аспект покрасневших листьев *Betula nana*. Начинается он в первых числах сентября и продолжается 5–7 дней. На лугах этот аспект (зеленый) образован вегетативными органами разнотравья и красноватыми метелками злаков. К середине сентября тундра постепенно приобретает коричневато-бурую окраску (как и ранней весной), сезонный цикл развития заканчивается (опадает листья у некоторых видов кустарников и кустарничков, отмирают листья у большинства травянистых видов), растения переходят к зимнему покою.

Первые цветущие растения появляются почти одновременно во всех изученных сообществах – в последней декаде июня (табл. 2). В плакорных тундрах раньше других начинают цвести *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Juncus biglumis*, *Salix lanata*, *S. pulchra*, *S. reptans*, *Betula nana*, *Alnaster fruticosus*, *Draba pilosa*, *Arctous alpina*, *Pedicularis dasyantha*, *Nardosmia frigida*. В злаково-разнотравном сообществе, кроме некоторых общих с тундровыми сообществами видов (см. рис. 8), рано зацветают *Carex melanocarpa*, *Luzula confusa*, *Arabis septentrionalis*. В дальнейшем число цветущих видов быстро увеличивается, достигая максимума в зональных тундрах в конце 1-й, а в луговых группировках южного склона – в конце 3-й декады июля.

Общая продолжительность цветения во всех сообществах составляет чуть больше 2 месяцев. Исключение составляет кустарниково-осоково-моховая пятнистая тундра, где общий период цветения короче на 15–20 дней из-за отсутствия поздноцветущих

Рис. 7. Фенологический спектр кустарничково-кустарниково-мохового ольшаника.

1 – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, 2 – *Juncus biglumis*, 3 – *Salix lanata*, 4 – *Alnaster fruticosus*, 5 – *Betula nana*, 6 – *Salix pulchra*, 7 – *Nardosmia frigida*, 8 – *Arctous alpina*, 9 – *Rhodiola borealis*, 10 – *Parrya nudicaulis*, 11 – *Stellaria ciliatosepala* (под кустом *Alnaster fruticosus*), 12 – *Luzula nivalis*, 13 – *Salix reptans*, 14 – *Cerastium beeringianum* ssp. *beeringianum*, 15 – *Cassiope tetragona*, 16 – *Pedicularis dasyantha*, 17 – *Minuartia arctica*, 18 – *Gastrolychnis affinis*, 19 – *Epilobium davuricum*, 20 – *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, 21 – *Dryas punctata*, 22 – *Minuartia rubella*, 23 – *Tofieldia coccinea*, 24 – *Pedicularis capitata*, 25 – *Saxifraga nelsoniana*, 26 – *Potentilla stipularis*, 27 – *Stellaria ciliatosepala*, 28 – *Ledum decumbens*, 29 – *Valeriana capitata*, 30 – *Pyrola grandiflora*, 31 – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, 32 – *Minuartia macrocarpa*, 33 – *Pedicularis verticillata*, 34 – *Saxifraga spinulosa*, 35 – *Silene paucifolia*, 36 – *Arctagrostis latifolia*, 37 – *Poa alpigena*, 38 – *Deschampsia borealis*, 39 – *Koeleria asiatica*. Остальные обозначения те же, что на рис. 5.

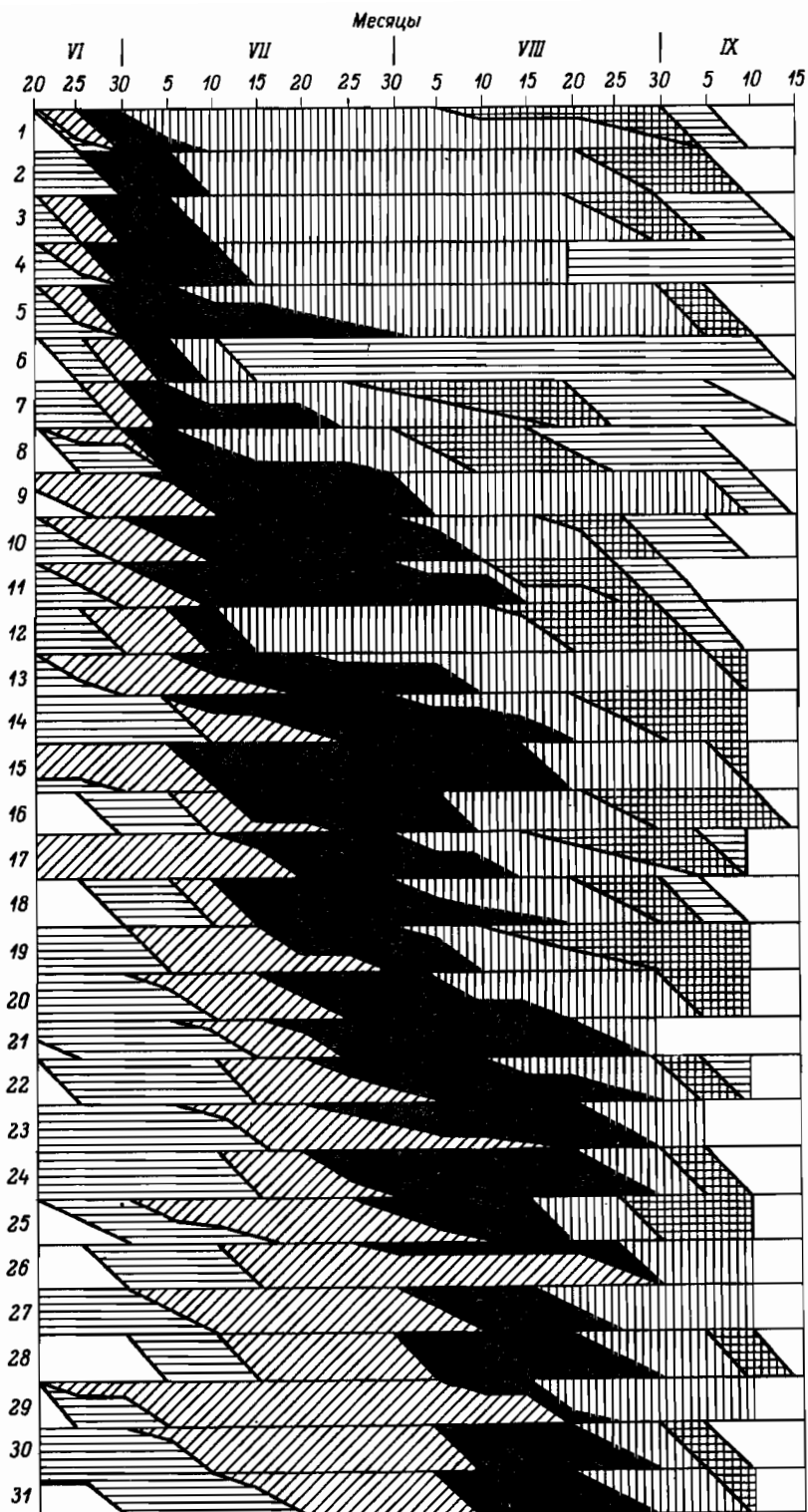


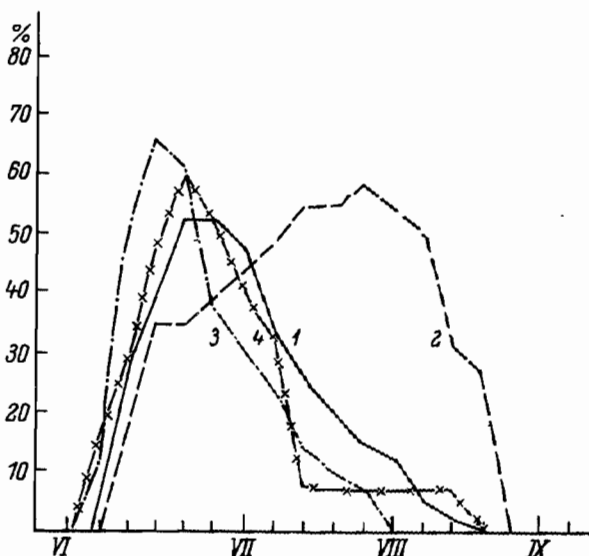
Рис. 8. Фенологический спектр злаково-разнотравного луга на южном склоне берега р. Пясины.

1 - *Arctous alpina*, 2 - *Betula nana*, 3 - *Carex melanocarpa*, 4 - *Luzula confusa*, 5 - *Arabis septentrionalis*, 6 - *Salix pulchra*, 7 - *S. nummularia*, 8 - *Dryas punctata*, 9 - *Polemonium boreale*, 10 - *Myosotis asiatica*, 11 - *Erigeron eriocephalus*, 12 - *Antennaria villifera*, 13 - *Astragalus subpolaris*, 14 - *Arenaria stenophylla* ssp. *polaris*, 15 - *Artemisia borealis*, 16 - *Hedysarum arcticum*, 17 - *Valeriana capitata*, 18 - *Pachypleurum alpinum*, 19 - *Cerastium maximum*, 20 - *Silene paucifolia*, 21 - *Thymus reverddattoanus*, 22 - *Astragalus frigidus*, 23 - *Dianthus repens*, 24 - *Pyrethrum bipinnatum*, 25 - *Arnica iljinii*, 26 - *Campanula langs-dorffiana*, 27 - *Koeleria asiatica*, 28 - *Sanguisorba officinalis*, 29 - *Armeria maritima*, 30 - *Poа arctica*, 31 - *Arctagrostis arundinacea*. Остальные обозначения те же, что на рис. 5.

Рис. 9. Кривые цветения растений в различных сообществах.

1 — ерничково-осоково-моховая пятнистая тундра; 2 — осоково-кустарничково-ерничково-моховая мелкобугорковая тундра; 3 — кустарничково-кустарничково-моховой ольшаник; 4 — злаково-разнотравный луг.

По оси ординат — число видов (%); по оси абсцисс — месяцы.



злаков, представленных во всех остальных сообществах и определяющих конечную дату периода цветения.

Кривые цветения в зональных сообществах (одновершинные, с быстронарастающей восходящей ветвью и более пологой нисходящей) свидетельствуют о том, что основная масса растений плакорных тундр является видами раннецветущими (рис. 9). Это отмечено и для тундровых сообществ в подзоне типичных тундр (Деева, 1976). Кривая цветения злаково-разнотравного луга имеет другой вид. При сходной продолжительности цветения для нее характерно замедленное ступенеобразное нарастание восходящей ветви, достаточно крутой спад нисходящей, отсутствие ярко выраженного пика максимального цветения. Объясняется это экологической неоднородностью данного биотопа. Верхние части южных склонов берега р. Пясины суше и дренированнее нижних, на них в разное время сходит снежный покров, что сказывается на динамике оттаивания мерзлоты. В то же время изменения гидротермического режима сверху вниз по склону постепенны и резких границ в растительном покрове провести не удастся: изменения в составе видов и доминантов не происходит, меняется лишь их обилие, распределение основной массы видов довольно диффузное. Характер покрова в верхней и нижней частях склона определяется изменением обилия некоторых видов: вверху более обильны злаки *Festuca cryophila*, *F. vivipara*, *Poa alpigena*, в средней и нижней частях преобладают виды разнотравья — *Astragalus subpolaris*, *Hedysarum arcticum*, *Cerastium maximum*, *Arnica iljini*, *Pyrethrum bipinnatum*. Растительную группировку южного склона, вероятно, следует рассматривать как клинальное сообщество (Василевич, 1967). Эти особенности структуры растительного покрова луговых группировок южных склонов отражаются и на характере прохождения фенофаз. У растений в верхней части склона фенологические фазы наступают раньше, чем у тех же растений в средней и нижней частях. Разновременность появления цветущих экземпляров у одних и тех же видов в разных частях склона увеличивает общую продолжительность цветения и плодоношения в данном сообществе. Средняя продолжительность цветения отдельных видов растений в злаково-разнотравном сообществе выше, чем в других, почти в 1.5 раза.

Таблица 2

Даты наступления основных фаз генеративного цикла у растений в различных сообществах

Сообщество	Появление первых цветущих растений	Достижение максимума цветущих видов	Появление первых плодоносящих растений	Достижение максимума плодоносящих видов
Ерничково-осоково-моховая пятнистая тундра	20–25 VI	5 VII	25–30 VI	25 VII
Осоково-кустарничково-ерничково-моховая мелкобугорковая тундра	25–30 VI	10 VII	30 VI–5 VII	30 VII
Кустарничково-кустарничково-моховой ольшаник	25–30 VI	10 VII	30 VI–5 VII	5 VIII
Злаково-разнотравный луг	25–30 VI	30 VII	30 VI–5 VII	25 VIII

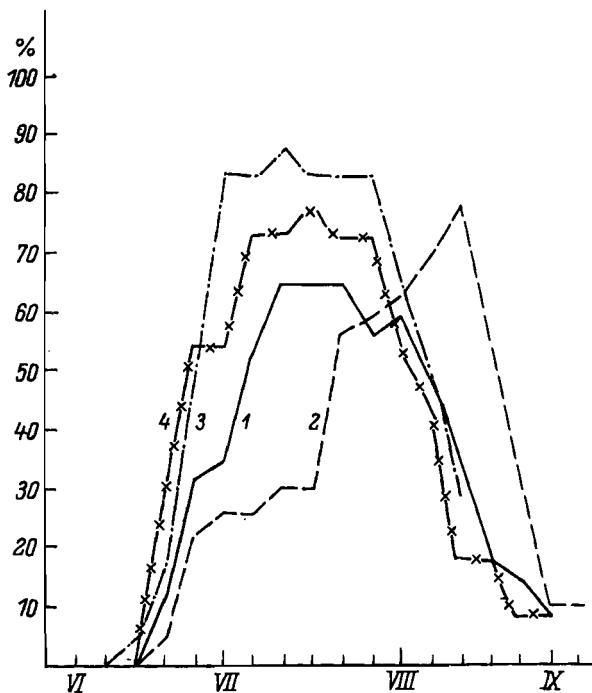


Рис. 10. Кривые плодоношения растений в различных сообществах.

Обозначения те же, что на рис. 9.

Первые плодоносящие растения, так же как и первые цветущие, появляются во всех сообществах в одни и те же сроки — в начале 1-й декады июля (см. табл. 2). В плакорных тундрах раньше всех завязываются плоды у *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Salix lanata*, *S. pulchra*, *Betula nana*, *Ainaster fruticosus*, несколькими днями позже появляются плоды у *Juncus biglumis*, *Salix reptans*, *Draba pilosa*, *Arctous alpina*, *Nardosmia frigida*. В злаково-разнотравном сообществе на южном склоне первым начинает плодоносить *Arctous alpina*, следом за ним — *Betula nana*, *Carex melancarpa*, *Salix pulchra*, *S. lanata*, *S. nummularia*, *Arabis septentrionalis*. Максимум плодоносящих видов отмечен в зональных сообществах в конце июля—начале августа, в злаково-разнотравной группировке — в последней декаде августа. Продолжительность периода от начала до максимума плодоношения колеблется от 1 месяца в плакорных тундрах до 2 — на южном склоне.

Кривые плодоношения в зональных сообществах (рис. 10) одновыпуклые, с достаточно круто восходящими и нисходящими ветвями, что объясняется двумя причинами: значительной средней продолжительностью плодоношения отдельных растений, а также некоторым равновесием между числом видов, приступивших к плодоношению, и числом видов, его завершающим. Для кривой плодоношения злаково-разнотравного сообщества характерно медленное нарастание восходящей ветви, резкий спад нисходящей и в отличие от кривой цветения хорошо выраженный пик.

Наибольшая средняя продолжительность созревания плодов (около 40 дней) у растений в кустарничково-осоково-моховой пятнистой и мелкобугорковой тундрах, в моховом ольшанике и на злаково-разнотравном лугу она меньше в среднем на 7 дней.

Общий период плодоношения в сообществах равен в среднем 2,5 месяцам. В кустарничково-осоково-моховой пятнистой тундре из-за отсутствия позднотцветущих злаков он короче на 10 дней.

Первые обсеменяющиеся растения во всех сообществах появляются приблизительно в одно и то же время — в конце 2-й декады июля. В зональных сообществах первыми созревают плоды у *Salix pulchra*, *S. lanata*, несколько позже появляются зрелые плоды у *Juncus biglumis*, *Nardosmia frigida*. На южном склоне раньше других начинают обсеменяться *Dryas punctata* и *Salix nummularia*. В плакорных тундрах наибольшее число видов обсеменяется в конце 2-й—начале 3-й декады августа, в луговых сообществах — в последних числах августа—начале сентября. В год наших наблюдений плоды завязались, но в дальнейшем засохли и опали у *Minuartia rubella*, *Pedicularis sudetica*, *Ledum decumbens* и *Andromeda polifolia*, у брусники плоды созрели в кустарничково-кустарничково-моховом ольшанике; в осоково-кустарничково-ерничково-моховой мелкобугорковой тундре она цвела, но плоды не завязались.

Продолжительность цикла с момента вегетации и до конца плодоношения (рабочее название „условно законченный цикл“) у исследованных растений варьирует от 45 до 85 дней. В зависимости от его длины все растения объединены в следующие 3 группы.

1. 45—60 дней: *Eriophorum angustifolium*, *Juncus biglumis*, *Luzula nivalis*, *Salix pulchra*, *S. lanata*, *Stellaria ciliatosepala*, *Gastrolychnis affinis*, *Sagina intermedia*, *Dryas punctata*, *Potentilla stipularis*, *Epilobium davuricum*, *Pedicularis dasyantha*, *Nardosmia frigida*.

2. 60–75 дней: *Poa alpigena*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *S. reptans*, *S. nummularia*, *Betula nana*, *Tofieldia coccinea*, *Minuartia rubella*, *Rhodiola borealis*, *Draba pilosa*, *Parrya nudicaulis*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. hirculus*, *S. spinulosa*, *Pachypleurum alpinum*, *Hedysarum arcticum*, *Cassiope tetragona*, *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Myosotis asiatica*, *Lagotis minor*, *Pedicularis capitata*, *P. lapponica*, *P. verticillata*, *Valeriana capitata*, *Pinguicula villosa*, *Erigeron eriocephalus*, *Antennaria villifera*, *Arnica iljinii*.

3. 75–90 дней: *Arctagrostis latifolia*, *A. arundinacea*, *Deschampsia borealis*, *Koeleria asiatica*, *Poa arctica*, *Carex melanocarpa*, *Alnaster fruticosa*, *Silene paucifolia*, *Arenaria stenophylla* ssp. *polaris*, *Cerastium maximum*, *Dianthus repens*, *Arabis septentrionalis*, *Sanguisorba officinalis*, *Polemonium boreale*, *Armeria maritima*, *Astragalus subpolaris*, *Ledum decumbens*, *Thymus reverdattoanus*, *Campanula langsdorffiana*, *Artemisia borealis*, *Pyrethrum bipinnatum*.

Первая группа самая малочисленная (13 видов), состоит из 7 арктических, 4 гипоарктических и 2 бореальных видов, однако среди них есть массовые и широко распространенные (*Dryas punctata*, *Salix lanata*, *S. pulchra*, *Eriophorum angustifolium*). Следующая группа видов (29), продолжительность периода с начала вегетации и до конца плодоношения которых в среднем 2.5 месяца, состоит преимущественно из видов с арктическим и арктоальпийским (21) распространением. Гипоарктические виды (8) составляют всего четвертую часть ее видового разнообразия, но среди них оказались такие массовые виды, как *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*. Последняя группа видов (21) объединяет растения, „условно законченный цикл” которых варьирует от 2.5 до 3 месяцев.

В широтно-географическом отношении здесь в почти равной степени представлены виды арктической и гипоарктической фракций. Большинство из них приурочено к интразональным местообитаниям. Из видов зональных сообществ отмечены *Alnaster fruticosa*, *Ledum decumbens*, *Deschampsia borealis*. Таким образом, между длиной периода от начала вегетации до конца плодоношения и широтной принадлежностью вида прослеживается положительная корреляция: у видов с бореальным и гипоарктическим ареалом распространения продолжительность его у большинства представителей составляет 2.5–3 месяца, у арктических и арктоальпийских – 2–2.5. И хотя семенное возобновление – не единственный фактор, определяющий жизнеспособность вида в высоких широтах, можно предположить, что виды с более коротким „условно законченным циклом” имеют больше преимуществ при заселении высокоарктических территорий, где вегетационный сезон укорочен.

В заключение кратко остановимся на особенностях фенологии растений в подзоне южных тундр.

Общий вегетационный период растений продолжается около 3 месяцев. Начинается он в конце 1-й декады июня и заканчивается в начале 2-й декады сентября. Вегетационный период подразделяется на 3 сезона (весну, лето, осень) и 7 периодов: ранневесенний, поздневесенний, раннелетний, среднелетний, позднелетний, раннеосенний и позднеосенний. За это время в плакорных тундрах сменяется 7 сезонных аспектов, из которых 2 красочных: раннелетний, образованный цветущей *Dryas punctata* в сочетании с *Ledum decumbens*, *Cassiope tetragona*, и раннеосенний – покрасневших листьев *Betula nana*. В злаково-разнотравном сообществе южного склона также сменяется 7 аспектов, из них 3 красочных (раннелетний – *Dryas punctata*, среднелетний – цветущих бобовых и позднелетний – цветущих *Arnica iljinii* и *Pyrethrum bipinnatum*). Отличительная черта исследованных сообществ – одновременность в наступлении генеративных фаз: цветения, плодоношения, обсеменения, что объясняется сходством флористического состава и разнообразием феноритмологических типов. Почти в любом из них присутствуют такие виды, как *Betula nana*, *Salix pulchra*, *Dryas punctata*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*. Определенное значение имеет и общая выровненность экологических факторов, в частности достаточно высокая прогреваемость почвы в различных сообществах.

Максимум цветения в зональных сообществах отмечен в первой, на южном склоне – в последней декаде июля; максимум плодоношения – месяц спустя после пика цветения.

Средняя продолжительность цветения растений в луговом сообществе в 1.5 раза выше таковой у растений плакорных тундр, что отчасти можно объяснить экологиче-

ской неоднородностью берегового склона. В тоже время средняя продолжительность плодоношения во всех изученных сообществах достаточно близка.

Продолжительность периода с начала вегетации и до конца плодоношения („условно законченный цикл“) у большинства гипоарктических и бореальных видов равна 2.5–3 месяцам, у арктических и арктоальпийских – 2–2.5.

Л и т е р а т у р а

- А л е к с а н д р о в а В. Д. Фенология растений и сезонные аспекты в подзоне арктических тундр. – Тр. фенол. совещания 1957 г. Л., 1960, с. 209–218.
- А л е к с а н д р о в а В. Д. Сезонная динамика растительных сообществ в Арктике. – В кн.: Проблемы Севера. М.; Л., 1961, вып. 4, с. 59–74.
- А л е к с а н д р о в а В. Д., Жадринская Н. Г. Смены аспектов в тундрах острова Большого Ляховского. – Тр. Аркт. н.-и. ин-та. 1963, т. 224, с. 37–53.
- Б о г д а н о в с к а я - Г и е н з ф И. Д. Природные условия и олени пастбища острова Колгуева. – Тр. Ин-та поляр. землед., животнов. и промысл. хоз-ва. 1938, вып. 2, с. 7–162.
- В а с и л е в и ч В. И. К методике анализа границ фитоценозов. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1967, т. 72, вып. 3, с. 85–93.
- Д е е в а Н. М. Фенологическая характеристика растительных сообществ западного Таймыра. – Ботан. журн., 1976, т. 61, № 9, с. 1204–1215.
- Д е е в а Н. М. Сезонное развитие растений и растительных сообществ Таймырского биогеоценологического стационара. – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980, с. 59–104.
- М о с к а л е н к о Н. Г. Сезонное развитие некоторых фитоценозов лесотундры Средней Сибири (по материалам района Норильска): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1966а. 20 с.
- М о с к а л е н к о Н. Г. О кривых цветения некоторых тундровых фитоценозов окрестностей г. Норильска. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966б, т. 71, вып. 6, с. 128–135.
- П о л о з о в а Т. Г., Б о ч М. С. Основные черты фенологии растений. – В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., 1970, с. 307–336.
- П о л о з о в а Т. Г., Д е е в а Н. М. Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах Таймырского биогеоценологического стационара. – В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978, с. 144–165.
- Р о м а н о в а Е. Н. Микроклимат тундр в районе Таймырского стационара. – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 35–44.
- Ш а м у р и н В. Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений в районе бухты Тикси. – Тр. фенол. совещания 1957 г. Л., 1960, с. 279–289.
- Ш а м у р и н В. Ф. О понятии „аспект“ и смене аспектов в тундровых ценозах. – В кн.: Проблемы ботаники. М.; Л., 1962, т. 4, с. 198–207.
- Ш а м у р и н В. Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. – В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л., 1966, с. 5–125.

О. М. Паринкина

МИКРООРГАНИЗМЫ В СООБЩЕСТВАХ ЮЖНЫХ ТУНДР ТАЙМЫРА

(Центральный Музей почвоведения им. В. В. Докучаева)

Микробиологические исследования в районе метеостанции „Кресты Таймырские” проводились в течение вегетационных сезонов 1975–1977 гг. Они предусматривали определение численности и качественного состава микрофлоры, размера продукции бактериальной массы и скорости разложения растительного опада.

Для всех изучавшихся почв характерна слабокислая и кислая реакция почвенного раствора, небольшое содержание гумуса и основных элементов минерального питания (азота, фосфора, калия), довольно узкое отношение C : N (табл. 1). На большей части района исследований вследствие легкого механического состава почв видимого оглеения нет или интенсивность его невелика.

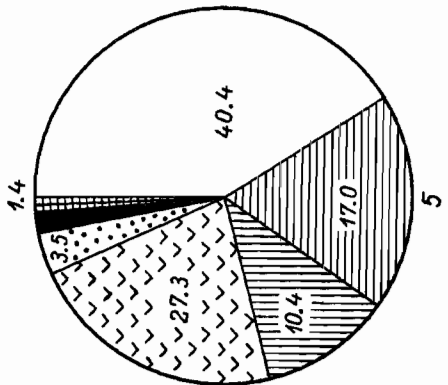
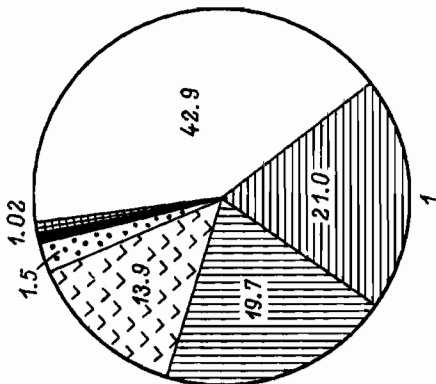
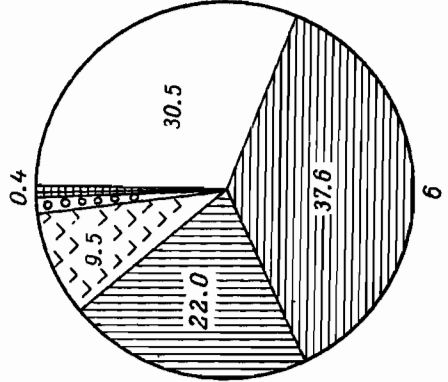
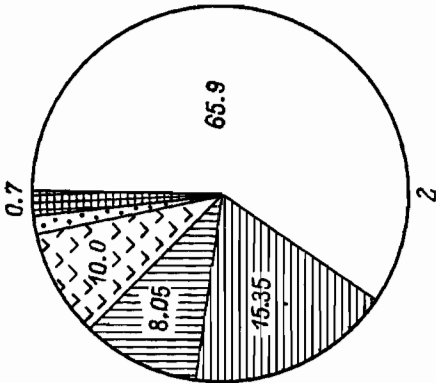
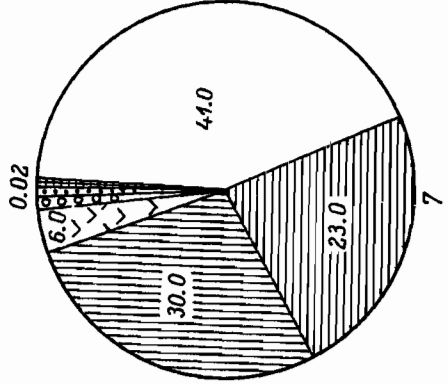
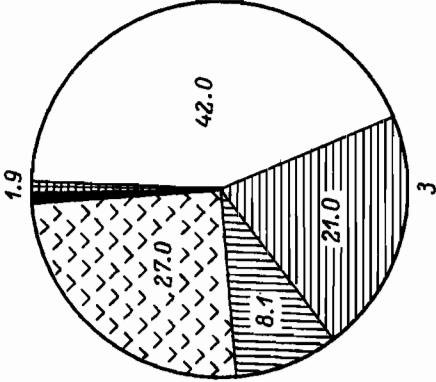
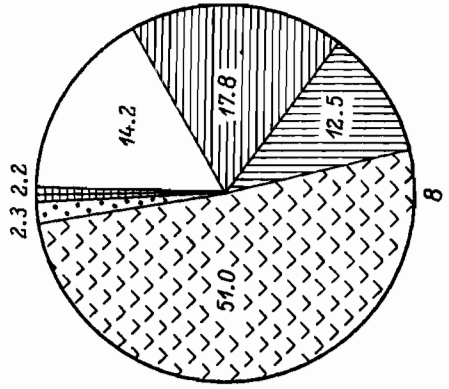
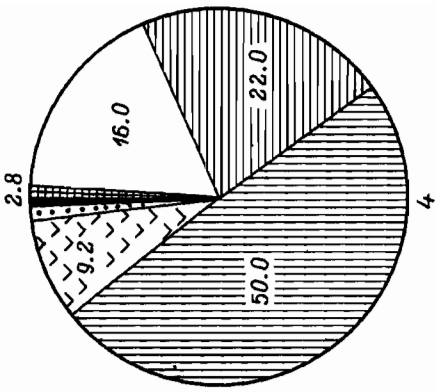
В изучавшихся почвах, бедных по содержанию гумуса и азота, преобладают олиготрофные и олигонитрофильные микроорганизмы, способные довольствоваться ничтожным содержанием в среде элементов питания. В большинстве исследованных почв эти бактерии составляют более половины от общего количества определяемых микроорганизмов (рис. 1). Хорошо представлена группа микроорганизмов, усваивающих минеральные формы азота. В почвах с отсутствием торфонакопления и узким отношением C : N на их долю приходится до 50% от общего количества микроорганизмов (рис. 1).

Во всех исследованных почвах наиболее многочисленны бактерии (от 80 до 99%). Количество спорозоносных форм ничтожно мало (0.08–3.5%). Однако в осоково-моховом болоте их содержание достигает 17.6% от общей численности микроорганизмов. Плесневые грибы присутствуют в незначительных количествах (до 1.5% от общего числа микроорганизмов). Преобладают грибы родов *Penicillium* и *Mucor*. Значительно реже встречаются *Trichoderma* и *Aspergillus*. Более разнообразен состав микрофлоры в ризосфере ряда цветковых растений, под покровом некоторых лишайников и водорослей, а также в разлагающемся опаде кустарников, злаков и двудольных. Здесь очень небольшим числом видов представлены *Fusarium*, *Cladosporium*, *Sclerotinia*, *Cryptococcus*, *Phoma*, *Aureobasidium*, *Dicoccum*, *Mortierella*, *Rhizopus*, *Stemphylium* и др.

Актиномицеты составляют также небольшую часть микрофлоры (1–5%). Их количество возрастает в ризосфере *Dryas punctata*, под коркой водорослей (*Nostoc*, *Stigonema*), под покровом лишайников (*Lecidea hypnorum*, *Cladonia symphylicarpa*, *Alectoria ochroleuca*, *Bryoria nitidula*) и некоторых мхов (*Anthelia juratzkana*). Как правило, эти

Рис. 1. Процентное содержание основных физиологических групп микроорганизмов в различных почвах.

1 – корка пятна (0–3 см) кустарниково-осоково-моховой пятнистой тундры; 2 – там же, почва валика, гор. А₀А₁; 3 – осоково-кустарничково-ерниково-моховая тундра, бугорок, гор. А₀А₁; 4 – кустарниково-кустарничково-моховой ольшаник, гор. А₀А₁; 5 – злаково-разнотравный луг на южном склоне берега р. Пясины, гор. А₁; 6 – осоково-моховое болото, гор. А₁; 7 – антропогенный луг на южном склоне берега р. Пясины, гор. А₁; 8 – дриадовая тундра на щебнистом грунте, 0–3 см. а – олиготрофы, б – олигонитрофилы, в – микроорганизмы, использующие минеральный азот, г – микроорганизмы, использующие органический азот, д – актиномицеты, е – плесневые грибы, ж – маслянокислые бактерии, з – нитрификаторы, денитрификаторы, анаэробные азотфиксаторы и целлюлозоразлагающие бактерии.



Участок наблюдений	Глубина по профилю, см	рН		Гумус по Тюрниу, %	Углерод, %	Общий азот, %	С : N	Подвижные формы, мг/100 г почвы	
		H ₂ O	KCl					P ₂ O ₅	K ₂ O
Кустарничково-осоково-моховая пятнистая тундра. Пятно. Гор. Кd	0-2	7.4	6.8	0.69	0.40	0.04	10.0	1.3	7.2
	4-8 8-12	6.3 6.4	5.3 5.0	4.74 1.86	2.75 1.08	0.14 0.07	19.6 15.4	2.6 1.3	8.2 6.1
Осоково-кустарничково-ерничково-моховая тундра. Бугорок: гор. A _г гор. B _{gh}	6-11 11-20	5.6 6.0	4.8 4.6	27.1* 1.01	15.69 0.58	Не опр. 0.05	Не опр. 11.6	Нет 3.9	13.8 5.6
	2-10 10-40	6.7 6.8	5.1 5.4	3.08 2.20	1.79 1.27	0.11 0.08	16.2 15.9	1.3 1.3	1.5 13.0
Злаково-разнотравный луг южного склона берега р. Пясинь: гор. A ₁ гор. B	2-10 10-40	6.5 6.6	5.1 5.2	2.12 0.43	1.23 0.25	0.08 0.02	10.8 12.7	2.6 1.3	21.5 7.3
	0-3	6.5	5.2	1.74	1.07	0.05	20.2	1.25	20.49
Осоково-моховое болото. Мочажина. Гор. A _г Антропогенный луг на южном склоне берега р. Пясинь. Гор. A ₁	10-15 6-14	5.5 7.4	4.6 7.1	31.2* 3.1	18.06 1.8	Не опр. 0.20	Не опр. 9.0	13.8 Следы	8.25 44.06

Примечание. Химический анализ почв выполнен М. В. Чугуновой.

* Потери при прокаливании.

Таблица 2

Численность микроорганизмов, участвующих в круговороте азота
(тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы)

Участок наблюдений	Глубина по профилю, см	Аммонификаторы	Нитрификаторы	Денитрификаторы	Анаэробный азотфиксатор <i>Clostridium pasteurianum</i>	Олигонитрофилы
Кустарниково-осоково-моховая пятнистая тундра. Пятно. Гор. К _д	0-2	450	0.095	2.5	0.095	2000±204
Там же. Валик. Гор. А _т	4-8	2000	—	0.3	0.45	3400±140
Осоково-кустарничково-ерниково-моховая тундра. Бугорок. Гор. А _т	6-11	450	—	0.025	0.025	660±95
Там же. Гор. В _{gh}	11-20	450	—	—	0.009	44±8
Злаково-разнотравный луг южного склона берега р. Пясины. Гор. А ₁	2-10	2500	2.5	0.95	0.075	2190±96
Антропогенный луг южного склона берега р. Пясины, Гор. А ₁	2-5	4500	2.5	25.0	2.5	28 170±419
Дриадовая шебнистая тундра. Гор. АВ _т	0-3	9500	0.15	0.045	0.095	3533±138
Осоково-моховое болото. Мочажина. Гор. А _т	10-15	750	—	0.009	2.5	4480±260

микроорганизмы отсутствуют в собственно зональных биотопах на плакорах с хорошо развитой моховой дерниной и в местах с избыточным увлажнением и недостаточной аэрацией почв. В изучавшихся почвах преобладали актиномицеты из групп *Griseus*, *Albidus*, *Albus*, *Globisporus* и *Fradiae*. Видовой состав флоры актиномицетов крайне однообразен.

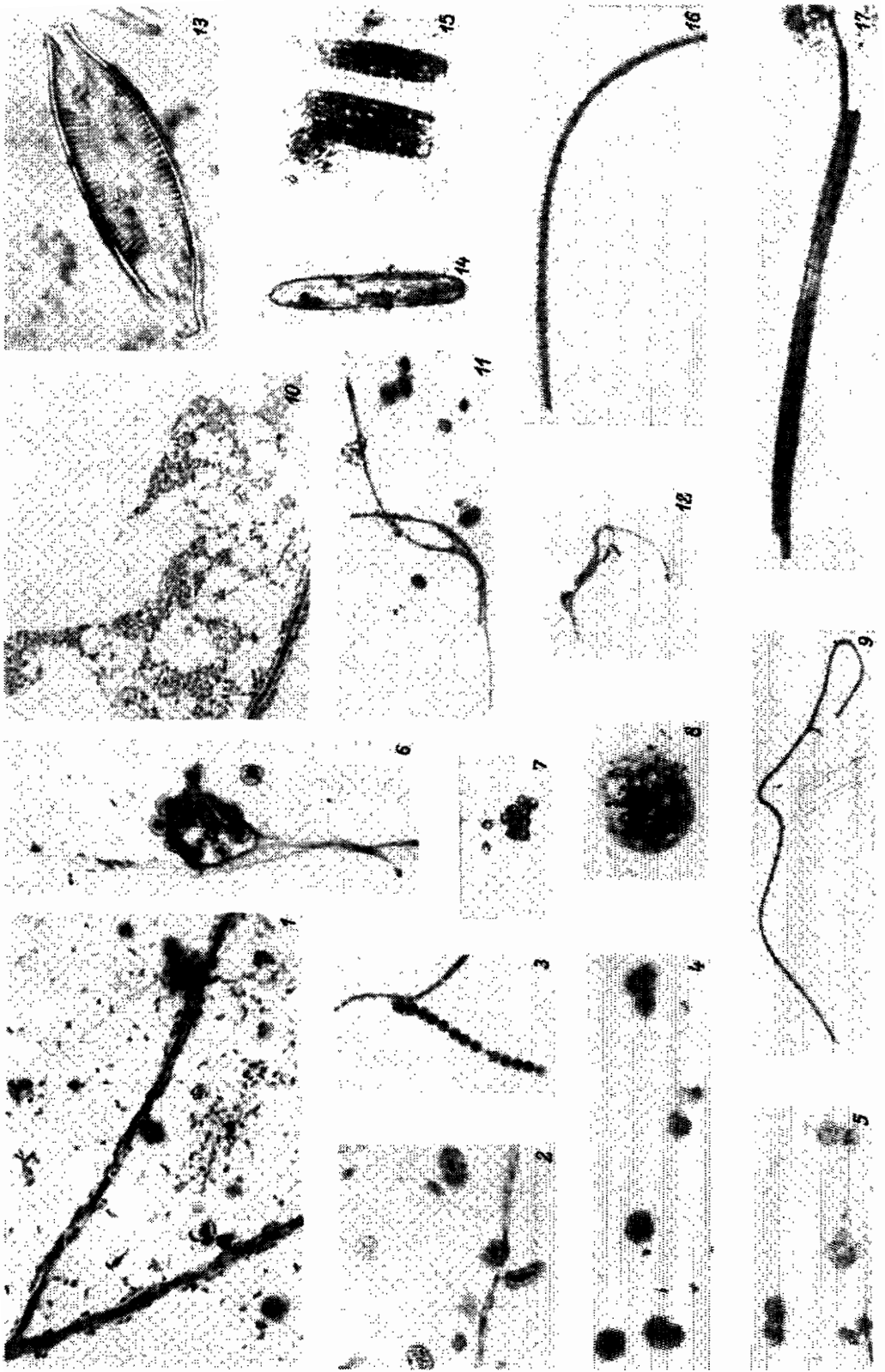
Выше отмечалось, что почвы рассматриваемого региона бедны азотом. По данным В. Д. Васильевской (1980), содержание азота в подстилке не превышает 0.6-0.9%. Во мхах, являющихся основным компонентом растительного покрова, на долю азота приходится 0.3-0.5%. В связи с этим целесообразно рассмотреть роль микроорганизмов в азотном балансе тундровых почв.

Как известно, пополнение запаса азота в почве может идти как за счет симбиотической азотфиксации, так и за счет фиксации атмосферного азота свободноживущими бактериями. Можно предполагать, что симбиотическая азотфиксация не вносит существенного вклада в азотный фонд в связи с незначительным распространением бобовых растений в основных тундровых ландшафтах. Из свободноживущих азотфиксаторов в исследованных нами почвах азотобактер не встречался. В ряде почв отмечен анаэробный фиксатор азота *Clostridium pasteurianum*, численность которого в верхних горизонтах почв колеблется в пределах 0.009-4.5 тыс. клеток на 1 г воздушно-сухой почвы.

Несмотря на то что анаэробные азотфиксаторы могут активно фиксировать атмосферный азот, ничтожное количество этих организмов или полное их отсутствие позволяет говорить об их незначительной роли в азотном балансе. Бедность опада азотом является причиной слабого развития группы аммонифицирующих микроорганизмов. Максимальная численность бактерий этой группы зафиксирована в органогенных горизонтах почв богатых злаково-разнотравных сообществ лугов южных склонов берега

Рис. 2. Микробный пейзаж корки пятна кустарниково-осоково-моховой пятнистой тундры. Увел. ×1000.

1, 2, 4, 5 - синезеленые водоросли р. *Synechocystis*; 3 - *Nostoc* sp.; 6 - плесневые грибы; 7 - синезеленые водоросли р. *Microcystis*; 8 - почвенная амеба; 9 - синезеленые водоросли р. *Spirulina*; 10 - скопление бактериальных клеток; 11, 12 - синезеленые водоросли р. *Plectonema*; 13-15 - диатомовые водоросли; 16 - синезеленые водоросли р. *Oscillatoria*; 17 - синезеленые водоросли р. *Schizothrix*.



р. Пясины и в местах интенсивной деятельности животных, обогащающих почвы органическим азотом (кормовые „столики” птиц, норы песцов, колонии грызунов) (см. рис. 1). Нитрифицирующие бактерии, если и обнаруживались, то в незначительных количествах (0.045–2.5 тыс. клеток на 1 г воздушно-сухой почвы) (табл. 2).

Ничтожное количество нитрификаторов свидетельствует о крайне низкой концентрации или полном отсутствии нитратов в почвах. Поэтому возможность протекания процесса денитрификации является весьма проблематичной, несмотря на присутствие в большинстве почв денитрифицирующих бактерий, для которых процесс восстановления нитратов не является обязательным.

В тундровых почвах значительную роль в сохранении и пополнении запасов азота должна играть олигонитрофильная микрофлора. Эта группа хорошо представлена на всех исследованных участках и составляет 14–37% от общего числа микроорганизмов (см. рис. 1). Максимальное количество олигонитрофилов отмечено в поверхностных слоях почвенного профиля. Повсюду они заметно преобладают над остальными сапрофитами. В рассматриваемых почвах в силу их бедности элементами минерального питания и азотом жизнедеятельность многих сапрофитов может быть подавлена, и олигонитрофилы должны играть первостепенную роль как в сохранении элементов почвенного плодородия, так и в процессах превращения органических веществ. Роль этой группы микроорганизмов в деструкции органики отмечалась рядом исследователей (Наплекова, 1970; Клевенская, 1971). Известно, кроме того, что многие олигонитрофилы способны к фиксации атмосферного азота и благодаря своему широкому распространению могут существенно пополнять запас азота.

Последней группой микроорганизмов, играющих далеко не последнюю роль в азотном балансе тундровых почв, являются синезеленые водоросли. У нас нет данных по их численности, но наблюдения за микробными пейзажами показали, что синезеленые представляют собой существенный компонент ценозов в почвах таймырских тундр. Согласно литературным данным, процент азотфиксирующих видов в составе флоры *Cyanophyta* наибольший в северных широтах (Голлербах, Штина, 1969). Активное развитие синезеленых в рассматриваемом регионе приурочено к весеннему и осеннему периодам вегетации. Летом почвы часто пересыхают, что ограничивает жизнедеятельность этой группы микроорганизмов.

Результаты изучения микробных пейзажей показывают, что особенно широко синезеленые распространены в поверхностных слоях открытого грунта пятен (рис. 2). Среди них преобладают виды *Synechocystis*, *Microcystis*, *Gloeocapsa*, *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Spirulina*, *Schizothrix*, *Plectonema*. Достаточно много здесь также диатомовых водорослей из класса *Pennatophyceae*. Большинство их представлено очень мелкими формами (10–15 мкм). В периоды достаточного увлажнения почвы водоросли являются доминирующим компонентом ценоза пятен.

В более влажной и кислой почве осоково-кустарничково-ерниково-моховой тундры качественный состав альгофлоры иной (рис. 3). Здесь обитают не встречавшиеся на пятнах голого грунта синезеленые водоросли *Tetrapedia* и желтозеленые *Goniochloris*, значительно реже встречались *Plectonema* и *Microcystis*, единичны диатомеи. По сравнению с открытым грунтом пятен бактериальное население здесь более однообразно, преобладают характерные сетчатые колонии палочковидных клеток — типичных компонентов микробных группировок почв под моховой дерниной, характерны скопления мелких клеток железо-марганцевых микроорганизмов. Более широко представлена протистофауна (амебы, жгутиконосцы).

Неожиданно бедным оказался ценоз микроорганизмов в почвах луговых сообществ (рис. 4). Здесь доминируют виды *Nocardia* и *Micromonospora*, реже встречается мицелий актиномицетов и плесневых грибов. Бактериальное население однообразно.

Рис. 3. Микробный пейзаж гор. А, А₁ почвы бугорка осоково-кустарничково-ерниково-моховой тундры. Увел. ×1000.

1, 2 — микроколонии бактериальных клеток; 3 — синезеленые водоросли р. *Microcystis*; 4, 5, 13 — скопления бактериальных клеток; 6 — железо-марганцевые бактерии; 7, 15 — почвенные амебы; 8 — синезеленые водоросли р. *Tetrapedia*; 9 — желтозеленые водоросли р. *Goniochloris*; 10 — водоросли пор. *Chlorococcales*; 11, 12 — почвенные простейшие; 14 — диатомовые водоросли; 16 — синезеленые водоросли р. *Plectonema*; 17 — жгутиконосец р. *Bodo*; 18 — цисты почвенных амеб, 19 — мицелий плесневых грибов с обрастаниями железо-марганцевых бактерий.



Таблица 3

Соотношение влияния факторов пространства и времени на численность бактерий

Участок наблюдений	Степень влияния, %	
	фактор времени	фактор пространства
Кустарниково-осоково-моховая пятнистая тундра. Пятно. Гор. К _d	99.6	0.4
Осоково-кустарничково-ерниково-моховая тундра. Гор. А _T	93.8	6.2
Кустарниково-кустарничково-моховой ольшаник. Гор. А _g	95.3	4.7
Злаково-разнотравный луг южного склона берега р. Пясины. Гор. А ₁	90.7	9.3
Осоково-моховое болото. Гор. А _T	84.0	16.0

Таблица 4

Месячная продукция и скорость возобновления бактериальной массы в почвах южных тундр

Участок наблюдений	Продукция, % от массы почвы (сухая масса)	Средняя скорость генерации, ч	Число генераций за месяц
Кустарниково-осоково-моховая пятнистая тундра. Пятно. Гор. К _d	0.12 (1975 г.)	20.1	12.0
	0.03 (1976 г.)	59.2	5.3
Осоково-кустарничково-ерниково-моховая тундра. Гор. А _T	0.02	63.7	4.9
Злаково-разнотравный луг южного склона берега р. Пясины. Гор. А ₁	0.04	24.3	8.8
Осоково-моховое болото. Гор. А _T	0.015	90.6	3.5

Таблица 5

Сравнительные данные по величине бактериальной продукции в почвах различных подзон Таймырской тундры

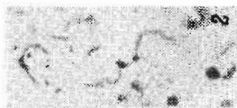
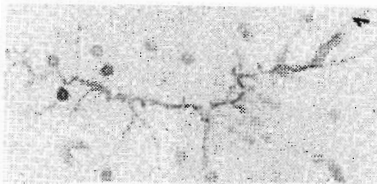
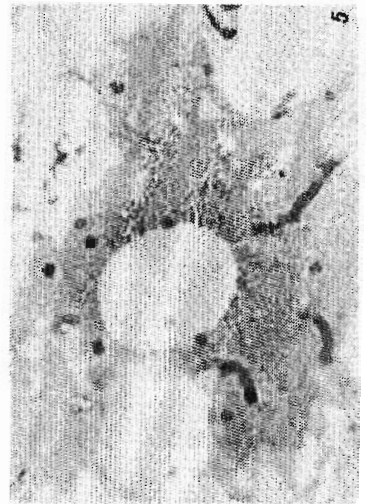
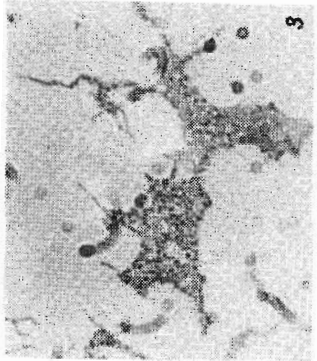
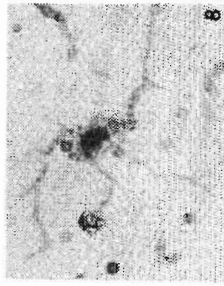
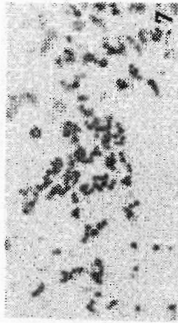
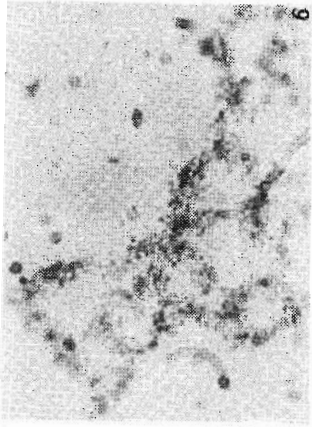
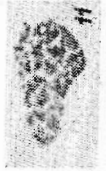
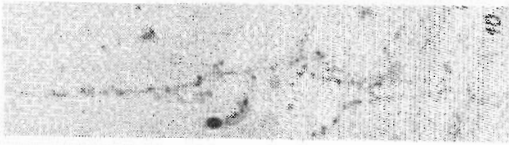
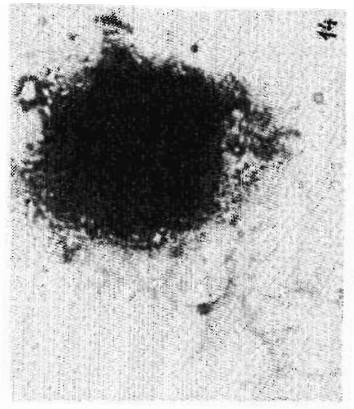
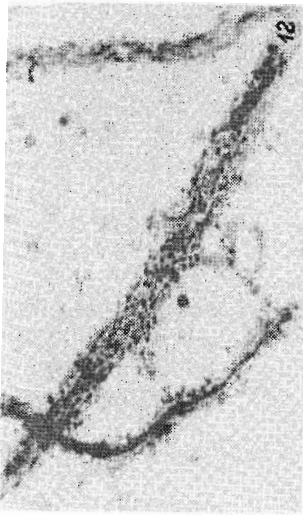
Подзона тундры	Пределы колебания продукции, % от массы почвы (сухая масса)
Арктические тундры: бухта М. Прончищевой пос. Диксон	0.11–0.23 0.011–0.018
Типичные тундры. Пос. Тарей	0.15–2.7
Южные тундры. Кресты Таймырские	0.02–0.12

Плотность обрастания педоскопов невелика. Альгофлора бедна. Простейшие в пейзаже почти не встречаются.

В противоположность этому суглинистые почвы под покровом кустарников (*Alnaster fruticosus*, *Betula nana*, *Salix pulchra*) и, особенно, у стланиковых форм *Larix sibirica* значительно более насыщены микроорганизмами (рис. 5, 6). В пейзаже много плесневых грибов, разнообразны бактерии. Альгофлора представлена преимущественно зелеными водорослями. По сравнению с ранее рассмотренными биотопами протистофауна в микробном пейзаже здесь значительно разнообразнее и богаче.

Рис. 4. Микробный пейзаж гор. А, почвы злаково-разнотравного луга южного склона берега р. Пясины. Увел. $\times 1000$.

1–3, 7–9, 14 – микроорганизмы р. *Nocardia*; 4, 5, 11 – скопления бактериальных клеток; 10 – *Micromonospora* sp.; 6, 12, 13 – плесневые грибы с обрастаниями железо-марганцевых бактерий.



Сравнивая полученные материалы с аналогичными данными из подзон типичных и арктических тундр, можно констатировать достаточную бедность микробценоза исследуемых почв как в качественном отношении, так и в степени насыщенности ценоза микроорганизмами. В первую очередь это относится к песчаным и супесчаным почвам и, по всей видимости, связано с неустойчивостью их водного режима. Правомочность этого утверждения подтверждается нашими данными по продукции бактериальной массы. Методическая сторона этих исследований рассмотрена в наших предыдущих работах (Паринкина, 1973, 1974).

Определение продукции производилось путем суммирования приростов биомассы с достоверными значениями критерия t в серии ежедневных наблюдений за динамикой численности бактерий с последующим переводом объемных величин в весовые. Удельный вес бактерий принимался равным единице, сухой вес — 25% от сырой биомассы. Статистическая обработка результатов предусматривала вычисление средней арифметической из всего объема выборок и ее ошибки. Достоверность изменения числа бактерий во времени оценивалась по стандартным значениям критерия различия (t) для двух смежных величин $t = \frac{x_1 - x_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$. Преимущественное влияние фактора времени, а не

фактора пространства на изменение числа бактерий подтверждалось однофакторным дисперсионным анализом данных ежедневного подсчета количества бактерий во всех исследованных почвах (табл. 3).

Анализ кривых динамики численности и биомассы бактерий (рис. 7) показывает, что интенсивность развития микробных сообществ практически во всех исследованных почвах довольно низка. Максимальные всплески численности бактерий зафиксированы в почвах корки пятна и злаково-разнотравного луга на южном склоне берега р. Пясины. В остальных случаях интенсивность возобновления микробной массы невелика, отражением чего являются крайне низкие величины размера бактериальной продукции (табл. 4).

Сравнивая результаты настоящих наблюдений с аналогичными данными, полученными для подзоны типичных и арктических тундр Таймыра, мы вынуждены констатировать, что в южных тундрах с несколько более продолжительным вегетационным периодом и большей суммой положительных температур месячный размер бактериальной продукции фактически не превышает, а в ряде случаев ниже такового для арктических тундр (табл. 5).

Приведенные выше соображения о возможном отрицательном влиянии на развитие микрофлоры неустойчивого водного режима в почвах легкого механического состава побудили нас провести наблюдения за динамикой численности бактерий на протяжении всего вегетационного периода. С целью ограничения числа факторов, воздействующих на развитие микрофлоры, и возможности сопоставления с аналогичными местообитаниями в других подзонах тундры нами была выбрана для наблюдений почва пятна кустарничково-осоково-моховой пятнистой тундры. Исследования были начаты 18 VI и закончены 15 IX 1976 г. К моменту начала наблюдений на плакорных участках тундры снег лежал лишь отдельными пятнами, тогда как распадки были еще заполнены снегом до краев. Задерненная поверхность еще мерзлой почвы была повсюду покрыта водой или насыщенным водой снегом. Лишь голый грунт был свободен от снега и воды, и верхние слои почвы еще очень влажные, открытые солнцу, прогревались, протаивали и просыхали значительно быстрее покрытой моховой дерниной поверхности тундры. Вегетация растений еще не началась, но среднесуточная температура воздуха уже несколько дней превышала 0 °С. Наблюдения проводились в почве 3 пятен, с каждого из них брались одновременно по 3 параллельные пробы.

Анализируя полученный материал (рис. 8), мы отметили на протяжении 3 месяцев вегетационного периода в корке пятен 13 достоверных подъемов численности бактерий.

Рис. 5. Микробный пейзаж гор. А₁ почвы кустарничково-кустарничково-мохового ольшаника. Увел. ×1000.

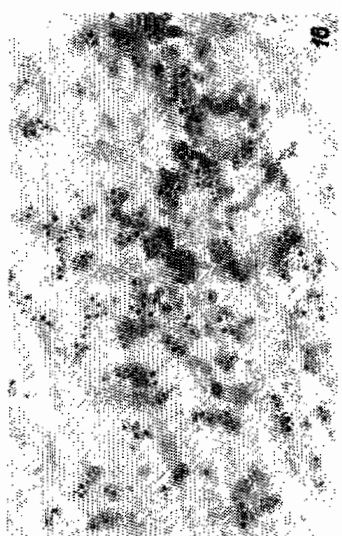
1, 2, 7, 8 — почвенные амебы; 3 — водоросли пор. *Chroococcales*; 4, 5, 9, 10, 15 — скопления бактериальных клеток; 6 — синезеленые водоросли р. *Plectonema*; 11 — мицелий базидиальных грибов; 12 — мицелий плесневых грибов; 13 — скопление железомарганцевых бактерий; 14 — водоросли пор. *Chlorococcales*; 16 — синезеленые водоросли р. *Gloeocapsa*.



14



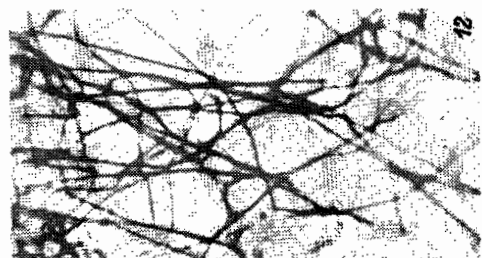
15



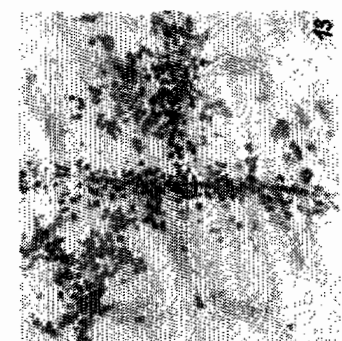
16



11



12



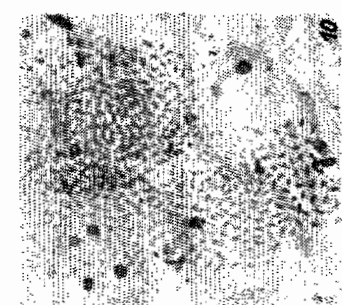
13



8



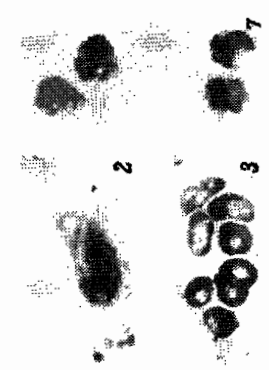
9



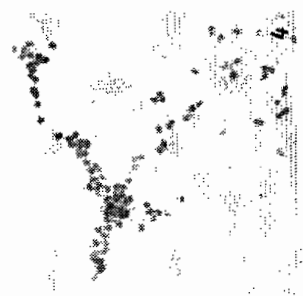
10



6



7



4



5

Таблица 6

Средние значения температуры и влажности почвы в 1976 г. (на глубине 0–2 см)

Показатель	Июнь (с 18 по 30)	Июль	Август	Сентябрь (с 1 по 15)
Среднесуточная максимальная температура, °С	16.7	19.1	16.1	11.4
Среднесуточная минимальная температура, °С	4.2	6.1	4.2	3.7
Температура в полдень, °С	12.3	14.7	11.8	8.2
Влажность, % от сухой массы	26.9	18.2	20.6	24.0

Таблица 7

Число генераций бактерий и их скорость в почве корки пятна кустарниково-осоково-моховой пятнистой тундры, 1976 г.

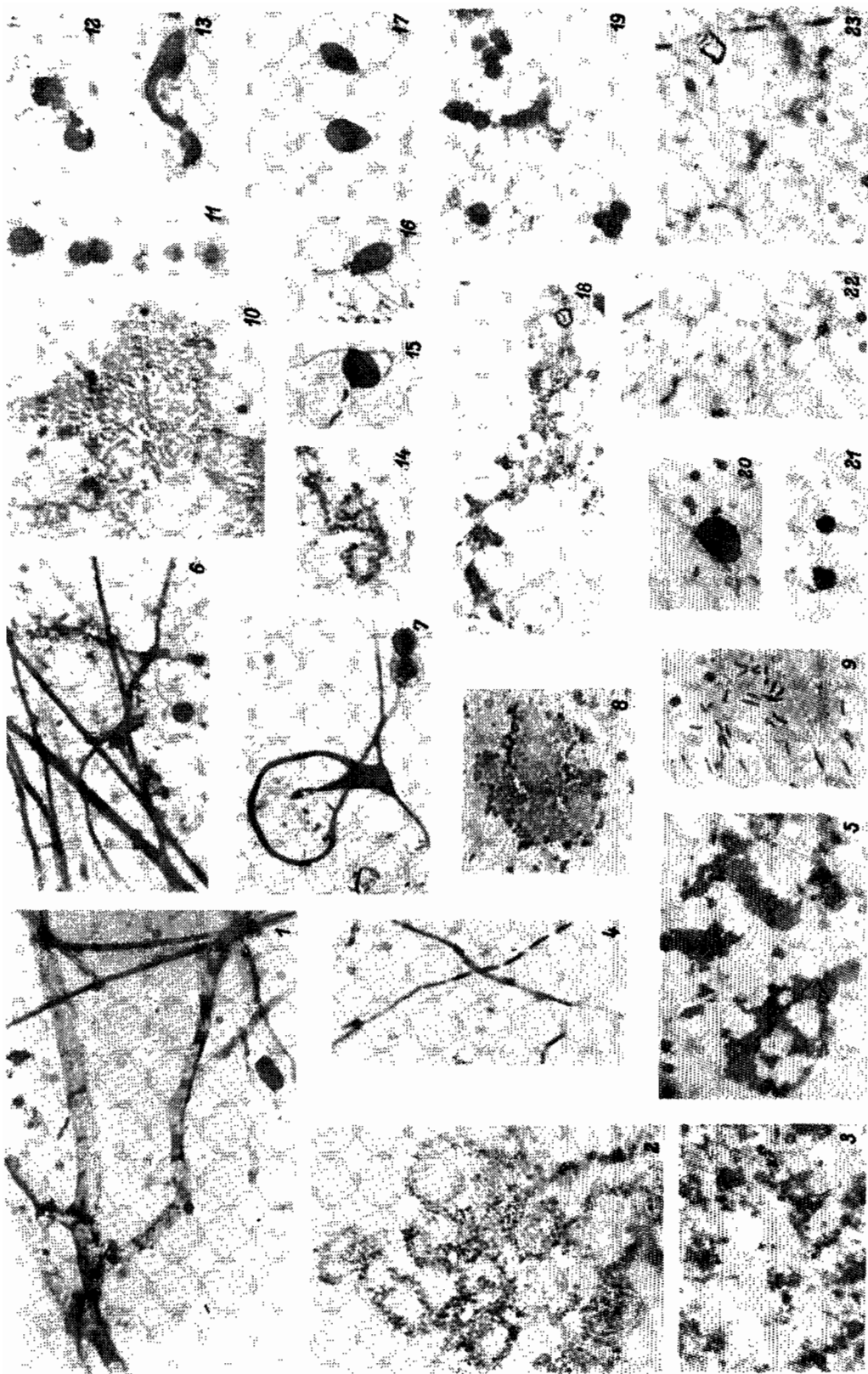
Срок отмеченного максимума бактерий	Период нарастания количества бактерий, ч	Изменение количества бактерий за период, млрд. на 1 г почвы		Скорость генерации за период наблюдений, ч	Средняя скорость генерации за месяц	Число генераций за месяц
		минимум	максимум			
23 VI	120	0.46±0.07	1.59±0.14	67.1	46.8	4.1
30 VI	72	0.18±0.02	1.18±0.1	26.5		
5 VII	72	0.48±0.06	1.08±0.4	61.5	(вторая половина июня)	
7 VII	24	0.18±0.02	0.94±0.08	10.1	70.3	5.8
25 VII	312	0.29±0.02	1.37±0.09	139.2		
3 VIII	96	0.64±0.09	2.32±0.37	51.6	(за июль)	
9 VIII	24	0.4±0.01	0.89±0.14	20.8	39.5	7.8
15 VIII	48	0.06±0.0002	0.77±0.07	13.03		
22 VIII	120	0.10±0.02	0.48±0.08	53.02	(за август)	
24 VIII	24	0.12±0.01	0.39±0.05	59.2	92.6	3.4
8 IX	264	0.13±0.03	0.49±0.06	138.2		
12 IX	48	0.22±0.02	0.46±0.05	45.1	(первая половина сентября)	

Наиболее интенсивное нарастание биомассы бактерий было зафиксировано в самом конце июня, когда за 3 суток размер бактериальной массы возрос в 24 раза. Два других заметных подъема наблюдались в середине июля и августа. Однако в июле интенсивность развития бактерий была значительно ниже, чем весной, хотя размер биомассы был близок к июньскому. Июль 1976 г. выдался засушливым, дождей было очень мало, и при сравнительно высокой температуре почвы влажность ее оказалась довольно низкой (табл. 6). Это несомненно оказало влияние на скорость возобновления микробной массы (скорость генерации 139.2 ч). В конце же июня при благоприятном водном режиме почвы и достаточно высокой ее температуре скорость генерации была много выше и равнялась 26.5 ч (табл. 7). Это свидетельствует о существенной роли водного режима почвы в развитии бактериальных сообществ.

Наблюдения за динамикой численности бактерий на протяжении всего вегетационного периода позволяет говорить о существовании двух основных максимумов в развитии микрофлоры – весеннем и летнем. Наличие весеннего максимума бактерий в период интенсивного снеготаяния отмечалось также и в работе Бейкера (Baker, 1970). Существование летнего пика (на рубеже июля–августа) численности бактерий в тундровых почвах Таймыра мы неоднократно отмечали ранее (Паринкина, 1973, 1974, 1979).

Рис. 6. Микробный пейзаж гор. А, почвы под лиственницей. Увел. ×1000.

1, 4, 6, 7 – плесневые грибы; 2, 3, 14 – скопление железо-марганцевых бактерий; 5, 8, 10 – микроколонии бактериальных клеток; 9 – *Caulobacter* sp.; 11, 19 – мелкие почвенные амёбы; 12, 13, 15–17, 20, 21 – жгутиконосцы; 18, 22, 23 – простейшие из отряда *Proteomyxa*.



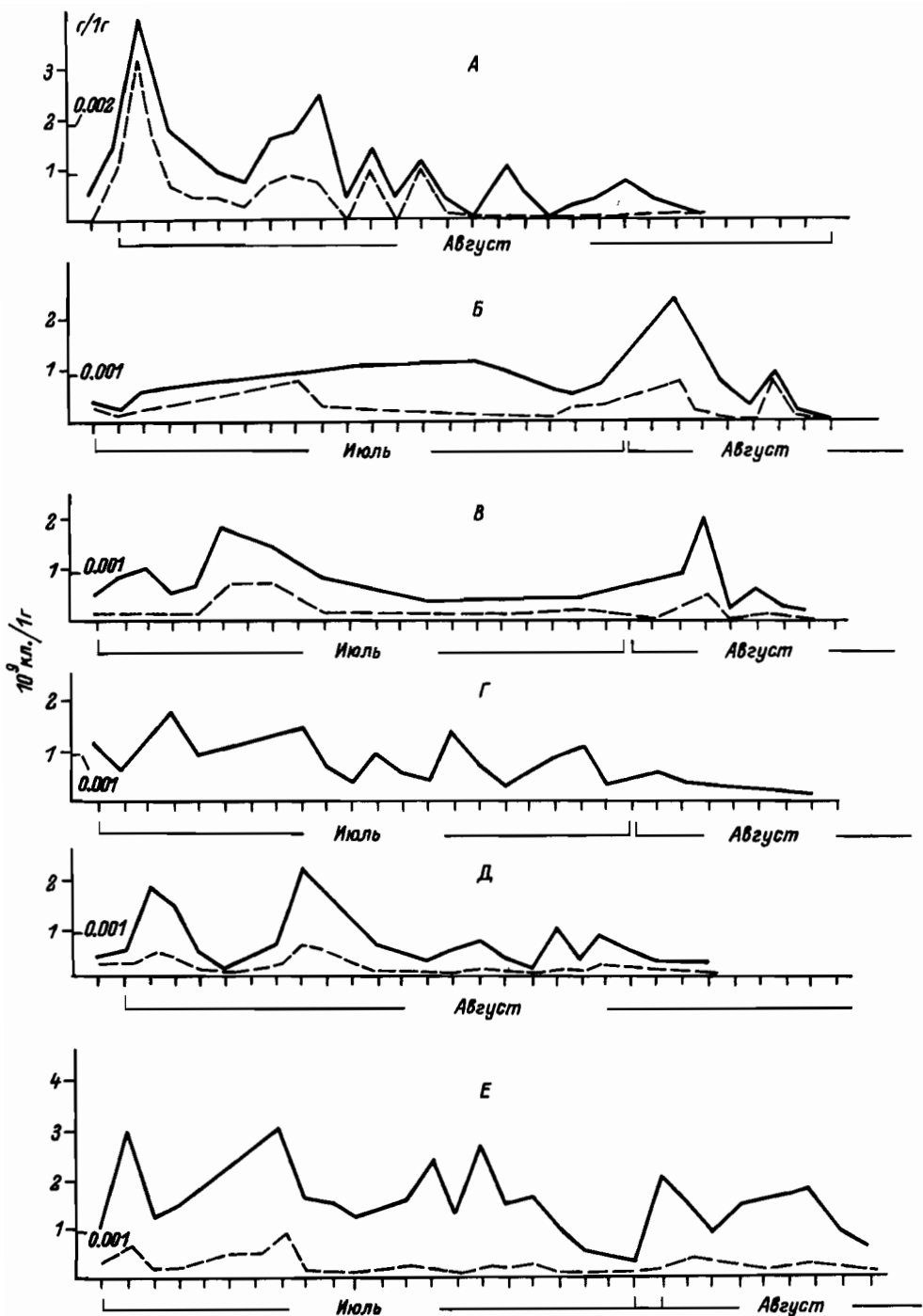


Рис. 7. Динамика численности и биомассы бактерий в различных почвах.

А — корка пятна кустарничково-осоково-моховой пятнистой тундры, 1975 г.; Б — то же, 1976 г.; В — почва под кустами ольховника, 1976 г.; Г — гор. А₂А, почвы бугорка осоково-кустарничково-ерниково-моховой тундры, 1976 г.; Д — гор. А, почвы злаково-разнотравного луга на южном склоне берега р. Пясины, 1976 г.; Е — гор. А₇ осоково-мохового болота, 1977 г. Сплошная линия — численность бактерий, пунктирная — биомасса; по оси абсцисс — дни наблюдений, по оси ординат — численность (в млрд. кл.) и биомасса (в г) бактерий на 1 г абсолютно сухой почвы.

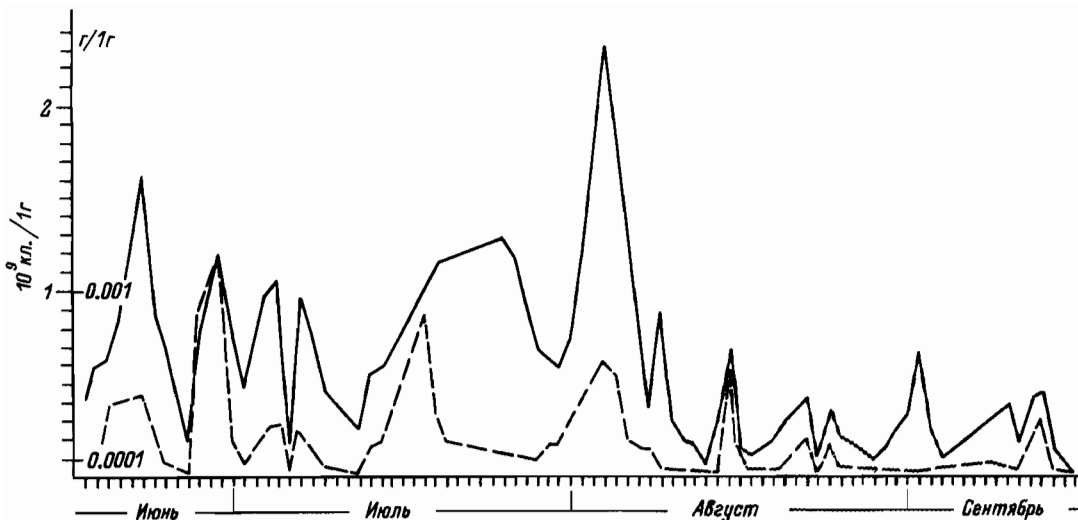


Рис. 8. Динамика численности и биомассы бактерий в почве корка пятна кустарниково-осоково-моховой пятнистой тундры за период с 18 VI по 15 IX 1976 г.

Обозначения те же, что на рис. 7.

В работах В. Д. Васильевской (1980), изучавшей динамику аммиачного азота в почвах подзоны типичных тундр, отмечается нарастание его количества параллельно отмеченному нами возрастанию численности бактерий в конце июля—начале августа. Помимо подтверждения наших данных с помощью аналитических методов, данные В. Д. Васильевской могут свидетельствовать о том, что в рассматриваемый период вегетационного сезона в микрофлоре тундровых почв преимущественное развитие имеет флора аммонифицирующих микроорганизмов, развитие которых обусловлено интенсивным поступлением в почву органических веществ в виде корневых выделений и опада, продуктов метаболизма почвенной альгофлоры и фауны.

Во второй половине августа интенсивность развития микроорганизмов постепенно ослабевает, что выражается в снижении скорости генерации бактерий, резком сокращении числа генераций, падении уровня верхних пределов численности и биомассы. В сентябре наблюдается дальнейший спад в развитии бактерий, обусловленный снижением температуры и завершением вегетации растений. Через 2 дня после прекращения наблюдений выпал снег, и среднесуточная температура опустилась ниже 0 °С.

Размер продукции (сырая масса, % от массы почвы) бактериальной массы за вегетационный период 1976 г. в рассматриваемой почве (корка пятна кустарниково-осоково-моховой пятнистой тундры) весьма невелик:

18 VI—15 IX	0.44
18—30 VI	0.14
1—31 VII	0.12
1—31 VIII	0.14
1—15 IX	0.038

Максимальные величины продукции бактерий зафиксированы в период весеннего максимума развития микроорганизмов. Как было показано выше (см. табл. 7), засушливое лето 1976 г. явилось причиной снижения интенсивности развития бактерий, что несомненно сказалось как на величине сезонной продукции бактериальной массы, так и, особенно, на ее размере в летний период. Тем не менее остается несомненным, что биологическая активность почв южных тундр Таймыра, показателем которой служит продуктивность микрофлоры, весьма невелика. Подтверждением этого могут служить данные по разложению растительного опада.

Эксперименты по разложению растительного опада проводились в течение года (осень 1975—осень 1976 гг.). Использовались листья растений, собранные в конце вегетации. Навеска опада помещалась в мешочки из нейлоновой ткани размером 10 × 10 см с порами 1 × 1 мм, которые располагались горизонтально на поверхности почвы и прикреплялись к ней шпильками. Опад закладывался в сыром виде, но параллельно

Таблица 8

Разложение растительного опада в тундрах Таймыра

Вид	Участок наблюдений	Повторность	Потеря массы за год, %
Подзона типичных тундр ¹			
<i>Dryas punctata</i>	Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра:		
	пятно	5	6.3±1.2
	валик	5	24.2±4.6
	основная поверхность	5	29.0±7.0
	Дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра:		
	бугорок	4	31.5±1.7
	ложбинка	4	34.5±0.4
	Полигональное болото:		
	валик	4	30.5±0.4
	мочажина	4	35.7±0.9
<i>Salix reptans</i>	Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра:		
	основная поверхность	4	38.2±1.4
	трещина	4	21.3±1.0
	Дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра:		
	бугорок	4	33.8±2.8
	ложбинка	4	40.6±2.8
	Полигональное болото:		
	валик	4	38.7±0.9
	мочажина	4	45.0±2.6
	<i>Betula nana</i>	Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра:	
основная поверхность		4	37.0±4.0
трещина		4	16.4±9.0
Дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра:			
бугорок		4	44.1±0.9
ложбинка		4	47.6±0.5
Полигональное болото:			
валик		4	41.2±1.3
мочажина		4	49.1±2.3
<i>Carex stans</i>		Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра:	
	пятно	4	32.7±2.1
	трещина	4	48.6±0.5
	основная поверхность	4	45.7±3.9
	Дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра:		
	бугорок	4	42.7±0.9
	ложбинка	4	48.5±2.1
	Полигональное болото:		
	валик	4	39.7±4.5
	мочажина	4	50.0±2.8
Подзона южных кустарниковых тундр			
<i>Salix pulchra</i>	Кустарниково-осоково-моховая пятнистая тундра, основная поверхность	10	19.2±2.2
<i>S. reptans</i>	Осоково-кустарничково-ерниково-моховая тундра	9	30.7±1.4
<i>Betula nana</i>	Там же	9	34.1±2.2
<i>Alnaster fruticosa</i>	Кустарниково-кустарничково-моховой ольшаник	10	32.2±2.5
<i>Poa, Festuca, Arctagrostis</i> (смесь)	Злаково-разнотравный луг южного склона берега р. Пясины	10	22.8±2.3
<i>Rubus hamaemorus</i>	Осоково-пушицевое болото, бугор	10	31.1±3.1
<i>Astragalus subpolaris</i>	Злаково-разнотравный луг южного склона р. Пясины	10	54.0±4.1

¹ По материалам работы О. М. Паринкиной (1978).

проводилось определение сухой массы во взятой навеске, высушенной при 105 °С до постоянной массы. Скорость разложения опада определялась по величине потери массы за год. Повторность опыта 9–10-кратная.

Анализ результатов и сравнение данных с аналогичными материалами по подзоне типичных тундр вновь демонстрирует снижение биологической активности почв южных тундр Таймыра (табл. 8). Детальное рассмотрение причин этого явления проводилось ранее (Паринкина, 1978). Здесь же следует заметить, что данные по разложению растительного опада подтверждают неслучайный характер материалов по величине продукции бактериальной массы и микробному пейзажу и обусловлены низкой микробиологической активностью почв рассматриваемого региона.

Особенности микрофлоры почв южных тундр в районе исследования тесно связаны с характером почвенного покрова. Легкие по механическому составу отложения на Таймыре имеют ограниченное распространение. Однако в данном районе на левобережье р. Дудьпты в качестве почвообразующих пород выступают казаньевские пески и супеси морского генезиса (Васильевская, 1980). Это обуславливает распространение песчаных и супесчаных почв. В годы с недостаточным атмосферным увлажнением такие почвы сильно иссушаются, и микрофлора страдает от недостатка влаги. При этом особенно сильное влияние на развитие микроорганизмов оказывает дефицит питательных веществ. Как отмечалось выше, вследствие этого развивается преимущественно олиготрофная и олигонитрофильная микрофлора.

Наиболее благоприятным периодом для развития микрофлоры в почвах легкого механического состава является весна с интенсивным увлажнением почвы и резким повышением температуры воздуха. Весенний максимум в развитии микроорганизмов, особенно на пятнах голого грунта, обусловлен также накоплением в верхних горизонтах почвы растворимых продуктов почвообразования в результате восходящей миграции веществ к фронту зимнего промерзания. Летом по мере иссушения легких по механическому составу почв и потребления основных элементов минерального питания растениями интенсивность развития микрофлоры несколько снижается.

По мнению ряда исследователей (Seifert, 1960; Рахно, 1961), влажность является решающим фактором, определяющим развитие микроорганизмов. Суглинистые почвы тундры обычно не испытывают дефицита влаги на протяжении вегетационного периода. В почвах же легкого механического состава влажность может ограничивать развитие микроорганизмов.

Водный режим и обеспеченность элементами питания являются основными экологическими факторами развития почвенной микрофлоры. Физико-химические особенности почвенного покрова определяют как флористический состав микробного населения почвы, так и характер продукционного процесса и связанный с ним уровень микробиологической активности. Этим объясняется более низкая микробиологическая активность почв рассматриваемого региона южных тундр по сравнению с подзоной типичных тундр Таймыра. Климатические условия южных тундр несколько благоприятнее по сравнению с севернее расположенной подзоной. Но продолжительность вегетационного периода здесь не больше, а широтный градиент температур не столь значителен, как при переходе от типичных тундр к арктическим. Поэтому влияние климатического фактора здесь не может перекрыть воздействия почвенных условий, которые и являются определяющими в развитии микрофлоры почв рассматриваемого района Таймыра.

В процессе выполнения данной работы автор пользовался консультациями докт. биол. наук Н. С. Агре, канд. биол. наук Н. В. Сдобниковой и сотрудницы Галлинского Ботанического сада АН ЭССР Т. Х. Пийн. Автор приносит всем свою глубокую благодарность.

Л и т е р а т у р а

- Васильевская В. Д. Почвообразование в тундрах Средней Сибири. М., 1980. 233 с.
Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л., 1969. 225 с.
Клевенская И. Л. Олигонитрофильные микроорганизмы почв Западной Сибири. Новосибирск, 1971. 211 с.
Наплекова Н. Н. Взаимоотношения целлюлозоразлагающих микроорганизмов с олигонитрофильными бактериями. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1970, вып. 2, № 10, с. 11–17.

- П а р и н к и н а О. М. Биологическая продуктивность микрофлоры тундровых почв. – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2, с. 58–76.
- (П а р и н к и н а О. М.) P a r i n k i n a O. M. Bacterial production in tundra soils. – In: Soil organisms and decomposition in tundra. Stockholm, 1974, p. 65–77.
- П а р и н к и н а О. М. Разложение растительного опада и клетчатки в Таймырских тундрах. – Почвоведение, 1978, № 11, с. 47–55.
- П а р и н к и н а О. М. К характеристике микрофлоры арктических тундр северо-восточной части Таймыра. – В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979, с. 110–117.
- Р а х н о П. X. О сезонности развития бактерий в почвах Эстонской ССР. – Изв. АН ЭССР. Сер. биол., 1961, т. 10, № 3, с. 5–21.
- В а к е р J. H. Quantitative study of yeasts and bacteria in a Signy Island peat. – Brit. Antarct. Surv. Bul., 1970, N 23, p. 51–55.
- S e i f e r t J. The influence of moisture and temperature on the number of microorganisms in the soil. – Fol. microbiol., 1960, vol. 5, N 3, p. 124–139.

М. В. Чугунова

НЕКОТОРЫЕ ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ТУНДРОВЫХ ПОЧВ РАЙОНА пос. КРЕСТЫ (ЗАПАДНЫЙ ТАЙМЫР)

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

Планомерное изучение почвенного покрова типичных и южных тундр Таймыра началось лишь в 60-е годы нашего столетия. К числу немногих почвоведов, занимавшихся этой проблемой, можно отнести Л. Ф. Каплюка (1962), И. В. Игнатенко (1971, 1973, 1978), В. Д. Васильевскую (1979, 1980 и др.), В. Д. Васильевскую, В. В. Иванова (1971).

Летом 1975–1977 гг. Полярная экспедиция Ботанического института АН СССР проводила комплексные исследования в подзоне южных тундр Таймыра. В план исследований экспедиции входило изучение почвенного покрова района пос. Кресты, расположенного на правом берегу р. Пясины.

Почвообразующими породами района исследования являются четвертичные отложения континентального типа (озерные и речные), а также казанцевские пески и супеси морского генезиса (Васильевская, 1980). Вечная мерзлота распространена повсеместно, летом она оттаивает до глубины 40–110 см. Растительный покров преимущественно сомкнутый, пятнистые тундры занимают относительно небольшие площади. В этих условиях на равнинных территориях сформировались тундровые глеевые, в замкнутых понижениях — болотные, а на прибрежных склонах р. Пясины — тундровые дерновые почвы.

Образцы почв для анализов были взяты из разрезов на стационарных участках (см.: ст. Н. В. Матвеевой и Л. Л. Заноха в наст. сб.; Чугунова и др., 1978). Химические анализы воздушно-сухих образцов проведены методами, рекомендованными для подзолистых и торфянистых почв (Аринушкина, 1970). Для всех исследованных почв характерна дифференциация профиля на генетические горизонты.

Реакция среды верхних горизонтов минеральных почв слабокислая. Ее величина (рН водный) колеблется в пределах 5.6–6.5. Слабощелочную реакцию имеет лишь почва голого грунта пятнистой тундры ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 7.4$). С увеличением глубины реакция среды во всех почвах, кроме болотной, меняется от слабокислой до слабощелочной, что обусловлено насыщением почвообразующих пород основаниями. Состав пород определяет и невысокое значение гидролитической кислотности в этих почвах (0.36–8.21 мг · экв. на 100 г почвы).

По содержанию гумуса почвы различаются, но для всех них характерно его уменьшение с глубиной. В почвах легкого механического состава количество гумуса вниз по профилю уменьшается особенно резко. Значение соотношения С : N в верхних горизонтах колеблется в пределах 13.7–19.3. С глубиной эта величина падает вслед за уменьшением содержания гумуса в почве.

Все почвы за исключением болотной и почв антропогенных ландшафтов бедны подвижными формами фосфора и калия, содержание которых не превышает соответственно 5.0 и 21.5 мг на 100 г почвы. Количество подвижного фосфора в этих почвах падает с глубиной.

Остановимся подробнее на характеристике химических свойств каждой изученной почвы (см. таблицу).

Химическая характеристика тундровых почв района пос. Кресты

Место взятия образца	Глубина образца, см	Горизонт	pH		Углерод, %	Гумус, %	Азот общий, %	C : N	Обменные основания			Гидролитическая кислотность	Степень насыщенности основаниями, %	Подвижные формы, мг/100 г почвы	
			водный	солевой					Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	сумма			P ₂ O ₅	K ₂ O
			мг. экв./100 г почвы												
Ерниково-осоково-моховая пятнистая тундра:	0-3	A ₀	7.4	6.8	0.40	0.69	0.04	19.0	10.81	8.57	19.38	0.36	98.1	1.3	7.2
	4-8	A	6.3	5.3	2.76	4.74	0.14	19.3	15.81	8.00	23.29	4.37	84.2	2.6	8.2
	8-12	AB	6.4	5.0	1.08	1.86	0.07	14.6	11.33	8.45	19.57	3.07	86.40	1.3	6.1
Осоково-кустарничково-осоково-моховая мелкобугорчатая тундра	6-11	A _T	5.6	4.8	27.10*	Не определяли			32.70	10.90	38.80	8.21	82.53	Нет	
	11-20	B _G	6.0	4.6	0.59	1.02	0.05	12.8	10.30	5.36	17.51	3.07	85.08	3.9	5.6
Кустарничково-кустарничково-моховый ольшаник	2-10	A	6.7	5.1	1.79	3.08	0.11	16.3	20.58	9.66	31.44	3.31	90.40	1.3	1.5
	10-40	AB	6.8	5.4	1.28	2.21	0.08	15.4	21.00	9.24	31.08	2.57	92.30	1.3	13.0
	40-70	B	7.7	6.2	0.88	1.52	0.08	10.9	20.58	9.45	33.81	0.92	97.30	2.6	21.5
Злаково-разнотравный луг на южном склоне р. Пясны	2-10	A	6.5	5.1	1.23	2.12	0.09	13.7	13.67	6.73	22.10	2.90	88.00	1.3	7.3
	10-40	AB	6.6	5.2	0.25	0.43	0.02	12.5	6.30	3.34	9.20	1.09	89.40	2.5	4.8
	40-70	B	7.0	5.6	0.22	0.38	0.03	7.3	5.10	2.20	9.20	0.88	91.20	5.0	4.8
	70-85	B _G	7.0	6.0	0.28	0.48	0.02	14.7	6.74	1.69	10.00	0.88	91.90	5.0	5.1
	85-115	BC	7.4	6.3	0.08	0.14	0.01	8.0	4.40	1.20	6.20	0.44	93.50	5.0	4.7
Осоково-моховое плоскобугристое болото	10-15	A'	5.5	4.6	Не определяли		Не определяли		Не определяли				13.9	80.3	
	15-35	A''	5.5	4.7	"		"		"				27.8	53.5	
	35-52	G	5.2	3.9	2.81*	4.84	0.07	40.1	"				Следы	9.5	
Антропогенный вторичный злаковый луг	1-4	A ₀	Не определяли		Не определяли		Не определяли		Не определяли				Не определяли		
	4-14	A _{погр}	7.4	7.1	"		"		"				Следы		
	15-30	AB _G	7.0	6.4	1.78	3.07	0.09	19.8	"				8.93	25.4	
30-77	B _G	6.7	5.6	1.28	2.21	0.05	25.6	"				2.55	55.9		

Верхний горизонт легкосуглинистой почвы валика ерниково-осоково-моховой пятнистой тундры имеет слабокислую реакцию среды, содержание в нем гумуса, азота и подвижных форм фосфора и калия максимальное для верхних горизонтов исследованных целинных почв тундрового типа.

Близкой по свойствам к почве валика пятнистой тундры является почва кустарниково-кустарничково-мохового ольшаника. Механический состав горизонтов А и АВ этой почвы представлен средним суглинком, горизонта В — тяжелым суглинком. В почвенном профиле отсутствуют заметные на глаз следы оглеения.

Накопление сравнительно больших количеств органического вещества в почвах пятнистой тундры и ольшаника обусловлено развитием на этих участках моховой дернины, которая препятствует быстрой минерализации растительных остатков, о чем свидетельствует широкое значение $C:N$ в верхних горизонтах этих почв (19.3 и 16.3 соответственно). Значительное содержание в этих суглинистых почвах оснований (особенно кальция) способствует закреплению гумуса в почве.

В почве ольшаника содержание гумуса и азота равномерно падает с глубиной. Почвенный профиль значительно гумусирован по всей глубине, что, по-видимому, обусловлено как надмерзлотной ретинизацией, так и образованием гумусовых веществ из отмирающих корней (Игнатенко, 1971, 1978). Реакция среды верхнего горизонта слабокислая. Содержание подвижных форм калия и сумма поглощенных оснований увеличивается с глубиной, достигая максимума в надмерзлотном слое. И. А. Караваева (1964) считает, что подобное распределение этих элементов по профилю почвы указывает на некоторую ее оподзоливание, которое, видимо, связано с достаточной дренированностью участка, расположенного на высокой гряде увала в 5 км от р. Пясины, и хорошо развитым кустарниковым ярусом.

Растительный покров осоково-кустарничково-ерниково-моховой мелкобугорковой тундры также обусловил некоторые особенности в химических свойствах почвы. В результате преобладания в покрове карликовой березки и кустарничков верхний горизонт почвы наиболее кислый (pH_{H_2O} 5.6) и обладает максимальной гидролитической кислотностью (8.2 мг · экв. на 100 г почвы). Он оторфован, богат подвижными формами калия и обменными основаниями, однако эти элементы входят в состав неразложившихся органических остатков и, следовательно, растениям малодоступны (Игнатенко, 1971).

Тундровая дерновая почва злаково-разнотравного луга на южном склоне р. Пясины супесчаная, имеет наиболее глубокий профиль. Вечная мерзлота проходит на глубине 115 см. Несмотря на хорошо развитый сомкнутый травянистый покров, глубокое залегание вечной мерзлоты, эта почва не отличается высоким содержанием питательных элементов. Количество гумуса, достигающее в верхнем горизонте 2.12%, резко падает с глубиной и в слое 10–40 см составляет лишь 0.4%. Распределение азота по профилю подчиняется той же закономерности, его содержание в верхнем горизонте является минимальным для всех исследованных целинных почв тундрового типа с сомкнутым растительным покровом. Небольшой запас гумуса и азота в этой почве объясняется быстрой минерализацией органического вещества (отношение $C:N$ в верхнем горизонте, равное 13.7, — минимальное для верхних горизонтов всех изученных почв), обусловленной хорошей прогреваемостью и аэрируемостью почвы; последние в свою очередь связаны с характером растительного покрова, в сложении которого мхи играют незначительную роль, легким механическим составом почвы, местоположением на южном склоне берега р. Пясины.

Для подвижных форм калия, обменных кальция и магния в этой почве характерно накопление в верхнем горизонте, вызванное биологической аккумуляцией, и резкое падение их содержания в нижележащем горизонте с постепенным уменьшением его с глубиной. Сумма подвижных оснований и количество подвижного фосфора также исчисляются небольшими величинами. Для подвижных форм фосфора характерно увеличение содержания с глубиной, что свойственно и другим тундровым почвам и объясняется дефицитом этого элемента в северных почвах, а также своеобразием их водного режима (Тютюнов, 1962).

Характерными свойствами обладает почва голого пятна ерниково-осоково-моховой пятнистой тундры. В ней отсутствует органогенный горизонт, верхний слой наиболее обеднен гумусом и азотом, но в нем содержатся относительно большие количества подвижного калия, обменного кальция и суммы обменных оснований (степень

насыщенности почвы основаниями 98.1%). Накопление оснований в верхнем слое почвы пятна происходит за счет термокапиллярного подтягивания и миграции почвенных растворов в период осенне-зимнего промерзания (Васильевская, 1979).

Для подзоны южных тундр Таймыра характерно развитие плоскобугристых болот. В них плоские торфяные бугры округлой формы диаметром 10–20 м и высотой 0.5–1.0 м разбросаны на значительном расстоянии друг от друга среди обводненной топи низинного болота (Чернов, Матвеева, 1979). В районе пос. Кресты болотные почвы приурочены в основном к различным элементам микро рельефа плоскобугристых болот: на возвышенных элементах рельефа (буграх) формируются торфянисто-глеевые болотные почвы, в понижениях (мочажинах) — торфяно-глеевые. На широкое распространение торфянисто-торфяно-глеевых болотных почв на Таймыре указывают И. В. Игнатенко (1971) и В. Д. Васильевская (1980).

Торфяно-глеевая почва в мочажине плоскобугристого осоково-мохового болота характеризуется резким делением профиля на 2 части: верхнюю — органогенную и нижнюю — минеральную, оглеенную, тяжелого механического состава. Верхние горизонты отличаются от нижних более высоким значением pH и большим содержанием подвижных форм фосфора и калия. Повышение значений pH в верхних слоях торфяно-глеевой почвы В. Д. Васильевская (1980) объясняет наличием богатого основаниями органического вещества. В надмерзлотном горизонте содержится относительно большое количество гумуса (4.84%), что характерно для минеральных оглеенных горизонтов болотных почв (Игнатенко, 1971; Васильевская, 1980).

В районе пос. Кресты были изучены почвы нескольких участков, подвергавшихся антропогенному влиянию. Интересен почвенный разрез, вырытый на вторичном злаковом лугу около селения Иганасан на I надпойменной террасе р. Пясины. Корни растений (в растительном покрове 98% приходится на долю *Arctagrostis arundinacea*) пронизывают весь почвенный профиль, большое количество достигает мерзлоты. Верхний почвенный слой оторфован. На глубине 4–14 см пролегает органогенный „культурный” слой, состоящий из угольного шлака и остатков человеческого жилища. С глубины 15 см и до самой мерзлоты почва оглеена. Супесчаная почва характеризуется слабокислой реакцией среды в верхнем и надмерзлотном горизонтах ($pH_{H_2O} = 6.5$ и 6.7 соответственно), сравнительно большой гумусированностью всего почвенного профиля, значительным содержанием подвижных форм фосфора и калия. „Культурный” слой имеет слабощелочную реакцию среды и высокое содержание подвижных форм калия. Органическое вещество этого горизонта затеками проникает в нижележащие слои, в результате чего содержание гумуса на глубине 15–30 см достигает 3.07%. Обогащению гумусом нижних оглеенных горизонтов также способствует образование гумусовых веществ *in situ* из корневого опада (Игнатенко, 1971, 1978).

Нами также была изучена почва южного склона р. Пясины в пределах антропогенного воздействия. Химические анализы показали, что характер распределения гумуса и общего азота, подвижных форм фосфора и калия по профилю, а также характер изменения pH с глубиной в данной почве остаются такими же, как и в целинной почве злаково-разнотравного луга. „Антропогенная” почва отличалась лишь более высоким содержанием гумуса, подвижных форм фосфора и калия и более щелочными значениями pH.

В заключение можно отметить следующее. Тундровые глеевые почвы района пос. Кресты, развивающиеся на четвертичных морских и континентальных отложениях, характеризуются дифференциацией профиля на генетические горизонты; слабокислой реакцией среды, повышающейся с глубиной; невысоким значением гидролитической кислотности; падением содержания гумуса с глубиной; невысоким содержанием подвижных форм фосфора и калия.

Тундровая болотная почва плоскобугристого болота, формирующаяся на четвертичных континентальных отложениях, характеризуется четким делением профиля на 2 горизонта (органогенный и минеральный); кислой реакцией среды; сравнительно высоким содержанием гумуса в минеральном оглеенном горизонте; высоким содержанием подвижных форм фосфора и калия.

Почвам антропогенных ландшафтов района пос. Кресты свойственно более высокое содержание гумуса, азота и подвижных форм фосфора и калия по сравнению с целинными тундровыми глеевыми почвами.

Считаю своим долгом принести глубокую благодарность сотрудникам Ботанического института АН СССР В. Д. Друзиной и Г. П. Меньшиковой за помощь, оказанную мне при проведении химических анализов почвы.

Л и т е р а т у р а

- А р и н у ш к и н а Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М., 1970. 487 с.
- В а с и л ь е в с к а я В. Д. Генетические особенности почв пятнистой тундры. — Почвоведение, 1979, № 7, с. 20–32.
- В а с и л ь е в с к а я В. Д. Почвообразование в тундрах Средней Сибири. М., 1980. 234 с.
- В а с и л ь е в с к а я В. Д., И в а н о в В. В. Тундровые глеевые почвы в долине реки Пясины. — Почвоведение, 1971, № 11, с. 8–19.
- И г н а т е н к о И. В. Почвы основных типов тундровых биогеоценозов Западного Таймыра (на примере стационара Ботанического института АН СССР). — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971, с. 57–107.
- И г н а т е н к о И. В. Пояснительный текст к почвенной карте тундрового стационара Ботанического института АН СССР. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973, вып. 2, с. 50–57.
- И г н а т е н к о И. В. Почвенный покров. — В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978, с. 32–64.
- К а п л ю к Л. Ф. Почвы Норильской долины. — В кн.: Тр. I Сибирской конференции почвоведов. Красноярск, 1962, с. 81–94.
- К а р а в а е в а Н. А. Основные генетические черты тундровых глеевых почв. — В кн.: Генезис, классификация и картография почв СССР. М., 1964, с. 117–128.
- Т ю т ю н о в И. А. Некоторые закономерности физико-химического изменения и дифференциации вещественного состава почвы при промерзании. — В кн.: Тр. I Сибирской конференции почвоведов. Красноярск, 1962, с. 389–401.
- Ч е р н о в Ю. И., М а т в е е в а Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979, с. 166–200.
- Ч у г у н о в а М. В., А к с е н о в С. М., П а р и н к и н а О. М. Некоторые особенности арктических и тундровых почв полуострова Таймыр и их микрофлоры. — Вестн. ЛГУ. Сер. Биология, 1978, т. 3, № 1, с. 124–134.

К. Ю. Е с ь к о в

· ФАУНА ПАУКОВ (ARANEI) ГИПОАРКТИЧЕСКОГО ПОЯСА СИБИРИ

(Всесоюзный научно-исследовательский институт охраны природы
и заповедного дела, Москва)

ВВЕДЕНИЕ

Гипоарктический пояс — это широтная категория, объединяющая в своем составе ландшафты, переходные по своим характеристикам между бореальными и арктическими. Различные авторы вкладывают в это понятие разный смысл. Мы принимаем „Гипоарктику” по Ю. И. Чернову (1978), т. е. включаем в ее состав подзону южных тундр, лесотундру и частично подзону северной тайги. Естественность подобного объединения подтверждается как большим количеством общих флористических и фаунистических элементов (Чернов, 1978), так и рядом абиотических показателей, например единым типом миграции химических элементов (Перельман, 1975).

Фауна Гипоарктики до настоящего времени гораздо меньше привлекала к себе внимание зоогеографов, чем фауна высокоарктических сообществ. Поэтому многие ее характеристики (зонально-ландшафтная структура, сравнительная роль различных фауногенетических центров в ее формировании) представляются не вполне ясными. Решать эти вопросы следует с привлечением материалов по самым различным группам животных. Весьма репрезентативны в этом отношении пауки — группа явно процветающая в высокоширотных сообществах и отличающаяся в них высокой численностью и относительным видовым богатством.

К сожалению, на территории нашей страны арахнофауна Гипоарктики изучена чрезвычайно слабо. Имеются 2 работы, посвященные паукам Южного Ямала и прилегающих частей Полярного Урала (Grese, 1909; Kulczynski, 1916); данные об арахнофауне некоторых гипоарктических районов Якутии, Чукотки, Командорских островов и низовьев Енисея содержатся в статьях Кульчинского (Kulczynski, 1908) и Хольма (Holm, 1970, 1973). Работа В. Ф. Бахвалова и Ю. П. Коршунова (1976) о пауках Южного Ямала в значительной степени компилятивна; кроме того, она содержит явные ошибки в определении материала (Зюзин, 1979). В Европе Гипоарктический пояс (или его региональные аналоги) выражен в горах Фенноскандии, Шотландии и на островах Северной Атлантики; арахнофауна этих районов изучена достаточно хорошо, однако закономерности ее структуры сильно маскируются в первом случае сложной вертикальной зональностью, а во втором — островными эффектами.

В последнее время появилась возможность восполнить этот пробел. В 1976 г. автор работал в составе экспедиции Ботанического института АН СССР (Ленинград) на Таймыре и собрал материал по фауне пауков в окрестностях пос. Кресты. В 1979—1980 гг. к нам на определение поступил большой материал, собранный в различных точках Гипоарктического пояса Сибири и Предуралья и содержащий более 150 видов пауков. Часть материала представлена случайными сборами, сделанными по нашей просьбе орнитологами и ботаниками, однако даже они весьма интересны. Обработка этого материала, а также сравнение его с материалами, собранными в тундре и тайге, позволила ответить на некоторые вопросы, касающиеся состава, структуры и истории формирования гипоарктической арахнофауны.

Пользуемся случаем выразить глубокую благодарность Ю. И. Чернову, высказавшему ряд ценных замечаний о рукописи, а также В. И. Овчаренко и А. А. Зюзину, оказавшим нам помощь в определении пауков, относящихся к семействам Gnaphosidae и Lycosidae. Мы также глубоко признательны Т. М. Семьяшкиной, Р. Т. Куперману, Т. Р. Андреевой, А. Л. Тихомировой, Е. М. Веселовой, О. Ю. Молчанову, М. И. Игнатову, А. А. Вахрушеву, О. А. Черникову, В. В. Ларину, С. В. Попову, А. А. Пантелееву, Н. Е. Докучаеву и Ю. И. Чернову, сборы которых были использованы при написании данной работы.

ОПИСАНИЕ РАЙОНОВ СБОРА МАТЕРИАЛА

Материал был собран в ряде точек Гипоарктики, а также в средней тайге Сибири и в подзонах типичных и арктических тундр Таймыра. Ниже перечислены районы сборов, типы местообитаний, способ сбора и коллекторы; в скобках приведены сокращения, используемые в табл. 1–6.

1. Тиманский кряж (Тм) у истоков р. Мезень. Европейская еловая северная тайга (ЕСТ). Ловчие банки (Т. М. Семьяшкина).

2. Воркута (В). Окрестности г. Воркуты, пос. Воргашор. Подзона южных тундр. Зональные кустарниково-моховые ерниковые тундры (КМТ); интразональные ивково-разнотравные тундры (ИРТ); бугристо-мочажинные болота (БМБ); посадки люцерны (АЦ). Ловчие банки и почвенные пробы (Р. Г. Куперман).

3. Щучье (Щ). Южный Ямал, среднее течение р. Щучья, пос. Щучье. Подзона южных тундр у границы с лесотундрой. Зональные кустарниково-моховые тундры с ерником, голубикой, вороникой (КМТ); кустарниковые заросли из ольховника и, реже, из березы (ОЗ), приуроченные к озерным котловинам и речным долинам; моховые болота со *Sphagnum* spp. и *Aulacomnium palustre* (СфБ); края олиготрофных сфагновых болот с *Polytrichum* sp. (КОБ); сухие песчаные гряды с *Arctous alpina* (СПГ); пойма: песчаные отмели (ПйО), луга (ПйЛ), прибрежные ивняки (ПйИ); северо-восточный отрог Полярного Урала Сапкей: экстразональные лиственничные редколесья (ЭЛР), иногда с примесью ели; пятнистые тундры (Пят). Ловчие банки и почвенные пробы (Т. Р. Андреева, Е. М. Веселова и А. Л. Тихомирова).

4. Глухариная (Г). Север Тюменской обл., р. Полууй, устье р. Сухой Полууй, фактория Глухариная. Граница северной тайги и лесотундры. Зональные лиственничные редколесья (ЗЛР); кустарниково-моховые тундры (КМТ); глиновые и сфагновые болота (СфБ); спелый приречный ельник в долине р. Полууй с выраженным кустарниковым ярусом (ПрЕ). Ручной сбор (О. Ю. Молчанов).

5. Медвежье (Мд). Север Тюменской обл., окрестности Надыма, месторождение Медвежье. Сфагновое болото (СфБ). Ручной сбор (М. И. Игнатов).

6. Кресты (Кр). Западный Таймыр, р. Пясины, устье р. Дудыпты, пос. Кресты. Подзона южных тундр. Зональные кустарниково-моховые тундры (КМТ); ольшаники (ОЗ); интразональные лугоподобные разнотравно-злаковые сообщества (РЗС). Кошения, ручной сбор (К. Ю. Еськов, Ю. И. Чернов).

7. Путорана (П). Эвенкия, Центральный купол плато Путорана, истоки р. Котуй (приток Хатанги), оз. Харпича у впадения р. Хусана. Лиственничные криволесья (ЛКр), каменистые, лишенные растительности россыпи в альпийском поясе (А). Ручной сбор (В. В. Ларин).

8. Ессей (Е). Эвенкия, среднее течение р. Котуй (приток Хатанги), оз. Ессей. Граница северной тайги и лесотундры. Кустарниково-моховая тундра (КМТ). Ручной сбор (О. А. Черников).

9. Кочечум (Кч). Эвенкия, р. Кочечум (правый приток Нижней Тунгуски) в 40 км выше устья. Низкогорная северная тайга (ЛСТ) из спелых в долине р. Кочечум и низкорослых лиственничников на возвышенностях с мощным моховым покровом и кустарничками; гари (Г) без мохового слоя с разнотравьем. Почвенные пробы, ручной сбор (А. А. Вахрушев).

10. Магадан (М). Окрестности Магадана, пос. Талон. Граница северной тайги и лесотундры; точная зональная привязка затруднена выраженной высотной поясностью. Сведения о биотопической приуроченности собранных видов нет. Ловчие банки (Н. Е. Докучаев).

11. Командоры (Км). Командорские острова, о-в Медный. Зональная растительность соответствует южным тундрам. Разнотравно-злаковое лугоподобное сообщество (РЗС) на перегное из бурых водорослей, выбрасываемых на относительно возвышенные части острова осенними штормами. Ручной сбор (А. А. Пантелеев и С. В. Попов).

12. Мирное (Мр). Среднее течение Енисея ($62^{\circ} 20'$ с. ш.), пос. Мирное. Подзона средней тайги. Подробное описание ландшафта – см. в статье К. Ю. Еськова (1981а). Зональная темнохвойная тайга (ТХТ), приречный ельник (ПрЕ), пойменные кустарниковые заросли (ПйКЗ), пойменные луга (ПйЛ), пойменные песчаные отмели (ПйО), речные выбросы на них (РВ), суходольный луг (СЛ), облесенные сфагновые болота – рямы (СфБ), открытые гипновые болота (ОГБ), заболоченные леса (ЗБЛ) и жилые постройки (ЖП). Почвенные пробы и ручной сбор (К. Ю. Еськов).

13. Тарей (Тр). Западный Таймыр, р. Пясины, устье р. Тарей, пос. Тарей. Подзона типичных тундр. Дриадово-осоково-моховые пятнистые тундры (Пят). Почвенные пробы и ручной сбор (Ю. И. Чернов).

14. Диксон (Д). Западный Таймыр, пос. Диксон. Подзона арктических тундр (южная полоса). Каменистые трещиноватые ивково-моховые тундры (КТщТ). Почвенные пробы и ловчие банки (Ю. И. Чернов и А. Л. Тихомирова).

15. Бухта Марии Прончищевой (БП). Побережье Восточного Таймыра. Подзона арктических тундр (северная полоса). Каменистые ивково-моховые тундры (КТ); ивково-злаково-разнотравные сообщества (ИЗР). Ловчие банки и почвенные пробы (Ю. И. Чернов).

ОСОБЕННОСТИ ЗОНАЛЬНО-ЛАНДШАФТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ПАУКОВ, ОБНАРУЖЕННЫХ В ГИПОАРКТИКЕ

При анализе зонально-ландшафтного распределения видов мы использовали деление сообществ на зональные (приуроченные к плакорным участкам и соответствующие элювиальным элементарным ландшафтам), интразональные (без акцента на разделение интраполизональных и интрасенонзональных, распространенных соответственно в пределах одной зоны или многих зон) и экстразональные, находящиеся за пределами своего распространения на плакоре. Мы приняли также хронологическую схему Ю. И. Чернова (1978), согласно которой даже самые эвритопные виды не могут в равной мере осваивать зональные сообщества нескольких зон. Строго зональный тип распределения, подразумевающий жесткую приуроченность к зональным почвенно-растительным группировкам является чертой узкой экологической специализации; такие виды жестко ограничены в своем распространении пределами зоны или даже подзоны. Проникновение вида в другие зоны обеспечивается за счет либо обитания в целом ряде как зональных, так и интразональных сообществ и смены стадий в различных зонах (зонально-интразональный тип распределения), либо более или менее жесткой приуроченности к определенному типу интразональных местообитаний, которая делает такой вид фактически независимым от влияния зональных факторов среды (интразональный тип распределения по: Чернов, 1975, 1978). С этих позиций мы проанализировали характер зонально-ландшафтного распределения всех видов, отмеченных нами на территории Гипоарктики, а также ряда видов, введенных по литературным данным.

Виды, общие для Гипоарктики и для типичных и арктических тундр

Как можно видеть из данных табл. 1, *Collinsia spetsbergensis*, *Erigone psychrophila*, *Hilaira nivalis*, *Erigoninae* gen. sp. 2, *Pardosa septentrionalis* обитают в зональных арктических сообществах, причем два первых вида являются наиболее массовыми и, видимо, единственными среди пауков обитателями зональных сообществ северной части арктических тундр Таймыра. В пределах Гипоарктики они занимают исключительно интразональные биотопы: агроценозы в Воркуте, разнотравные лугоподобные сообщества в Крестах и самые различные внеплакорные ландшафты в Щучьем. Так, *Pardosa septentrionalis* обитает на пойменных лугах, на болотах, на сухих песчаных грядках, в пятнистых тундрах и даже в экстразональных лиственничных редколесьях (на щебнистых

Таблица 1

Биотопическое распределение видов, общих для Гипоарктики и типичных и арктических тундр

Вид	Гипоарктика										Арктика					
	(КМТ) (Ш, Кр)	АЦ (В)	РЭС (Кр)	ПяТ (Ш)	СПГ (Ш)	ПяТ (Ш)	СФБ (Ш, Мл)	КМТ (Е)	ЭЛР (Ш)	ЛКр (П)	А (П)	ПяТ (Тр)	КТшТ (Д)	КТ (БП)	ИЗР (БП)	(Тр), без этикеток
<i>Collinsia spetsbergensis</i> (Thor.)	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Erigone psychrophila</i> Thor.	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-
<i>Hilaira nivalis</i> Holm.	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Hybauchenidium aquilonare</i> (L. Koch)	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Leptyphantès sobrius</i> (Thor.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Erigoninae</i> gen. sp. 2.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Alopecosa hirtipes</i> (Kulcz.)	+	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+
<i>Pardosa septentrionalis</i> Westr.	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Macrargus indistinctus</i> (?) Kulcz.	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diplocephalus barbatus</i> (L. Koch)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-
<i>Hilaira proletaria</i> (L. Koch)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Alopecosa mutabilis</i> Kulcz.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-

Примечание. Здесь и в табл. 2–6 обозначения типов местообитаний в тексте (с. 175–176). „+“ – присутствие вида, „-“ – вид не обнаружен.

участках), избегая при этом зональных сообществ подзоны южных тундр – ольшаников, березняков, водораздельных кустарничково-моховых тундр. Данные о биотопической приуроченности *Macrargus indistinctus* (?) в типичных тундрах хр. Хараулах отсутствуют; в Щучьем он приурочен к пойменным лугам и болотам.

Кроме того, на территории Гипоарктики отмечен ряд видов, отсутствующих в наших сборах: *Diplocephalus barbatus* (L. Koch), *Hilaira proletaria* (L. Koch), *Alopecosa mutabilis* Kulcz., *Hilaira veratrix* (O. P.-Cambr.), *Collinsia holmgreni* (Thor.), *Acartauchenius pilifrons* (L. Koch) (Grese, 1909; Kulczynski, 1916; Holm, 1970, 1973). Первые три из них были найдены нами в зональных сообществах типичных и арктических тундр Таймыра, остальные являются обычными обитателями зональных тундровых сообществ Лапландии, Ян-Майена, Шпицбергена, Гренландии и Канадского Архипелага (Holm, 1958; Palmgren, 1965; Leech, 1966; Toft, 1979). Видимо, проникновение этих видов в Гипоарктику происходит за счет интразональных биотопов.

Лишь два из рассматриваемых видов – *Hybauchenidium aquilonare* и *Alopecosa hirtipes* – встречаются в зональных гипоарктических сообществах (не избегая при этом и интразональных). *H. aquilonare* широко распространен в Гипоарктике, достигает южной границы лесотундры, довольно обычен и может быть охарактеризован как типичный гипоаркт. Данные о его биотопической приуроченности в типичных тундрах Чукотки и арктических тундрах о-ва Преображения отсутствуют (Holm, 1970); на севере арктических тундр Таймыра он приурочен к интразональному злаково-ивковому сообществу. *A. hirtipes* – массовый вид в зональных сообществах южных тундр Таймыра и более или менее обычен на Южном Ямале, однако встречен в типичных тундрах Таймыра (Тарей) и отмечен в типичных и арктических тундрах хр. Хараулах (Kulczynski, 1908) и Аляски (Dondale, Redner, 1979). Характерно, что на плато Путорана он обитает и в зоне лиственных криволесий, и в каменистых россыпях альпийского пояса.

Итак, из 15 рассмотренных видов 13 имеют зональные арктические ареалы и проникают в Гипоарктику (в ряде случаев предположительно) по интразональным биотопам. Обратную картину – проникновение гипоарктического вида в типичные и арктические тундры по интразональным биотопам – демонстрируют только *H. aquilonare*

и, вероятно, *A. hirtipes*. Таким образом, арктическая фауна проникает в Гипоарктику за счет смены стадий во много раз активнее, чем гипоарктическая в Арктику. Очевидно, это связано с развитием в Гипоарктике пестрой мозаики интразональных биотопов, в которых находят подходящие для себя условия представители иных фаунистических комплексов, в том числе и арктического; в типичных же и арктических тундрах явление интразональности выражено гораздо менее резко. Впрочем, справедливость нашего вывода может быть оспорена, так как в нашем распоряжении совершенно нет материалов, собранных в интразональных сообществах подзоны типичных тундр; возможно, в них обитает значительное число гипоарктических видов.

Виды, общие для Гипоарктики и тайги

Эту группу целесообразно разделить на несколько подгрупп и рассмотреть их по отдельности.

Виды, обитающие в зональных гипоарктических сообществах

Прежде всего необходимо отметить большое сходство зональных гипоарктических сообществ — ольшаников, кустарничково-моховых водораздельных тундр, лесотундровых редколесий — с интразональными сообществами средней тайги: пойменными кустарничковыми зарослями, верховыми болотами, заболоченными редкостойными лесами. Видимо, можно сказать, что некоторые виды, обитающие в таежной зоне в интразональных биотопах, в Гипоарктике выходят на зональную арену вместе с населяемыми ими биотопами. Так, из данных табл. 2 видно, что *Bathyphantes brevis*, *Diplocephalus picinus*, *Leptothorptum robustum*, *Erigoninae* gen. sp. 1 и *Clubiona reclusa*, обитающие в Мирном в пойменных кустарничковых зарослях и граничащих с ними биотопах, в Щучьем есть в ольшаниках и отсутствуют в кустарничковых тундрах; *Meioneta mollis* и *Gnaphosa microps*, встречаемые в Мирном в заболоченных лесах и на рямах, в Щучьем обитают в водораздельных кустарничково-моховых тундрах, а также в экстразональных лиственничных редколесьях, отсутствуют в ольшаниках.

В некоторых случаях вид проникает в Гипоарктику по двум независимым каналам, один из которых выводит его в зональные сообщества, а другой — в интразональные. Так, *Dictyna arundinacea* из заболоченных лесов и рямов (Мирное) проникает в зональные лесотундровые редколесья (Глухариная), а из суходольного луга (Мирное) — в разнотравные лугоподобные сообщества южных тундр (Кресты); *Oreonetides vaginatus* из пойменных кустарничковых зарослей (Мирное) проникает в ольшаники (Щучье), а из заболоченных лесов (Мирное) — в экстразональные лиственничные редколесья (Щучье). Не вполне понятны закономерности ландшафтно-зонального распределения *Hilaira pervisax*, *Trichopterna mendei* и *Robertus arundineti*: в Мирном они связаны с пойменными кустарничковыми зарослями, в Щучьем же связь с ольшаниками сохраняет лишь *T. mendei*, два других вида обитают только в кустарничково-моховых тундрах. Видимо, эти виды проникают в Гипоарктику по пойменным и болотным сообществам; их выход в зональные кустарничковые тундры имеет вторичную природу. Зеркальную предыдущим видам картину распределения демонстрирует *Gnaphosa nigerrima*.

Вторую большую группу составляют виды с широкой экологической специализацией, которые в Мирном занимают как таежные, так и различные интразональные сообщества. В Гипоарктику эти виды проникают широким фронтом, обязательно используя при этом в качестве „плацдарма“ экстразональные лиственничные редколесья. При этом *Hilaira herniosa* и *Macrargus multessimus*, обитающие в Мирном, кроме тайги в пойме и болот, в Щучьем есть в ольшаниках и в кустарничково-моховых тундрах; *Leptyphantes nigriventris*, в Мирном найденный в пойме, в Щучьем обитает только в ольшаниках; *Cornicularia karpinskii*, *Diplocentria bidentata* и *Latithorax thaleri*, в Мирном тяготеющие к болотам, в Гипоарктике приурочены только к кустарничково-моховым тундрам (находка *D. bidentata* в ольшанике единична и на наш взгляд случайна). Случайностью, по-видимому, объясняется и находка в ольшанике *Rhaebothorax monticola*.

Итак, общей тенденцией зонально-ландшафтного распределения рассмотренных видов является их выход в Гипоарктике на зональную арену. При этом виды, тяготеющие

Биотопическое распределение видов, общих для Гипоарктики и средней тайги (виды, обитающие в зональных гипоарктических сообществах)

Вид	Гипоарктика													Средняя тайга (Мирное)								
	КМТ (Ш)	ОЗ (Ш)	ПялТ (Ш)	РЗС (Кр)	ПНО (Ш)	ИРТ (В)	СФБ (Ш)	КОБ (Ш)	БМБ (В)	ЭЛР (Ш)	ЛСТ (Кч)	Г (Кч)	ЭЛР (Г)	ГХТ	ПРЕ	ПМКЗ	ПялТ	СЛ	СФБ	ОЛБ	ЭБЛ	
<i>Bathypantes brevis</i> (Em.)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diplocephalus picinus</i> (Blackw.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erigoninae</i> gen sp. 1	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Clubiona reclusa</i> O. P.-Camb.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leptohoptrum robustum</i> (Westr.)	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Meioneta mollis</i> (O. P.-Camb.)	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gnaphosa microps</i> Holm	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dictyna arundinacea</i> (L.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oreoneides vaginatus</i> (Thor.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hilaira pervicax</i> Hull	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichopterna mengi</i> (Sim.)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Robertus arundineti</i> (O. P.-Camb.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gnaphosa nigririma</i> (L. Koch)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hilaira herniosa</i> (Thor.)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Macragus multosinus</i> (O. P.-Camb.)	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Leptyphantes nigriventris</i> (L. Koch)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cornicularia karpinskii</i> (O. P.-Camb.)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diplocentria bidentata</i> (Em.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhaebothorax monticola</i> Holm	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Laitithorax thaleri</i> Jesk.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

в тайге к пойменным кустарниковым зарослям и к заболоченным лесам, в Гипоарктике сохраняют приуроченность соответственно к плакорным кустарниковым сообществам и к водораздельным кустарничково-моховым тундрам. Виды, обитающие в тайге в сообществах нескольких типов, могут проникать в Гипоарктику по нескольким независимым каналам; для видов, обитающих и в зональных таежных сообществах, таким дополнительным каналом являются экстразональные лиственничные редколесья.

Виды, приуроченные в Гипоарктике к интразональным сообществам

Главной чертой интразональных сообществ является сглаженность в их пределах зональных факторов среды. Это позволяет обитающим в них видам использовать их как прямые каналы трансзонального расселения.

Из данных табл. 3 видно, что большая группа видов, жестко приуроченных в Мирном к пойменным сообществам, проникает в Гипоарктику, сохраняя при этом приуроченность к тому же типу сообществ: *Agyneta cauta*, *Araeonus sp.*, *Bathyphantes gracilis*, *B. simillimus*, *Cornicularia kochi*, *Gnathonarium taczanowskii*, *Porrhomma convexum*, *Tmetiscus affinis*, *Tetragnatha extensa*, *Pardosa agricola*. Два вида — *Pardosa hyperborea*, *Dicymbium facetum* — демонстрируют такую же приуроченность к болотам (в последнем случае менее четко выраженную). *Hilaira punctata* в Мирном обитает на суходольном лугу, а на Кочечуме приурочен к гари. Иногда наблюдается изменение приуроченности к определенному типу интразональных сообществ: *Eboria angulata* в тайге обитает в пойменных, а в Гипоарктике — в болотных сообществах; *Wideria nodosa* демонстрирует обратное предыдущему виду распределение.

К интразональным сообществам в Гипоарктике приурочены и некоторые виды, заселяющие в Мирном целый ряд биотопов, в том числе и зональные таежные. *Zornella cultrigera* и *Ceratinella sp.*, в Мирном тяготеющие к пойме, занимают в Гипоарктике пойменные и лугоподобные сообщества; *Robertus lividus*, обитающий в Мирном во всех типах сообществ, проникает в Гипоарктику по болотам. Закономерности распределения *Leptyphantes complicatus* для нас неясны.

Итак, основной тенденцией зонально-ландшафтного распределения рассмотренных видов является трансзональное распространение при строгой приуроченности к одному и тому же типу интразональных сообществ. Наиболее распространен этот тип распределения среди обитателей пойменных сообществ, где ярче всего выражены черты азональности.

Виды, приуроченные в Гипоарктике к лесам и редколесьям

Северотаежные ландшафты по ряду признаков весьма близки к тундровым. Как образно отметил А. И. Перельман (1975), северная тайга — это фактически тундра с растущими в ней деревьями. Поэтому мы сочли целесообразным рассмотреть население северотаежных сообществ совместно с населением экстразональных приречных ельников (Глухарина, южная лесотундра) и экстразональных лиственничных редколесий (Щучье, южная тундра). Зональные лесотундровые редколесья, однако, были рассмотрены нами ранее.

Как видно из данных табл. 4, значительное число видов, строго приуроченных на территории Гипоарктики к лесам и редколесьям, и в средней тайге тесно связаны с лесными сообществами. Часть из них четко ограничена их пределами (*Carorita lymnaea*, *Centromerus incillium*, *Cornicularia cuspidata*, *Haplodrassus moderatus*, *Cryphoea sylvicola*), часть обитает в лесах и на болотах (*Hilaira minuta*, *Leptyphantes decipiens*, *L. dybowskii*, *Hahnina nava*, *Охуртилла sincera*, *Pardosa lasciva*), часть — в пойме и в лесах, причем в основном не в зональных таежных сообществах, а в приречном ельнике (*Allomengea scopigera*, *Walckenaera sp.*, *Philodromus fuscimarginatus*, *Helophora insignis*, *Panamomops dybowskii*). Однако имеется и целый ряд видов, строго приуроченных в Гипоарктике к лесам и редколесьям, а в Мирном — к интразональным сообществам: пойменным (*Centromerus silvaticus*, *Collinsia distincta*, *Hypomma bituberculata*, *Hypselistes semiflavus*, *Xysticus viduus*) и болотным (*Argenna prominula*). Кроме того, есть виды, заселяющие в Гипоарктике леса и редколесья наряду с другими биотопами. В Мирном эти виды тяготеют к болотам

Биотопическое распределение видов, общих для Гипоарктики и средней тайги (виды, приуроченные в Гипоарктике к интразональным сообществам)

Вид	Гипоарктика										Средняя тайга (Мирное)											
	Пин (Ш)	Ирт (В)	Пил (Ш)	РЗС (Кр)	РЗС (Км)	Пно (Ш)	Ков (Ш)	Ков (Ш, Мп)	СФБ (Ш, Мп)	БМБ (В)	Г (Кч)	ТХТ	Пре	ПЯКЗ	Пил	СЛ	Пно	РВ	СФБ	ОЛБ	ЗВЛ	
<i>Агулета саута</i> (О. Р.-Cambr)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Агаеонcus</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bathypantes gracilis</i> (Blackw.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bathypantes similimus</i> (L. Koch)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cornicularia kochi</i> (O. P.-Cambr.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gnathonium taczanowskii</i> (O. P.-Cambr.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Porrhomma convexum</i> (Westr.)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Tmeticus affinis</i> (Blackw.)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tetragnatha extensa</i> (L.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pardosa agricola</i> (Thor.)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Hilara punctata</i> Tull.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicymbium facetum</i> (L. Koch)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pardosa hyperborea</i> (Thor.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Eboria angulata</i> Holm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Wideria nodosa</i> (O. P.-Cambr.)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Ceratinella</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Zornella cultrigera</i> (L. Koch)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leptyphantes complicatus</i> (Em.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Robertus lividus</i> (Blackw.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Биотическое распределение видов, общих для Гипоарктики и средней тайги (виды, отмеченные на территории Гипоарктики другими авторами и отсутствующие в наших материалах)

Вид	Командорские острова, Чукотка	Низовья Енисея	Южные Ямал, Полярный Урал	Лапландия	Ухта	Магадан	Средняя тайга (Мирное)											
							ТХЭ	ПРЕ	ПНКЗ	ПНЛ	СЛ	РВ	ЛНО	ЗВЛ	СФБ	ОЛБ	ЖЛП	
<i>Araeonus crassipes</i> (Westr.)																		
<i>Collinsia calligosa</i> (L. Koch)																		
<i>Diplocephalus cristatus angusticeps</i> Holm																		
<i>Oedothorax retusus</i> (Westr.)																		
<i>Praestigia pini</i> (Holm)																		
<i>Tmeticus tolli</i> Kulez.																		
<i>Leptyphantes menzei</i> Kulez.																		
<i>Poecilonea variegata</i> (Bl.)																		
<i>Porrhomma nunamo</i> Holm																		
<i>Latithorax latus</i> (Holm)																		
<i>Clubiona lutescens</i> (Westr.)																		
<i>Savignya frontata</i> (Bl.)																		
<i>Drepanotylus borealis</i> Holm																		
<i>Notioscopus jamalensis</i> Gr.																		
<i>Pelocopsis paralella</i> (Wid.)																		
<i>Micaria tripunctata</i> Holm																		
<i>Tibellus maritimus</i> (Bl.)																		
<i>Caledonia proferva</i> (L. K.)																		
<i>Savignya producta</i> Holm																		
<i>Haplodassus cognatus</i> Kulez.																		
<i>Hypselistes jacksoni</i> (O. Cambr.)																		
<i>Centromerus clarus</i> (L. K.)																		
<i>Leptyphantes bergstroemi</i> Schenk.																		
<i>L. kochellus</i> Str.																		

(*Gonatium rubens*, *Xysticus lectus*) или к пойме (*Leptyphantes* sp., *L. taczanowskii*); лишь *Scotinotylus alpinus* строго приурочен к тайге.

Итак, основной тенденцией зонально-ландшафтного распределения рассмотренных видов является то, что те из них, которые связаны с зональными среднетаежными сообществами, активно участвуют в формировании населения северной тайги и проникают по экстразональным листовенничным редколесьям до южных тундр. С другой стороны, резкие различия между среднетаежными и лесными гипоарктическими сообществами приводят к тому, что в формировании населения последних участвуют и те виды, которые в средней тайге слабо связаны с лесными сообществами или даже полностью их избегают.

Виды, отмеченные в Гипоарктике другими авторами

В средней приенисейской тайге (Мирное) нами был обнаружен ряд видов, отмеченных в различных точках Гипоарктики: в Лапландии (Holm, 1977, 1978), на Южном Ямале и Полярном Урале (Gress, 1909; Kulczynskii, 1916), в низовьях Енисея (Holm, 1973), на Чукотке и Командорских островах (Holm, 1970). Данные об их биотопической приуроченности на территории сибирской Гипоарктики отсутствуют, однако материалы, собранные в средней тайге, позволяют сделать некоторые выводы о характере их зонально-ландшафтного распределения. Здесь же мы рассмотрим некоторые виды, собранные на территории Гипоарктики без указания биотопа.

Как видно из данных табл. 5, подавляющее большинство указанных видов в Мирном строго приурочено к различным интразональным сообществам: пойменным (*Araeoncus crassipes*, *Collinsia calliginosa*, *Diplocephalus cristatus* ssp. *angusticeps*, *Drepanotylus borealis*, *Latithorax latus*, *Oedothorax retusus*, *Praestigia pini*, *Savignya producta*, *Tmetiscus tolli*, *Leptyphantes mengei*, *Poecilometopon variegata*, *Porrhomma nunamo*, *Clubiona lutescens*), болотным (*Notioscopus jamalensis*, *Pelecopsis parallela*, *Micaria tripunctata*, *Tibellus maritimus*), а также к жилым постройкам (*Caledonia proterva*, *Savignya producta*, *Haplodrassus cognatus*). Ряд видов имеет широкий биотопический диапазон, обитая как в таежных, так и в различных интразональных сообществах (*Hypselistes jacksoni*, *Centromerus clarus*, *Leptyphantes bergstroemi*). Лишь один вид — *L. kochiellus* — строго приурочен к таежным сообществам.

Таким образом, эта случайная выборка хорошо отражает, на наш взгляд, общие закономерности состава группы видов, общих для Гипоарктики и для тайги: основную роль в ее формировании играют виды, строго приуроченные к интразональным таежным сообществам; роль видов, строго приуроченных к зональным таежным сообществам, чрезвычайно мала; пойменные сообщества, в которых зональные влияния сглажены наиболее сильно, являются более важным каналом проникновения в Гипоарктику, чем болота.

Виды, общие для Гипоарктики и тайги, по которым недостаточно данных

Как было показано рядом авторов (Duffey, 1978; Еськов, 1981б, и др.), биотопическая избирательность многих видов сильно варьирует в различных точках ареала. Поэтому все предыдущие построения мы делали только на примере видов, отмеченных в Гипоарктике и в Средней приенисейской тайге (Мирное), наиболее близкой к изучаемому нами региону и достаточно исследованной точке. В связи с этим ряд видов, найденных на территории Гипоарктики, но не отмеченных в Мирном, мы не рассматривали: *Agyneta ramosa*, *A. subtilis*, *Leptyphantes alacris*, *Maro sublestus*, *Meioneta saxatilis*, *Maso sundevalli*, *Silometopus incurvatus*, *Tiso aestivus*, *Trichopterna thoreli*, *Wideria fugax*, *Pardosa eiseni*, *P. lapponica*, *P. lyrata*, *P. schenkeli*, *P. tesquorum*, *Alopecosa aculeata*, *Gnaphosa intermedia*, *G. muscorum*, *Clubiona diversa*, *C. norvegica*, *Euophris frontalis*, *Thanatus striatus*.

Виды, ограниченные в своем распространении Гипоарктикой

К этой группе мы условно относим и те виды, которые найдены в одной точке на территории Гипоарктики и нигде более не отмечены (например, *Eboria holmi*, *Hilaira jamalensis*, *Islandiana* sp.).

Таблица 6

Виды, ограниченные в своем распространении Гипоарктикой (в ряде случаев – предположительно)

Вид	Гипоарктика															
	КМТ (Ш)	ОЗ (Ш)	ПяЛ (Ш)	ЗРС (Кр.Км)	ПиО (Ш)	СПГ (Ш)	Пят (Ш)	КОБ (Ш)	СфБ (Ш,Г)	КМТ (Г)	ЭЛР (Ш)	Пре (Г)	ЛКр (П)	ЛСТ (Кс)	Г (Кс)	ЭЛР (П)
<i>Bolyphantes</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bolyphantes</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Theridium</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Pardosa</i> algens (Kulcz.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Pardosa</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Diplocentria replicata</i> Holm	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hilaira nubigena</i> Hull	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eboria holmi</i> Jesk.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. lapponica</i> (Holm)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hilaira incondita</i> (L. Koch)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Erigoninae gen. sp. 3	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Erigoninae gen. sp. 4	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erigone</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hilaira jamalensis</i> Jesk.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>Pardosa indecora</i> (L. Koch)	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Tricca</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Arctella lapponica</i> Holm	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Diplocentria frosslundi</i> Holm	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Hybauchenidium progidialis</i> (Holm)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Islandiana</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Rhaebothorax borealis</i> (Jacks.)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Rh. jamalensis</i> Jesk.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Rh. tungusicus</i> Jesk.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>Pardosa atrata</i> (Thor.)	+	+	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Pirata</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Haplodrassus hiemalis</i> (Em.)	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Gnaphosa holmi</i> Tull.	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Oxyptila rauda arctica</i> Kulcz.	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>Hilaira holmi</i> Jesk.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Meioneta</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Oreonetides</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Theridium</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Xysticus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Dictyna</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Meioneta</i> sp. 1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Leptyphantes whymperi</i> Jacks.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Eboria assimilis</i> (Holm)	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Saloca strandi</i> (Sytsch.)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-

Как видно из данных табл. 6, ряд видов обнаруживает строгую приуроченность к определенному типу сообществ: *Pardosa* sp., *P. algens*, *Saloca strandi*, *Leptyphantes whymperi*, *Bolyphantes* sp. 1, *Bolyphantes* sp. 2 приурочены к гипоарктическим лесам и редколесьям, *Diplocentria replicata*, *Hilaira nubigena* — к болотам, а *Eboria holmi*, *E. lapponica*, *Hilaira incondita*, *Erigone* sp., *Erigoninae* gen. sp. 2, *Erigoninae* gen. sp. 3 — к различным пойменным сообществам и лугоподобным разнотравным группировкам. Кроме того, ряд видов — *Hilaira jamalensis*, *Pardosa indecora*, *Tricca* sp., *Arctella lapponica* — обитает в целом ряде экстразональных и интразональных сообществ, отсутствуя лишь в зональных гипоарктических сообществах: Вместе с тем нет ни одного вида, который был бы строго приурочен к зональным гипоарктическим сообществам.

Все виды, встречающиеся в зональных кустарничково-моховых тундрах и кустарничковых зарослях, осваивают на территории Гипоарктики широкий спектр биотопов, причем почти всегда — экстразональные лиственничные редколесья (*Eboria assimilis*, *Diplocentria frosslundi*, *Hybauchenidium progidialis*, *Islandiana* sp., *Rhaebothorax borealis*, *R. jamalensis*, *R. tungusicus*, *Meioneta* sp., *Pardosa atrata*, *Pirata* sp., *Haplodrassus hiemalis*, *Gnaphosa holmi*, *Охуртила rauda arctica*), ряд из них при этом заходит и в северную тайгу. Некоторые виды ограничены северотаежными и зональными лесотундровыми сообществами (*Hilaira holmi*, *Meioneta* sp., *Oreonetides* sp., *Theridium* sp., *Xycticus* sp., *Dictyna* sp.).

Итак, основной тенденцией в распределении этой группы видов является их слабая связь с зональными гипоарктическими сообществами. В то время как имеется ряд видов, строго ограниченных различными типами интразональных и экстразональных биотопов, ни один не обнаруживает строгой приуроченности к зональным кустарничково-моховым тундрам и кустарничковым зарослям. Видам, встречающимся в этих сообществах, свойственны широкие биотопические спектры.

О характере распределения ряда видов нет данных (*Bathyphantes anceps*, *B. gulkana*, *B. reprobus*, *Cochlembolus* sp., *Hilaira tatica garrina*, *Macrargus* sp., *Tibioplus* sp., *Erigoninae* gen. sp. 5—9), поэтому мы их не рассматривали.

Кроме того, в Сибири отмечен ряд видов, ограниченных в своем распространении пределами Гипоарктического пояса, которые не обнаружены в наших материалах: *'Eboria' sibirica* Holm, *Bathyphantes eumenoides* Holm, *Araneus vegae* Holm, *Pardosa podhorskii* (Kulcz.), *Acantholycosa subsolana* (Kulcz.), *Gnaphosa stuxbergi* Holm.

Виды, распространенные от средней тайги до типичных и арктических тундр

Видов этой группы сравнительно немного, почти все они не обнаруживают связей с зональными сообществами.

Так, *Erigone arctica sibirica* в Мирном приурочен к речным выбросам, в Щучьем — к песчаным отмелям, в Воркуте — к агроценозам, а на Диксоне — к разнотравным буграм с лемминговыми норами. *Pachygnatha listeri* в Мирном и в Щучьем обитает в пойменных лугах, в Крестах — на разнотравном склоне, в Тарее — в кустарничковых зарослях на полигональных болотах.

О характере биотопической приуроченности ряда видов в типичных и арктических тундрах нет данных (Holm, 1970, 1973). Это *Hilaira frigida interserta*, обитающий в Мирном в пойме, а на Командорах — в разнотравном лугоподобном сообществе; *Xycticus albidus*, встречающийся в Мирном на сфагновых болотах, в Щучьем — на болотах и в пятнистых тундрах; *Hilaira tatica tatica*, осваивающий в Щучьем чрезвычайно широкий спектр биотопов; *Tibioplus diversus*, найденный в Мирном и в пойме, и в лесах, и на болотах, в Щучьем встречен всего в одном экземпляре, в ольшанике. Можно предположить, что эти виды и в типичных и арктических тундрах приурочены к интразональным сообществам.

Несколько особняком стоит *Thymoites oleatus*. В Гипоарктике он занимает зональные сообщества (кустарничково-моховые тундры в Щучьем, ольшаники в Крестах), а в Мирном приурочен к заболоченному пойменному ельнику. Очевидно, этот гипоарктический вид проникает в соседние зоны по экстразональным биотопам.

Итак, основной тенденцией в этой группе видов является их слабая связь с зональными сообществами. Они либо строго связаны с интразональными сообществами, в которых градиенты факторов среды сильно сглажены, либо очень политопны. Как было

показано ранее (Чернов, 1978; Чернов и др., 1979), подобные виды часто проникают до арктических тундр и даже до полярных пустынь, в то время как пределы распространения чисто гипоарктических видов лежат гораздо южнее.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРУКТУРЫ ГИПОАРКТИЧЕСКОЙ АРАХНОФАУНЫ

Рассмотрим зонально-ландшафтную структуру конкретной фауны пауков Щучьего — наиболее хорошо изученной точки Гипоарктики, где выявлено 90 видов. Как можно видеть из предыдущего раздела, биотопические диапазоны большинства видов очень широки. Строгую приуроченность даже к крупным ландшафтными выделам демонстрирует незначительное (всего 26.2 %) число видов: к пойме — 11 видов (12.2 %), к болотам — 3 (3.3 %), к экстразональным листовенничным редколесьям — 9 (10.0 %), а к зональным южнотундровым сообществам — лишь 2 вида (2.2 %). Сравним эти результаты с полученными в средней приенисейской тайге (Еськов, 1981а). Там биотопическая избирательность видов также была невысокой, однако из 251 вида 39 (15.5 %) были приурочены к лесам, 37 (14.7 %) — к болотам, 54 (21.5 %) — к пойме и 25 (10.0 %) — к суходольному лугу; приуроченность к крупным ландшафтными выделам демонстрирует 61.6 % видов.

Таким образом, связь видов с определенным типом сообществ в Гипоарктике падает по сравнению со средней тайгой почти в 2.5 раза. Особенно резко уменьшается число видов, связанных с зональными сообществами. Если в Мирном к зональным лесным биотопам строго приурочено 15.5 % видов, то в Щучьем такие виды составляют лишь 2.2 %. Иными словами, специфического населения зональных гипоарктических сообществ практически не существует.

Из каких видов состоит население зональных гипоарктических сообществ? Из предыдущего раздела видно, что в его формировании значительную роль играют обитатели пойменных и болотных сообществ таежной зоны, выходящие в Гипоарктике на зональную арену вместе с населяемыми ими сообществами. Роль обитателей интразональных биотопов в формировании животного и растительного населения Гипоарктики и тундр была ранее показана Б. А. Юрцевым (1966) и Ю. И. Черновым (1974). Однако, как можно видеть из данных табл. 2, почти все эти виды, выходя на зональную арену, не теряют при этом связи и с гипоарктическими интразональными сообществами того же типа, что и исходные таежные. Виды же, которые в тайге осваивают широкий спектр биотопов, как мы показали выше, проникают в Гипоарктику по нескольким независимым каналам и сохраняют здесь политопность, которая, таким образом, является одной из основных черт их биологии. На этом фоне становится понятной относительно более высокая специфичность населения сообществ поймы и редколесий: первые служатместилищем видов, адаптированных к специфическим аazonальным условиям поймы (табл. 3), а вторые — каналом экстразонального расселения таежных видов, которые не могут существовать в условиях зональных гипоарктических сообществ (табл. 4). Те же закономерности прослеживаются на примере видов, приуроченных в своем распространении к Гипоарктике (табл. 6): среди них есть специфические обитатели поймы, болот и экстразональных редколесий, но нет ни одного (!) специфического обитателя зональных гипоарктических сообществ.

Подобное отсутствие специфических обитателей зональных сообществ, казалось бы, является серьезным аргументом в пользу той точки зрения, что гипоарктическая фауна не имеет собственного „лица” и является просто механической смесью из представителей бореальной и арктической фаун. Однако, как видно из предыдущего раздела, из 193 рассмотренных видов 52 (26.9 %) строго ограничены в своем распространении зональными пределами Гипоарктики (в ряде случаев предположительно). Помимо большого количества видов, которые можно считать специфическими представителями гипоарктической фауны (например, *Rhaebothorax borealis*, *Pardosa atrata*, *Arctella lapponica*), к Гипоарктике строго приурочен ряд таксонов надвидового ранга. Так, строго специфичными для Гипоарктики являются виды рода *Eboria*: из 9 известных его представителей 7 найдены только в гипоарктических районах Лапландии, Шотландии, Сибири и Аляски; *E. angulata* заходит из Гипоарктики в таежную зону, а *E. barbigerata* (L. Koch), описанный с Новой Земли, возможно, просто пока не обнаружен в Гипоарктике (Holm, 1963, 1973; Еськов, 1981б). Столь же строго приурочены к Гипоарктике виды рода

Hybauchenidium, группа видов glacialis рода Pardosa. Некоторые роды, например Hilaira, не являются строго приуроченными к Гипоарктике, но достигают здесь наибольшего видового богатства (Еськов, 1981в). Все это говорит о том, что гипоарктическая фауна представляет собой вполне самостоятельную и четко очерченную зональную единицу. Наличие же эндемичных родов свидетельствует о длительной эволюции населяющих Гипоарктику видов.

Таким образом, наблюдается парадоксальная на первый взгляд картина: на фоне богатой и специфичной гипоарктической фауны — практически полное отсутствие гипоарктического животного населения, т. е. видов, тесно связанных с зональными гипоарктическими сообществами. Рассмотрим в качестве примера особенности биотопического распределения представителей рода Eboria, ареал которого, как было показано выше, строго приурочен к Гипоарктике. E. assimilis обитает и в зональных, и в пойменных, и в болотных сообществах, остальные виды строго ограничены поймой и болотами. Те же самые особенности биотопического распределения демонстрируют виды Eboria и в Лапландии (Holm, 1963).

Подобная зонально-ландшафтная структура населения, видимо, объясняется тем, что условия существования в зональных гипоарктических сообществах для пауков хуже, чем в различных интразональных биотопах. Поэтому эволюция гипоарктической арахнофауны, вероятно, была связана именно с интразональными сообществами, которые на территории Гипоарктики отличаются большим разнообразием и вообще часто являются ареной интенсивного видообразования. Огромная роль интразональных сообществ в формировании фауны и животного населения тундровой зоны была подробно изучена Ю. И. Черновым (1978). Вместе с тем условия существования в зональных сообществах, видимо, не настолько пессимильны (как, например, в зональных тундровых сообществах), чтобы вызвать необходимость специальных к ним адаптаций, поэтому зональные гипоарктические сообщества заселяются эврибионтными, в том числе и бореальными видами, чего не наблюдается в типичных и арктических тундрах.

Говоря об истории гипоарктической и арктической фауны и флоры, Б. А. Юрцев (1966) и Ю. И. Чернов (1978) называют в качестве источников их формирования высокогорные и интразональные сообщества более южных зон. В общем случае это, безусловно, верно, однако при изучении ареалов конкретных видов требует некоторых оговорок. Так, Pardosa lapponica распространен в Гипоарктике и в горах Европы. Можно ли только на этом основании утверждать горное происхождение этого вида? Конечно, нет. Так, нами было показано, что представители рода Hilaira, обитающие в горах Европы, имеют сибирское происхождение и были оттеснены в горы ледниками (Еськов, 1981в). Thymoites oleatus обитает в зональных сообществах Гипоарктики, а в енисейской тайге — на болотах. Можно ли на этом основании утверждать, что вид изначально был приурочен к бореальным болотам, а затем вышел в Гипоарктике на зональную арену? Конечно, нет. По мнению Ю. И. Чернова (1975), варакушка, демонстрирующая сходные особенности зонально-ландшафтного распределения, является исходно гипоарктическим видом и проникает в более южные зоны по интразональным биотопам. В ряде случаев этот вопрос может быть разрешен путем применения регионально-фауногенетического принципа. Так, почти все виды Pardosa из lapponica-группы (по: Зюзин, 1979) приурочены к горным районам Европы, Передней и Центральной Азии. Таким образом, вид P. lapponica, видимо, действительно имеет горное происхождение; еще один вид lapponica-группы — P. atrata — уже совершенно утратил связь с горами и является типичным гипоарктом. Thymoites oleatus принадлежит к обширному роду, ареал которого строго ограничен Неарктикой (Levi, 1964; Holm, 1970). В Европе он отсутствует, поэтому можно с уверенностью утверждать, что его расселение из неарктического центра происхождения в Сибирь происходило через Берингию, где он не мог не приобрести определенных приспособлений к зональным гипоарктическим ландшафтам, в которых он обитает и поныне. Таким образом, его проникновение в таежную зону Сибири, как и у варакушки, вторично.

Однако в большинстве случаев сделать четкие выводы чрезвычайно трудно. Хотя мы в предыдущем разделе постоянно говорим „проникновение таежных видов в Гипоарктику”, во многих случаях это утверждение имеет сугубо предположительный характер; нет никаких оснований отрицать возможность обратного пути расселения — из Гипоарктики в тайгу.

Следует отметить, что аналоги гипоарктических ландшафтов могли сформироваться в качестве высотного пояса одновременно с таежными (Юрцев, 1966). Во всяком случае на Канадском архипелаге обнаружены ископаемые энтомофауны лесотундрового облика, датируемые верхним миоценом—нижним плиоценом (Жерихин, 1980), что соответствует примерному возрасту темнохвойной тайги (Толмачев, 1954). Поэтому связь Гипоарктики с тайгой даже на ранних этапах вряд ли носила характер односторонней экспансии бореальных видов.

Переходя от зонально-ландшафтного к регионально-фауногенетическому анализу, сразу отметим, что полное отсутствие материалов из гипоарктической части Восточной Сибири не дает возможности однозначно ответить на наиболее интересный вопрос — о границе между берингийской и сибирской (ангарской) фаунами. Однако ряд выводов о роли этих фауногенетических центров в формировании гипоарктической фауны как зональной категории может быть сделан и на основании наших материалов.

Б. К. Штегман (1938) постулировал берингийское происхождение арктической фауны, которую он рассматривал как единую категорию. Действительно, общность высокоарктической фауны не подлежит сомнению, а районом происхождения многих ее характерных элементов, например куликов-песочников, является Берингия. Однако резкие различия начинают проявляться уже в фауне различных секторов Субарктики (Чернов, 1978).

Рассмотрим гипоарктическую арахнофауну Западной и Средней Сибири в плане ее связей с Берингией. Самостоятельность берингийской гипоарктической фауны несомненна, однако она, видимо, гораздо сильнее ограничена пределами региона, чем арктическая. К ее типичным представителям мы можем отнести отмеченных в Магадане *Bathypantes anceps*, *B. gulkana*, *Hilaira tatica garrina*. В Средней Сибири имеется значительное число видов, ареал которых охватывает гипоарктические районы Сибири и Северной Америки (*Huabauchenidium aquilonare*, *Alopecosa hirtipes*). Берингия находится в центре их ареалов, но является ли она центром их происхождения? Установить район происхождения, например, таксономически изолированного *Bathypantes gerrobis*, распространенного от Лапландии через всю Сибирь до Восточного побережья США, практически невозможно. Отнесение подобных видов к берингийской фауне, на наш взгляд, необоснованно.

Кроме наличия ряда видов с подобными широкими ареалами зонального типа, никаких свидетельств в пользу преимущественно берингийского происхождения гипоарктической фауны нет. Зато есть большое число видов, ареал которых охватывает Сибирь от Гипоарктики до верховьев Енисея и Прибайкалья (например, *Leptyphantes taczanowskii*, *Latithorax thaleri*, *Pardosa lyrata*, *P. tesquorum*).

Рассмотрим еще раз ареалы пауков рода *Eboria* — типичных представителей гипоарктической фауны. В Сибири отмечено и наибольшее число видов (6) и наибольшее число эндемиков (3). Таким образом, род произошел, по всей вероятности, в сибирском секторе Гипоарктики. В Сибири находится центр происхождения и такого характерного для всей Гипоарктики рода, как *Hilaira* (Еськов, 1981в). Таким образом, при формировании гипоарктической арахнофауны Сибири основную роль играл не берингийский, а ангарский фауногенетический центр, который оказал сильное влияние и на внесибирские гипоарктические районы. Рассмотрим в этой связи статус так называемой „лапландской арахнофауны”. Почти все виды, считавшиеся ранее эндемичными для этого региона (например, *Drepanotylus borealis*, *Savignya producta*, *Wideria picetorum*, *Tibioplus arcuatus*), теперь обнаружены нами на территории Сибири. Таким образом, „лапландская арахнофауна”, действительно резко отличающаяся от арахнофауны остальной Европы, является, по нашему мнению, просто анклавом сибирской (ангарской) фауны, возникшим на территории Европы за счет действия зональных факторов, оказавшихся в этом случае более мощными, чем факторы фауногенеза.

Высокая специфичность сибирской (ангарской) гипоарктической фауны не противоречит присутствию в ее составе представителей иных фаун. Так, виды *Thymoites oleatus*, *Islandiana* sp., *Xysticus lectus*, *Pardosa indecoga*, относящиеся к американским родам и группам видов, являются свидетельством древних связей между Сибирью и Неарктикой.

ВЫВОДЫ

1. Гипоарктическая арахнофауна представляет собой вполне самостоятельную и четко обособленную зональную группировку. Помимо большого числа видов, ограниченных в своем распространении пределами Гипоарктики, гипоарктическая арахнофауна характеризуется целым рядом эндемичных таксонов надвидового ранга. Представления о гипоарктической фауне как о механической смеси бореальных и арктических элементов лишены оснований.

2. Приуроченность отдельных видов пауков к определенным типам сообществ в южных тундрах уменьшается по сравнению со средней тайгой почти в 2,5 раза. Даже к самым крупным ландшафтными выделам приурочено лишь 26,2% выявленной арахнофауны.

3. Наименее специфично население зональных гипоарктических сообществ; специфическое гипоарктическое животное население практически отсутствует. Это, видимо, связано с тем, что условия существования в зональных гипоарктических сообществах для пауков менее благоприятны, чем в интразональных, и вместе с тем не настолько пессимальны, чтобы вызвать необходимость специальных к ним адаптаций (как это происходит в тундрах). Поэтому население зональных гипоарктических сообществ состоит в основном из видов-убиквистов.

4. Эволюция специфической гипоарктической фауны как зональной категории была связана в основном с интразональными сообществами. Ее характерные представители (как виды, так и таксоны надвидового ранга) столь же слабо приурочены к зональным сообществам, как и вся фауна Гипоарктики в целом. Это, видимо, объясняется сильным развитием в Гипоарктике интразональных сообществ, отличающихся большим разнообразием и служащих ареной интенсивного формообразования.

5. Распространение видов в пределах нескольких зональных выделов (например, Гипоарктики и тайги) имеет место либо при обитании вида в интразональных биотопах, где сильно сглажено действие зональных факторов среды, либо при наличии у вида широкого биотопического диапазона, допускающего смену стадий в различных зонах. В ряде случаев наблюдается выход на зональную арену видов, приуроченных к интразональным сообществам другой зоны. Ряд бореальных видов, слабо связанных с зональными таежными формациями, достигает в своем распространении типичных и арктических тундр, в то время как гипоаркты гораздо сильнее лимитированы в своем продвижении к северу. Арктическая фауна во много раз сильнее проникает в Гипоарктику по интразональным биотопам, чем гипоарктическая — в Арктику, так как явление интразональности в Гипоарктике выражено гораздо сильнее, чем в Арктике.

6. При формировании гипоарктической фауны Сибири основную роль играл сибирский (ангарский) фауногенетический центр, влияние которого весьма заметно и за пределами сибирского сектора Гипоарктики. Роль берингийского фауногенетического центра, активно участвовавшего в формировании высокоарктической фауны, явно второстепенна.

7. Арахнофауна Лапландии, сильно отличающаяся от арахнофауны остальной Европы, является просто анклавом сибирской (ангарской) фауны, возникшим на территории Европы за счет действия зональных факторов, оказавшихся в этом случае более мощными, чем факторы фауногенеза.

Л и т е р а т у р а

- Бахвалов В. Ф., Коршунов Ю. П. К фауне пауков (*Aranei*) Южного Ямала. — В кн.: Фауна гельминтов и членистоногих Сибири. Новосибирск, 1976, с. 38–46. (Тр. Биол. ин-та Сиб. отд.-ния АН СССР, вып. 18).
- Еськов К. Ю. Анализ пространственного распределения пауков в приенисейской тайге. — Зоол. журн., 1981а, т. 60, № 3, с. 353–362.
- Еськов К. Ю. Пауки из родов *Eboria*, *Latithorax*, *Rhaebothorax* и *Typhochraestus* в фауне Сибири. — Зоол. журн., 1981б, т. 60, № 4, с. 496–505.
- Еськов К. Ю. Зоогеография пауков рода (*Aranei*, *Linyphiidae*). — Зоол. журн., 1981в, т. 60, № 11, с. 1629–1639.
- Жерихин В. В. Насекомые в экосистемах суши. — В кн.: Историческое развитие класса насекомых. М., 1980, с. 189–223. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 175).
- Зюзин А. А. Таксономическое изучение палеарктических пауков рода *Pardosa* C. L. Koch (*Aranei*, *Lycosidae*). 1. Таксономическая структура рода. — Энтомол. обозрение, 1979, т. 58, № 2, с. 431–447.

- Перельман А. И. Геохимия ландшафта. М., 1975. 342 с.
- Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 156 с.
- Чернов Ю. И. Некоторые закономерности приспособления наземных животных к зонально-ландшафтным условиям. — Журн. общ. биологии, 1974, т. 35, № 6, с. 846–857.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 176 с.
- Чернов Ю. И., Стриганова Б. Р., Ананьева С. И., Кузьмин Л. Л. Животный мир полярной пустыни мыса Челюскин. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979, с. 35–49.
- Штергман Б. К. Основы орнитологического деления Палеарктики. — В кн.: Фауна СССР. М.; Л., 1938, т. 1, ч. 2, с. 1–156.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л., 1966. 93 с. (Комаровские чтения, XIX).
- Grese N. Die Spinnen der Halbinsel Jamal. — Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. S.-Petersb., 1909, Bd 14, S. 325–331.
- Dondale C. D., Redner J. H. Revision of the spider genus *Alopecosa* Sim. in North America (Araneae: Lycosidae). — Canad. Entomol., 1979, vol. 111, N 9, p. 1033–1055.
- Duffey I. Ecological strategies in spiders, including some characteristics of species in pioneer and mature habitats. — Symp. Zool. Soc., London, 1978, N 42, p. 109–123.
- Holm Å. The spiders of the Isfjord region of Spitsbergen. — Zool. bidr. Uppsala, 1958, bd 33, s. 29–67.
- Holm Å. Spiders of the genus *Eboria* Falc. (Araneae: Erigonidae). — Entomol. tidskr., 1963, Arg. 84, Hf 3–4, s. 266–281.
- Holm Å. Notes on spiders, collected by „Vega” expedition 1878–1880. — Entomol. scand., 1970, bd 1, s. 188–208.
- Holm Å. On the spiders, collected during the swedish expeditions to the Novaya Zemlya and Yenisey in 1875 and 1876. — Zool. Scr., 1973, bd 2, N 3, s. 71–110.
- Holm Å. Two new species of the erigonine genera *Savignya* and *Silometopus* (Araneae, Linyphiidae) from swedish Lapland. — Entomol. scand., 1977, bd 8, s. 161–166.
- Holm Å. Spiders of the genus *Micaria* Westr. from the Tornetrask area in the northern swedish Lapland. — Entomol. scand., 1978, bd 9, s. 68–74.
- Kulczynski V. Araneae et Oribatidae expedition rossicarum in insulas Novo-Sibiricae susceptarum. — Mem. Acad. Sci. S.-Petersb., 1908, Bd 18, N 7, S. 1–97.
- Kulczynski V. Araneae Sibiriae Occidentalis Arcticae. — Mem. Acad. Sci. Petrograd. Ser. 8, 1916, Bd 28, N 11, S. 1–44.
- Leech R. Spiders (Araneida) of Hazen Camp 81° 49' N, 71° 18' W. — Quest. entomol., 1966, vol. 2, N 2, p. 153–213.
- Levi H. W. The spider genus *Thymoites* in America (Araneae: Theridiidae) — Bull. Mus. comp. zool., Harvard, 1964, vol. 130, p. 445–471.
- Palmgren P. Die Spinnenfauna der gegend von Kilpsjarvi in Lapland. — Acta zool. fenn., 1965, bd 100, s. 1–70.
- Tofft S. Spiders from Jan-Mayen. — Norv. J. Entomol., Ser. B, 1979, vol. 26, N 1, p. 24–25.

Ю. И. Чернов, Н. В. Матвеева

ЮЖНЫЕ ТУНДРЫ В СИСТЕМЕ ЗОНАЛЬНОГО ДЕЛЕНИЯ

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва и Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград)

Южные тундры располагаются на стыке биомов двух резко различных категорий: лесных с господством деревьев — макрофитов растительного мира — и безлесных. Собственно, их разделяет лесотундра, где еще много деревьев, а в южных тундрах господствуют кустарники. Полосу с преобладанием кустарниковых сообществ на плакорах (на северо-востоке Евразии — кочкарников) считают одной из равноценных подзон тундровой зоны. Вместе с тем южные тундры по ряду признаков тяготеют к лесотундре. Например, если зональное деление проводить по характеру жизненных форм основных эдификаторов, то они окажутся значительно ближе к лесотундре, чем к типичным тундрам, так как в зональных сообществах южных тундр и лесотундры господствуют кустарники. Не случайно А. И. Лесков (1947), который в понятие „лесотундра” вкладывал более широкое содержание, чем другие исследователи, выделял особую кустарниковую область, которую делил на 2 полосы: лесокустарниковую (территория, соответствующая „лесотундре” большинства авторов) и тундрово-кустарниковую (соответствует „подзоне кустарниковых тундр”).

Некоторые авторы интерпретируют лесотундру в расширенном смысле: включают в ее состав и северные окраины таежных ландшафтов, и часть территории с господством на плакорах кустарников; другие стремятся придать лесотундре ранг самостоятельной зоны (Цинзерлинг, 1932, 1935; Ильинский, 1937; Лупинович, 1947; Норин, 1961). Мы присоединяемся к мнению тех исследователей, которые, выделяя лесотундру в качестве самостоятельной единицы, оценивают ее ранг ниже зонального. По существу, лесотундра — это экотон между двумя контрастными типами ландшафтов, и ее целесообразно рассматривать как переходную полосу, или как зону второго порядка (Прокаев, 1967; Чернов, 1975; Мильков, 1977). Не обосновывая здесь это положение, заметим, что лесотундра явно не делится достаточно четко на широтные полосы, которые можно было бы считать подзонами. Между тем по мнению ряда географов — это один из основных критериев зонального ранга.

Южные тундры в этом отношении — явление иного порядка. Это, безусловно, настоящая подзона тундровой зоны, что давно отражено в различных схемах широтного деления заполярных территорий (Берг, 1928; Андреев, 1932, 1935; Самбук, Дедов, 1934; Городков, 1935; Самбук, 1937, и др.).

В направлении с севера на юг в пределах тундровой зоны происходит постоянное увеличение разнообразия — нарастание видового богатства; появление или во всяком случае резкое повышение роли качественно новых таксонов и крупных экологических категорий; усложнение структурных элементов; изменение характера ценологических отношений. Специфика южных тундр состоит в том, что в них новое качество проявляется более интенсивно, чем в двух северных подзонах. Здесь резко повышается число различных не арктических, а свойственных бореальному поясу растений и животных, которые хотя и проникают далеко на север, но в гораздо меньшем количестве, как, например, из растений ольховник *Alnaster fruticosa*, голубика *Vaccinium uliginosum* s. l., разнообразные эрикоидные. В животном мире южных тундр значителен удельный вес

таких характерных для лесных сообществ, но отсутствующих на большей части тундр или во всяком случае не имеющих там существенного значения групп, как землеройки, речные утки, муравьи, комары-бибиониды, жуки-мягкотелы и др. Многие группы насекомых — двукрылые, перепончатокрылые, жесткокрылые и другие представлены в южных тундрах значительно большим числом видов и подвидовых таксонов, чем в остальной части тундровой зоны.

В то же время все подзоны, включая и южные тундры, обладают рядом общих признаков, которые подчеркивают монолитность тундровой зоны. Среди них — ведущая роль мхов в растительном покрове. Состав и особенности сложения моховой дернины чрезвычайно сходны на протяжении всей зоны, сохраняется одинаковый набор доминирующих видов, даже их соотношение меняется несущественно (Чернов, Матвеева, 1979). Есть виды цветковых растений и животных, имеющие большое ценогическое значение во всех трех подзонах. Таковы, например, осока *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, триада *Dryas punctata*, лемминг *Lemmus obensis*, из птиц — лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* и др. Вместе с тем во всех случаях намечаются более или менее существенные различия в их численности и характере распределения в разных подзонах.

Строго говоря, практически нет видов, которые можно было бы отнести к категории вообще тундровых или вообще арктических. Каждый вид относится либо к гипоарктам, тяготеющим к южным тундрам и лесотундре, либо к гемиарктам, либо к эварктам. Иными словами, распространение видов растений и животных не может быть надежным критерием цельности тундровой зоны. В каждой из подзон есть весьма четко очерченная группа характерных для нее видов. Представляется, что приуроченность видов к тундровым подзонам гораздо более тесная, чем в системе лесных подзон. Это, безусловно, связано с большей жесткостью и более резкими градиентами климатических режимов Субарктики.

С изучением южных тундр связана проблема выделения более крупных, чем подзона, широтных категорий — Субарктики и Гипоарктики, а также и недавно вошедшего в употребление понятия „тундролесье” (Пармузин, 1979). Категории Субарктики и Гипоарктики были введены независимо друг от друга и с разными целями для обозначения различных природных явлений. По А. А. Григорьеву (1956), Субарктика — это тип физико-географической среды, который территориально (но не по содержанию) более или менее соответствует тундровой зоне вместе с лесотундрой. В „Энциклопедическом словаре географических терминов” (1968) северная граница Субарктического пояса проходит по изотерме среднеиюльской температуры 5 °С, а южная — по изотерме 12 °С, что в общем почти соответствует пониманию территориального простираания Субарктики А. А. Григорьевым. Северная граница Субарктики (где среднеиюльская температура 2–3 °С) по отношению к границе тундровой зоны несколько смещена к югу. В такой трактовке Субарктика в территориальном смысле понимается как „нижняя” Арктика, т. е. как часть Арктики в широком смысле. То, что находится севернее Субарктики, — это собственно, или „высокая”, Арктика, соответствующая распространению в основном полярных пустынь.

Следует подчеркнуть, что в работах А. А. Григорьева категория Субарктики фигурировала в аспекте разработки концепции типов физико-географической среды, на которой базируется развитие теории природной зональности, в том числе такой ее фундаментальной составной части, как периодический закон географической зональности (Будыко, 1956; Григорьев, 1966, 1970). Приоритет и лидерство отечественной физической географии в этом вопросе бесспорны. Несмотря на это, во многих работах категории Субарктики используют произвольно, расширяют ее территориальные границы. Многие зарубежные авторы называют Субарктикой территории, лежащие южнее Арктики в ее широком смысле, т. е. к югу от границы леса. Такое использование данного понятия неприемлемо, вряд ли целесообразно и правомочно слово „Арктика” в любом сочетании применять к лесным территориям, для которых давно устоялся термин „бореальный”.

Гипоарктику начали выделять и продолжать наиболее широко использовать ботаники, как категорию, имеющую прежде всего флористический смысл, т. е. совсем иной, чем Субарктика. А. И. Толмачев (1932, 1935) использовал слово „гипоарктический” для обозначения элементов флоры Таймыра. По определению Б. А. Юрцева (1966), Гипоарктический ботанико-географический пояс — это территория, на которой „гипоарктические виды преуспевают, занимают активные позиции в растительном покрове

и даже, как правило, господствуют на водоразделах” (с. 7). Территориально он охватывает часть типичных тундр, южные тундры, лесотундру, северные (преимущественно горные) окраины тайги. Б. А. Юрцев специально подчеркивал флористический смысл Гипоарктики. Действительно, только на основе чисто флористических (и фаунистических) критериев (наличие общих характерных видов, специфические особенности их широтного распределения и изменения их композиций) можно выделить единую категорию на территории со столь различными ландшафтно-зональными условиями и со столь разнообразными типами сообществ (лесные, лесотундровые, тундрово-кустарниковые, типично тундровые). Необходимость и плодотворность выделения этой категории обусловлены резко выраженными особенностями ландшафтно-зонального распределения животных и растений в высоких широтах — отчетливым тяготением многих видов к пограничным (экотонным) элементам широтно-зональной структуры, что наиболее сильно выражено на границе между лесными и безлесными ландшафтами.

Следует особо подчеркнуть, что термин „Гипоарктика” практически не вошел в сферу понятий физической географии. Так, в основных словарях терминов физической географии он либо отсутствует (Словарь..., 1975; Четырехязычный энциклопедический словарь..., 1980), либо приводится в сугубо ботанико-географическом смысле („гипоарктический элемент флоры” — Энциклопедический словарь..., 1968). В последние годы эту категорию широко используют и зоологи. Мы считаем полезным употребление понятия „Гипоарктика” в качестве широтной (но внезональной) биогеографической категории, имеющей прежде всего флористическое и фаунистическое (ареалогическое) содержание.

Вообще необходимо четко разграничивать категории флористические и фаунистические, с одной стороны, и ландшафтно-зональные (при которых главный интегрированный критерий — характер растительного покрова) — с другой. К сожалению, это правило не всегда соблюдается. Б. А. Юрцев (1966), обосновывая существование Гипоарктического пояса, высказал совершенно правильную мысль, что необходимо создание взаимодополняющих друг друга систем разделения поверхности Земли на основе разных критериев. Он подчеркивал, что предлагаемое им деление северных территорий выдвигается не взамен общепринятой зональной схемы, а в дополнение к ней (с. 29). Но в то же время использовал эпитет „гипоарктический” для зональных категорий и в пределах зон тундры и тайги предложил различать подзональные подразделения I ранга — подзону северной, или гипоарктической, тайги и подзону гипоарктических тундр (с. 28). Таким образом, термины и принципы одной системы оказались перенесенными в другую. Получилось так, что было предложено не деление Гипоарктического пояса на широтные подчиненные категории, а новое деление тундровой зоны на основе флористических критериев. В дальнейшем появилось уже несколько подзон тундровой зоны с эпитетом „гипоарктический”. Даже центральные части тундр, где во флоре и растительном покрове явно преобладают эваркты и гемиаркты, все-таки отнесены к подзоне северных гипоарктических тундр только на том основании, что гипоарктические виды там еще есть, хотя уже и не играют существенной ценотической роли (Ребристая, 1977; Юрцев и др., 1978, и др.). Налицо подмена зональных категорий, которые выделяются по главным особенностям структуры растительного покрова, сугубо флористическими.

В работе, посвященной районированию Арктической флористической области (Юрцев и др., 1978), есть высказывание, что термины „субарктический” и „гипоарктический” равнозначны. В свете того, что было сказано выше, нам представляется такое утверждение неверным. Здесь, правда, имеется некоторый семантический нюанс. Дело в том, что „суб-” и „гипо-” — приставки из разных языков, обозначающие одно и то же. Но исторически сложилось так, что понятия Субарктики и Гипоарктики использовали с разными целями, для отражения разных природных явлений, и смешивать их, а тем более взаимозаменять недопустимо. Между тем невнимательное прочтение смысла этих понятий весьма часто встречается в литературе. Так, К. Б. Городков (1984) полагает, что при типологии ареалов лучше использовать представления о Гипоарктическом поясе как более „удачном” по сравнению с понятием „Субарктика”. В предлагаемой им схеме понятий широтной поясности „гипоарктический” и „субарктический” приведены как синонимы, а биогеографическая категория Гипоарктический ботанико-географический пояс включена в ряд физико-географических, точнее, геофизических категорий (арктический пояс, умеренный и т. д.). Тенденция к расширению понятий, нивелировке смысловых различий таких сложных категорий, каковыми являются компоненты системы

ландшафтно-зональной типологии, к сожалению, весьма обычны. Очевидно, что наличие взаимоналагающихся и частично перекрывающихся категорий, отражаемых в соответствующих терминах для обозначения живой и косной природы, вполне оправданно и необходимо, но расширение этих понятий за счет друг друга или, более того, замена их друг другом вряд ли имеет смысл. Во всяком случае, этого нельзя делать без глубокого обоснования, без четкого понимания всех особенностей соотношений категорий и терминов в смежных дисциплинах (географии, экологии, биогеографии и т. д.).

Гипоарктика стоит вне зонального и подзонального деления северных территорий. Граница между двумя ясно выраженными типами ландшафтов — тундрой и тайгой пересекает ее на 2 части. Граница леса, древесной растительности — один из самых кардинальных рубежей при ландшафтно-зональном делении Земли, равно как и при геоботанической типологии, не является таковым для распространения единого комплекса гипоарктических видов. В то же время северная граница Гипоарктического пояса в середине тундровой зоны — чисто флористическая, не совпадает с какими-либо существенными изменениями в структуре растительного покрова. Поэтому вряд ли целесообразно применять понятие „гипоарктический” к категориям подзонального деления тундровой и таежной зон. Аналогичным образом Субарктику не следует смешивать с тундровой зоной. Эти категории лишь более или менее совпадают территориально, да и то далеко не полностью. Так, не совпадают ни северные, ни южные их границы: Субарктика по отношению к тундровой зоне смещена к югу. Все обсуждаемые категории — перекрывающиеся, а не стыкующиеся, а потому и не взаимозаменяемы, и нет смысла использовать в одной системе принципы и термины другой (Чернов, Матвеева, 1979).

Большинство исследователей Севера единодушно в выделении тундровой зоны как территории, лежащей к северу от лесотундры и граничащей примерно по изотерме среднеиюльской температуры 2 °С с полярными пустынями. Исключение составляет позиция Б. А. Юрцева с соавторами (1978), которые, исходя из чисто флористических критериев, включают территории, где развиты полярные пустыни, в тундровую зону и тем самым не ограничивают ее с севера. Мы уже высказывали мнение, что это вряд ли оправданно, так как по характеру растительного покрова и по типу организации сообществ полярные пустыни принципиально отличаются от тундр, что следует из фактических данных по структуре их сообществ (см.: Матвеева, Чернов, 1976; Чернов, 1978; Александрова, 1983).

Несколько большей разницей существует в делении тундровой зоны на подзоны. Ее делили и на 3, и на 5 подзон, выделяли различные полосы, объединяющие подзоны, или, наоборот, дробящие их. По нашему мнению, наиболее рационально деление тундровой зоны на 3 подзоны, предложенное в 30-х годах (Самбук, Дедов, 1934; Городков, 1935, и др.). Названия этих подзон варьируют, например мохово-лишайниковые или типичные, южные или кустарниковые тундры. Наиболее употребительные наименования: арктические, типичные и южные. Эта номенклатура наиболее удобна терминологически, в частности лишена той семантической двусмысленности, которая возникает в сочетаниях „субарктические тундры” (Александрова, 1971, 1977), „гипоарктические тундры” (Юрцев и др., 1978). Кроме того, не стоит игнорировать и принципы приоритета и общепринятости. Эта схема оказалась весьма удобной и несколько десятилетий широко употребляется в отечественной литературе, как в географической, так и в биологической, в том числе и в учебниках; применяется при составлении многих карт растительности. В работах ботаников, предлагающих иные схемы широтного подразделения тундр и наименования подзон, фактически нет таких аргументов в их пользу, которые показали бы серьезные недостатки классической схемы и преимущества новых.

Что касается наименования „подзона южных, или кустарниковых, тундр”, то второе менее удачно, поскольку на Северо-Востоке Азии в южной полосе тундровой зоны на плакорах наравне с кустарниковыми широко развиты кочкарные травяные (пушицевые или осоковые) сообщества. Поэтому название „южные” тундры для всей Евразии более предпочтительно.

Зональные границы распространения любых видов весьма условны, их можно рассматривать лишь как результат обобщения и усреднения различных ситуаций. Несмотря на четкую приуроченность таксона к той или иной зональной полосе, отдельные особи или популяции могут находить подходящие условия далеко за ее пределами. При этом особенно большую роль играют интразональные элементы ландшафта. Примеров абсолютно строгих зональных границ ареалов почти нет. Даже при очень тесной связи вида

с собственно зональными плакорными сообществами могут быть исключения, так как в разных частях зоны ее границы могут определяться различными факторами (Пузаченко, 1985).

Граница между тундрой и лесотундрой — мощный рубеж, определяющий северный предел распространения большинства типичных бореальных лесных таксонов. Но даже он весьма относителен. Ряд представителей этих групп локальными популяциями все же заходит в южные и даже типичные тундры. Широко известны островки леса среди тундры, например лиственничные массивы на Таймыре в урочище Ары-Мас, в низовьях р. Лены — на о-ве Тит-Ары, еловые и ивовые — в Большеземельской тундре (Тихомиров, Штепа, 1956; Вехов, Успенский, 1959; Толмачев, Токаревских, 1968; Ары-Мас..., 1978). Такие изолированные древесные сообщества способствуют глубокому проникновению в пределы тундровой зоны различных бореальных лесных элементов, как растений, так и животных.

Пример одной из наиболее существенных зональных границ распространения крупного таксона — ареал хвойных, которые в целом чужды тундровой зоне, однако повсеместно проникают в нее. На Таймыре лиственница в пределах южных тундр встречается не только отдельными особями, имеющими и прямостоячую и стланиковую формы, но и небольшими массивами.

По самой южной кромке тундровой зоны проходит северная граница распространения многих крупных таксонов животного мира. Приведем наиболее характерные примеры. Северную границу ареала класса амфибий в целом можно связывать с распространением лесной растительности. Как правило, амфибии не выходят за пределы лесотундры: в разных ее частях встречаются сибирский углозуб (*Hynobius keyserlingi*), остромордая (*Rana arvalis*), травяная (*R. temporaria*) и сибирская (*R. amurensis*) лягушки. Наиболее четко границе лесных пород следует углозуб, что особенно хорошо прослежено в Якутии (Боркин и др., 1984). Однако и эта граница не может считаться строго зональной. Остромордая лягушка на Ямале, сибирский углозуб на Северо-Востоке Азии заходят и в южные тундры (Докучаев и др., 1984). Нет никаких оснований считать эти популяции реликтовыми, к чему склоняются Л. Я. Боркин с соавторами (1984). Это типичный пример выдвинутых форпостов вследствие пластичности вида, связи с различными биотопами, в том числе интразональными, обуславливающими отнюдь не линейный и не строго широтный характер зональных границ.

Муравьи, ценогически очень важная группа, на северном пределе также ограничены в основном лесотундрой, где обитает несколько видов с разнообразной экологией, но один вид — *Leptothorax acervorum* — обитает в южных тундрах, например в районе Воркуты. Примером крупного таксона, ареал которого очень четко ограничен распространением лесных сообществ, могут служить прямокрылые насекомые, из которых в лесотундре обитает несколько видов (среди них полярная кобылка *Melanoplus frigidus* — более или менее характерная именно для лесотундры), но ни один не встречен в настоящих зональных тундровых сообществах (Чернов, 1978). Также довольно строго ограничены северными пределами древесной растительности такие важнейшие сапрофаги, как многоножки-диплоподы: в пределах южных тундр возможны лишь их локальные малочисленные популяции, например на Ямале.

Особенно условны зональные границы в районах с сильно пересеченным мезо- и макрорельефом. На значительной территории Северо-Востока Азии вообще невозможно выделить зональные пределы распространения растений и животных. Там на значительном меридиональном протяжении существует сложная мозаика группировок, образованных типичными лесными, тундровыми и даже степными видами.

Пограничное положение южных тундр вблизи существенного биогеографического рубежа — границы лесной растительности, является причиной большой гетерогенности их флоры и фауны из-за участия видов различной ландшафтно-зональной приуроченности.

Главная черта таксономического состава тундровых сообществ в целом — нарастающее его обеднение с продвижением к северу. В подзоне южных тундр это проявляется, пожалуй, в наибольшей степени. Здесь особенно часто приходится сталкиваться с северными рубежами распространения как отдельных видов, так и надвидовых таксонов бореальной флоры и фауны. Одновременно по территории южных тундр проходят и южные границы ареалов ряда эвартков и гемиартков — видов, наиболее характерных для арктических и типичных тундр.

Вопрос о широтных элементах в составе северных флор рассматривался неоднократно (Голмачев, 1932, 1935, 1962; Юрцев, 1966, 1968; Ребристая, 1977, и др.). Предлагаемые системы сходны в том, что основная роль в них отводится соотношению широтно-зональной и высотно-поясной приуроченности видов, причем категории двух систем (аналогичных, но не идентичных по своей сути) часто употребляются в одном ряду. Во многих работах последних десятилетий северные флористы нашей страны используют категории, которые отражают, с одной стороны, современный ареал, с другой — генезис, с третьей — экологический диапазон вида по отношению к ландшафтно-климатическим факторам, т. е. категорий, которые могут не совпадать. Например, к гипоарктическим относят виды, ареал которых ограничивается на юге пределами северной тайги, а на севере — подзоной типичных тундр, а также виды, наиболее обильные в лесотундре или южных тундрах, независимо от общего ареала. Большая часть арктоальпийских видов действительно встречается только в Арктике и альпийском поясе южных высокогорий, но среди них есть и такие, которые в небольшом числе пунктов можно встретить в лесной полосе. Таким образом, в одних случаях принимается во внимание весь ареал, в других предпочтение оказывается преимущественному, а не общему распространению. Категория „арктоальпийский” вообще имеет прежде всего генетический оттенок, а хорологически может представлять крайне неоднородный комплекс. Б. А. Юрцев (1977) в дополнение к существующему разделению на арктические и арктоальпийские виды ввел понятие „метаарктические”, которые от последних отличаются тем, что, кроме Арктики, встречаются в горах, непосредственно прилегающих к границе тундровой зоны. Введение этой категории полезно, но в то же время надо иметь в виду, что в тех районах, где тундровая зона ограничена горными системами, подавляющее большинство арктических видов заходит по горам в пределы лесной полосы, причем не обязательно по гольцовому поясу (Флора Путорана, 1976).

Использование широтных, высотных, флористических, синэкологических и генетических категорий в одной системе затрудняет оценку зонального положения территорий. Поэтому для ландшафтно-зональных сравнений были предложены 4 элемента арктической флоры и фауны: гипераркты, эваркты, гемиаркты и гипоаркты — категории, объединяющие виды по характеру их распределения (учитывая оптимум) в основных подразделениях северных территорий (Чернов, 1978; Чернов, Матвеева, 1979). Кроме них, в тундровую зону на юге заходят бореальные, а в пределах всей зоны распространены полизональные виды.

Многие широко распространенные бореальные и полизональные виды животных и растений, отсутствующие или резко снижающие численность севернее, не только заходят, но и еще весьма обычны на территории южных тундр. Большой удельный вес неарктического элемента и есть самая характерная черта состава флоры и фауны южных тундр.

Доля бореальных и полизональных видов наиболее высока среди споровых. К ним принадлежат все почвенные водоросли, известные для тундровой зоны Таймыра. Велика их роль и среди листостебельных и печеночных мхов. К таковым относятся основные доминанты растительного покрова: *Hylocomium splendens* (этот лесной вид в Арктике представлен формой var. *alaskanum*), *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum strictum*, *Drepanocladus revolvens*, *Meesia triquetra*, *Racomitrium lanuginosum*, *Calliergon sarmmentosum*. Мхи-пионеры на голом грунте вообще космополиты: *Funaria hygrometrica*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Leptobryum pyriforme*; есть виды, свойственные преимущественно аридным районам: *Tortula ruralis*, *Abietinella abietina*. Исключительно по интразональным биотопам в небольшом количестве в южные тундры заходят лесные мхи: *Rhytidadelphus triquetrus*, *Hypnum pratense*, *Climacium dendroides*, *Dicranum majus*, *Pleurozium schreberi*; по обычным для них болотным местообитаниям проникают сфагны: *Sphagnum warnstorffii*, *S. squarrosum*, *S. fimbriatum*, *S. nemoreum*, *S. obtusum*, *S. teres*. Самый обильный из печеночников — *Prilidium ciliare*, входящий в состав доминантов зональных сообществ вплоть до арктических тундр, — также вид с широким ареалом. Среди лишайников в южных тундрах на долю бореальных и полизональных приходится примерно треть видов. К ним относятся самые обычные в разных сообществах *Cetraria islandica* s. l., *Cladonia arbuscula* s. l., *C. rangiferina*, *Cladonia uncialis*, *C. coccifera*, *C. pyxidata*, *C. pocillum*, *C. chlorophaea*, *Peltigera rufescens*, *P. polydactyloides*, *Baeomyces rufus*, *B. carneus*. В конкретных флорах цветковых растений они составляют около 1/5. Большинство бореальных видов — это единичные представители семейств и родов, поэтому их

присутствие увеличивает богатство флоры не только на уровне видов, но и соответствующих таксонов более высокого ранга: *Larix sibirica*, *Sparganium hyperboreum*, *Corallorhiza trifida*, *Parnassia palustris*, *Ribes acidum*, *Geranium albiflorum*, *Thymus reverdattoanus*, *Galium boreale* и др.

В животном мире много примеров такого рода можно найти среди птиц: это, например, широко распространенные по всей лесной полосе пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*) и пеночка-теньковка (*P. collybita*). В южных тундрах обычны дрозды — белобровик (*Turdus musicus*), рябинник (*T. pilaris*) — в целом типично лесные птицы. Среди утиных в южных тундрах преобладают речные, или благородные, утки: шилохвость (*Anas acuta*), свиязь (*A. penelope*), чирок-трескунок (*A. strepera*) — в основном бореальные или полизональные виды, тогда как группы нырковых, среди которых имеются типичные арктические виды, здесь гораздо малочисленнее. Последний пример относится к той категории явлений, когда отчетливо проявляются существенные отличия органического мира южных тундр от более северной территории зоны.

Резкие отличия южных тундр по характеру животного населения от других подзон хорошо видны на примере многих таксономических и экологических групп. В большинстве случаев наблюдается очень высокий удельный вес нетундровых — полизональных и бореальных форм, которые буквально поглощают собственно тундровые элементы. Хорошим примером может служить семейство мух-журчалок (*Syrphidae*). В Евразии имеется примерно 7—8 типичных арктических видов: *Platychirus hirtipes*, *P. subordinatus*, *Syrphus tarsatus*, *S. dryadis*, *Conosyrphus tolli*, *Helophilus borealis*, *H. groenlandicus*. В подзоне типичных тундр они достигают высокой численности, играют существенную роль в опылении растений и вообще создают заметную часть зональных и интразональных сообществ. Полизональные и бореальные, а также типичные гипоаркты в северной части тундровой зоны, в частности на Таймыре, единичны, встречаются в основном как залетные формы. В южных тундрах практически все арктические виды есть, но они там в фаунистическом отношении, а местами и по численности значительно уступают полизональным и бореальным, которых в каждом районе южных тундр можно встретить до трех десятков видов. Кроме того, имеется несколько видов, явно тяготеющих к лесотундровым и северотаежным районам и составляющих гипоарктический элемент данного семейства. Таковы *Syrphus punctulatus*, *S. arcticus*, *Eristalis tundrae*. Все они малочисленны или встречаются в типичных или арктических тундрах.

Некоторые бореальные и полизональные формы в южных тундрах связаны с плакорными сообществами. Так, редкие экземпляры лиственницы встречаются в пределах южных тундр как раз в зональных сообществах; в кустарниковых группировках на плакорах обитают характерные для лесной подстилки сапрофаги — личинки комаров-бибионид, муравей *Leptothorax acervorum*; с кустарниковым ярусом связаны такие в целом лесные насекомые, как листоблошки (*Psyllidae*), сережковые долгоносики р. *Dorytomus*; среди птиц в кустарниковых тундрах многочисленны пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*), овсянка-крошка (*Emberiza pusilla*).

Но все же большинство бореальных видов приурочено преимущественно или исключительно к интразональным группировкам. В основном это луговые (*Veratrum lobelianum*, *Allium schoenoprasum*, *Trollius asiaticus*, *Ranunculus monophyllus*, *Parnassia palustris*, *Angelica decurrens*, *Viola repens*, *Veronica longifolia*, *Dianthus repens*, *Arenaria stenophylla*, *Sanguisorba officinalis*, *Campanula langsdorffiana*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*) или болотные растения, которые по своим местам обитания проникают за пределы лесной зоны. Особенно хорошо это заметно на бореальных болотных видах, которые не только заходят в южные тундры по переувлажненным биотопам, но и в полной мере осваивают их, а некоторые и доминируют в болотах: *Carex chordorrhiza*, *C. rotundata*, *Cotmarum palustre*, *Salix myrtilloides*.

Полизональные формы в большинстве случаев идут на север далеко за пределы южных тундр. Эта группа видов еще сильнее связана с локальными интразональными сообществами (лугами или болотами) либо их распространение целиком носит характер экстразональности, как, например, в случае с варакушкой (*Luscinia svecica*), чечеткой (*Acanthis hornemanni*), пеночкой-весничкой, обитающих в зарослях пойменных кустарников. Вместе с ивняками далеко на север заходят многие насекомые, например долгоносики р. *Dorytomus*, листоблошки, тли и др.

Северные пределы в южных тундрах имеют те формы, которые достаточно тесно связаны с зональными лесными сообществами, типичные же обитатели интразональных

сообществ и в тундровой зоне не обнаруживают в своем распространении четкой зависимости от зональных границ, и заселяют почти всю тундровую зону, проникая даже в подзону арктических тундр, как, например, сокол-сапсан (*Falco peregrinus*), каменка (*Oenanthe oenanthe*), селезеночник *Chrysosplenium alternifolium*, пушица *Eriophorum angustifolium*, сердечник *Cardamine pratensis*.

Самые характерные обитатели подзоны южных тундр — гипоаркты. Подавляющее их большинство распространено по всей территории этой подзоны — часто они заходят и в типичные тундры и лишь в относительно редких случаях не достигают северной границы южных тундр.

Понятие „гипоарктический вид” претерпело некоторые изменения со времени его введения в литературу. А. И. Толмачев (1932), работая на Таймыре, выделил группу гипоарктических видов, которые были заметно более обильными в южной части тундровой зоны. Он ввел это понятие в ряд с такими, как „арктические” и „высокоарктические” виды, т. е. выделил их по степени приуроченности к широтным подразделениям в пределах тундровой зоны. По нашему мнению, Толмачев фактически пользовался категорией не только флористического, но и синэкологического содержания. Б. А. Юрцев (1966) вначале понимал объем гипоарктических видов так же, учитывая не просто ареал видов, но именно оптимум произрастания, в том числе обитание в зональных позициях. Среди примеров типичных гипоарктов была, например, пушица *Eriophorum vaginatum*. К сожалению, в дальнейшем большинство северных флористов фактически отказалось от такой трактовки понятия „гипоарктический вид” (Юрцев, 1978; Юрцев и др., 1978; Юрцев и др., 1979, и др.) и стали принимать во внимание общий ареал вида: к гипоарктическим относят виды, которые за пределами тундровой зоны встречаются не южнее северотаежных районов (вне зависимости от того, где находится их оптимум). В ряд гипарктических попадают, с одной стороны, некоторые бореальные виды, малообильные в пределах и вне тундровой зоны и приуроченные исключительно к интразональным условиям, но южная граница их ареала проходит в северной тайге; с другой стороны, ряд арктических видов, которые в некоторых секторах Арктики обнаружены южнее границы леса. В гипоаркты попал (Юрцев и др., 1979), например, такой вид, как *Arctophila fulva*, который обычно рассматривался как эндем арктической флористической области (Юрцев и др., 1978). В то же время ряд настоящих гипоарктов (в понимании Толмачева) стали относить к арктобореальным видам, как, например, *Eriophorum vaginatum*, *Alnaster fruticosus* — виды, которые в бореальной области растут в интразональных условиях, а в южных тундрах осваивают плакоры и господствуют на них, определяя характер растительного покрова этой подзоны в разных секторах Арктики. Первоначальный рациональный смысл использования понятия „гипоарктический вид” для оценки широтной приуроченности вида с учетом оптимума его произрастания был постепенно утрачен. В настоящей работе термин „гипоаркт”, да и остальные по сути близки к „элементам” Толмачева.

Роль гипоарктических видов в растительном покрове южных тундр велика, как нигде в других широтных подразделениях, хотя во флоре цветковых растений они составляют около $\frac{1}{3}$. Большинство из них именно здесь находит оптимум экологических условий и обитает с максимальной плотностью в различных биотопах: *Alnaster fruticosus*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix lanata*, *S. pulchra*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*. Бриологи, пытаясь дифференцировать мхи по их широтной приуроченности, относят к гипоарктам часть широко распространенных видов: *Tomenthypnum nitens*, *Meesia triquetra*, *Polytrichum alpinum*, *Calliergon giganteum*. Как гипоаркты ведут себя некоторые виды р. *Dicranum* (*D. congestum*, *D. spadiceum*, *D. angustum*). Около 10% лишайников также считают гипоарктическими (Пийн, 1984), среди них наиболее часто в южных тундрах встречаются *Peltigera aphthosa*, *Cladonia amaurocraea*, *Ochrolechia upsalliensis*, на пятнах оголенного грунта обычны *Baeomyces carneus*, *B. placophyllus*.

В животном мире удельный вес гипоарктов не менее высок. К ним относится ряд птиц: белая куропатка (*Lagopus lagopus*), краснозобый конек (*Anthus cervinus*), овсянка-крошка (*Emberiza pusilla*), азиатский бекас (*Gallinago stenura*), малый веретенник (*Limosa lapponica*), щеголь (*Tringa erythropus*); паук *Alopecosa hirtipes*, шмель *Bombus singulatus*, жулицица *Carabus truncaticolus*; полевка Миддендорфа (*Microtus middendorffi*). Все эти виды составляют наиболее характерную часть животного населения подзоны южных тундр, именно здесь их численность на водоразделах наибольшая по сравнению с другими частями ареалов. Северная граница большинства этих видов совпадает с пределами распространения кустарниковых зарослей на водоразделах. Но некоторые, хотя уже не в таком обилии, все же проникают и в пределы типичных тундр, как, например, щеголь, малый веретенник, белая куропатка, краснозобый конек.

Поведение многих гипоарктических видов подчиняется правилу зональной смены местообитаний: за пределами южных тундр (лесотундры) эти виды встречаются только

или преимущественно в интразональных условиях. Большая часть гипоарктических видов растений в таежной зоне растет на верховых болотах, в южных тундрах они выходят на плакоры, резко меняя среду обитания — с торфяных грунтов на минеральные (например, *Eriophorum vaginatum*). Есть среди них, как и среди бореальных, и луговые растения, а в отличие от последних и настоящие лесные. Но если луговые и болотные бореальные виды, проникая в тундровую зону, остаются в ней таковыми, то большая часть гипоарктических становится настоящими тундровыми. Часть из них выходит на плакоры (*Alnaster fruticosa*, *Eriophorum vaginatum*), часть значительно расширяет экологический диапазон обитания (*Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* s.l., *V. vitis-idaea* s.l.), часть, не меняя биотопа, значительно увеличивает обилие (*Rubus chamaemorus*). Массово заселяя различные местообитания, как зональные, так и интразональные, гипоарктицы определяют лицо растительного покрова и животного населения подзоны южных тундр.

Гемиарктицы — виды, которые имеют максимум численности в подзоне типичных тундр, это наиболее характерные тундровые виды. В южных тундрах по чисту видов гемиарктицы уже никому не уступают в составе флоры цветковых и наравне с гипоарктицами занимают господствующее положение в растительном покрове. Их роль в южных тундрах почти такая же, как в типичных. Такие гемиарктицы, как *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Salix reptans*, *Arctophila fulva*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, входят в состав наиболее активных видов и доминантов растительных сообществ. По сравнению с типичными тундрами они представлены слабее лишь относительно, из-за достаточно высокого участия гипоарктицев. Это видно на примере таких типичных гемиарктицев, как *Cassiope tetragona* и *Salix reptans*: они уже вполне активны в покрове, но их обилие не столь велико, как в подзоне типичных тундр, из ряда биотопов они частично вытеснены гипоарктицами. Два главнейших доминанта зональных сообществ *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata* ведут себя как эврибионтные виды, у них в пределах тундровой зоны не наблюдается зональной смены местообитания, они господствуют на плакорах всей зоны, что их отличает от гипоарктицев, доминирующих на плакорах только в южных тундрах, а также от эвартков, очень тесно связанных с арктическими тундрами.

Лишайники пока еще не оценивались в плане разделения на рассматриваемые широтные группы. На основании работ на Таймыре к гемиарктицам можно отнести *Cetraria cucullata*, *C. laevigata*, *Sphaerophorus globosus*, *Thamnotia vermicularis*, *Nephroma expallidum*, *Stereocaulon alpinum*, *Ochrolechia frigida*, *Alectoria ochroleuca*, *Cornicularia divergens*. В зональных и интразональных сообществах южных тундр все эти виды вполне обычны.

Сходные соотношения наблюдаются и в животном мире. Среди наземных позвоночных приуроченность к подзонам выражена сильнее, чем у растений. Но целый ряд животных-гемиарктицев уже хорошо представлен и в южных тундрах. Так, обский лемминг (*Lemmus obensis*), заселяющий всю тундровую зону и полярные пустыни, есть и в южных тундрах, но здесь он делит среду обитания с гипоарктицем — полевкой Миллendorфа, его численность по сравнению с северными районами снижена. Из птиц в южных тундрах обычны многие гемиарктицы, например кулик-воробей (*Calidris alpina*) и чернозобик (*C. minuta*), которые входят в число доминантов зональных сообществ. Из насекомых в южных тундрах встречаются почти все гемиарктицы, во многих случаях в значительных количествах в зональных сообществах. Однако некоторые из них заметно теснятся гипоарктическими и бореальными видами, не составляют столь заметного элемента животного населения, как в типичных тундрах. Например, самая обычная в типичных тундрах жужелица *Amara alpina* в таймырских южных тундрах встречается достаточно спорадически, существенно уступает по численности другим видам. То же относится и к самому характерному виду тундровых журчалок — *Syrphus tarsatus*. Численность ряда из них может сохраняться на высоком уровне, но вследствие общего повышения разнообразия и суммарного обилия животных, их удельный вес значительно ниже, чем в типичных тундрах.

В целом различие в распределении гипоарктицев и гемиарктицев состоит в том, что первые доминируют на плакорах только южных тундр, а севернее переходят в интразональные сообщества; вторые же принимают более или менее активное участие в сложении зональных сообществ на большей части зоны, но, естественно, сдают свои позиции в полярных пустынях и частично в арктических тундрах. Анализ поведения растений этих двух групп в пределах тундровой зоны дает основание заключить, что гемиарктицы заселяют южные тундры интенсивнее, чем гипоарктицы — подзону типичных.

Эваркты — виды, наиболее характерные для подзоны арктических тундр и северной части типичных. Они весьма неполно представлены в составе флоры и фауны южных тундр. Так, в южных тундрах Таймыра отсутствуют из растений ряд видов крупок, маков, камнеломок (например, *Saxifraga caespitosa*, *S. oppositifolia*), злак *Pleuropogon sibiricus*; из птиц — белая сова (*Nyctea scandiaca*), которую здесь замещает полизональная болотная сова (*Asio flammeus*); краснозобик (*Calidris testacea*); из насекомых — комар-долгоножка (*Tipula carinifrons*). Характерный эваркт пуночка (*Plectrophenax nivalis*) обитает в южных тундрах в основном в поселениях человека, а в естественных условиях — гораздо реже. Интересный пример дают куропатки. Белая (*Lagopus lagopus*) достигает в южных тундрах своей максимальной численности, но встречается и в типичных, а местами и в арктических, где она контактирует с эварктом — тундровой куропаткой (*L. mutus*), распределение которой ограничено северной полосой типичных тундр (в равнинных районах). К этому следует добавить, что ареал белой куропатки простирается далеко на юг, охватывая весь бореальный пояс.

К эварктам рационально также относить виды, не имеющие четкой широтной локализации, распространенные на всей территории тундровой зоны, но сдающие позиции доминантов на юге зоны, где они оттеснены в локальные интразональные сообщества (Чернов, 1978). К ним из растений в первую очередь относится самый активный вид подзоны арктических тундр, обильный там во многих сообществах — *Salix polaris*. В южных тундрах этот вид оттеснен в нивальные местообитания, на плакорах не встречается. Малообильным и также приурочены в основном к распадкам с глубоким и длительно не стаивающим снегом *Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*, *Saxifraga hirculus*, *Luzula confusa*, мох *Drepanocladus uncinatus* (этот широко распространенный вид в тундровой зоне ведет себя как эваркт), лишайники *Cetraria nivalis*, *C. delisei*, *Stereocaulon rivulorum*. Поведение ряда растений-эварктов в южных тундрах в основном подчиняется правилу предварения Алехина: вид, обитающий на плакоре, на юге ареала переходит на северные склоны, в том числе в нивальные биотопы.

Вообще при подобных анализах надо иметь в виду, что степень связи видов с определенными зональными ландшафтами зависит как от филогенетического уровня, так и от экологических особенностей группы. Так, представители более продвинутых таксонов животных и растений гораздо теснее связаны с определенными подзонами (например, клетчатковые по сравнению со мхами). Водные и почвенные формы менее зависят от климатических градиентов, чем обитатели верхних ярусов. То же можно сказать и о крупных формах в сравнении с микроскопическими. Ряд закономерностей в выявлен при анализе распределения групп видов различной зонально-ландшафтной приуроченности. Бореальные обитают преимущественно в интразональных сообществах, свойственных им, и южнее границы леса либо в условиях с более благоприятным термическим режимом по сравнению с плакорами. Гипоаркты широко представлены как на плакорах, так и в самых разнообразных интразональных условиях. Гемияркты одинаково хорошо чувствуют себя как в зональных, так и в интразональных сообществах, к ним принадлежит большинство доминантов, но часть из них еще не играет той роли в сообществах, как севернее — в подзоне типичных тундр. Эваркты оттеснены в наиболее неблагоприятные условия, в частности нивальные, где экстремальность среды проявляется главным образом в укороченности вегетационного периода.

В заключение обзора основных черт состава юнготундровых флоры и фауны отметим, что во флористическом и, особенно, фаунистическом смысле южные тундры составляют единую категорию скорее с лесотундрой, а в азиатской части даже с северными редколесьями, но среди массовых и активных имеются все виды, которые доминируют в средней части зоны. Это объединяет южные тундры с другими подзонами в единую зону. В то же время существенная добавка гипоарктов дифференцирует их как самостоятельную подзону.

Выше шла речь в основном о Таймырских тундрах. Однако надо иметь в виду, что в разных секторах Евразийского Севера в этой подзоне развиты весьма разнообразные варианты сообществ. В европейской части, например в Большеземельской тундре, высока роль ивовых (из *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. hastata*, *S. lapponum*, *S. glauca*) и мелко- и крупноберниковых (из *Betula nana*) сообществ (Грибова, 1980). На Таймыре *Betula nana* формирует настоящие кустарниковые заросли лишь в интразональных условиях, в зональных сообществах на плакорах она образует довольно низкий и разреженный ярус (Чернов, Матвеева, 1979). Наиболее характерная черта покрова южных тундр

Таймыра — заросли *Alnaster fruticosus* на плакорах (вероятно, в этом секторе идет современная экспансия этого вида в Арктику). В сибирском секторе начиная с Гыданского полуострова на плакорах появляются кочкарные пушичники из *Eriophorum vaginatum*, но территориально они заметно уступают ольховникам и моховым сообществам с ярусом *Betula nana*. На Северо-Востоке Азии на равнинных территориях, наоборот, преобладают кочкарные пушицевые и осоковые (из *Carex lugens*) тундры, хотя роль кустарников в покрове также велика (Крючков, 1968; Катенин, 1969, 1974; Реутт, 1970).

Различна и широтная протяженность южных тундр: наиболее широкой полосой она выражена на Европейском Севере, Ямале, начиная со Средней Сибири довольно сильно сужается, на севере Чукотки на равнинных территориях иногда выклинивается. На Таймыре ее ширина 100–150 км: больше — на западе, меньше — на востоке. Естественно, что чем уже полоса южных тундр, тем сильнее в ней могут проявляться черты структуры соседних территорий: лесотундры с юга и типичных тундр с севера. Несмотря на небольшую протяженность с юга на север, состав и структура сообществ изменяются и в этом направлении.

Особенности видового состава сообществ южных тундр в разных секторах в значительной степени могут зависеть от двух факторов. Первый — различное широтное положение этой подзоны. Ее южная граница на Европейском Севере проходит по широте примерно 67° , на Таймыре — $71-72^\circ$ (в восточных секторах на этих широтах — арктические тундры), в бассейне р. Анадырь в так называемой „подзоне” стлаников, которую по ряду признаков отождествляют с южными тундрами — много южнее Полярного круга. Общий тепловой режим, особенно летних месяцев, в южных тундрах разных частей зоны, вероятно, близок (судя по среднемесячным температурам июля и августа), что в значительной мере определяет существование тундровых ландшафтов. Но ряд показателей (длина вегетационного периода, количество осадков, глубина снежного покрова, общая освещенность в период вегетации, влажность воздуха, туманы) и, особенно, их сочетание могут существенно различаться (Пузаченко, 1985). Режимы солнечной радиации и радиационного баланса как европейских, так и Чукотских южных тундр, соответствуют таковым лесных территорий сибирского сектора (Гаврилова, 1981), т. е. существование тундр в таких низких широтах обусловлено не режимом солнечной радиации, а тем, что большие пространства суши срезаны морем. Иначе на месте нынешних тундр, по крайней мере южных, были бы леса.

Особенности видового состава сообществ южных тундр могут определяться также и тем, с какими лесами они граничат. В европейском секторе — это еловые леса с набором бореальных лесных видов, в сибирском — в основном лиственничники, часто горные, разреженные („тундролесье” — по: Пармузин, 1979), с сильно обедненными лесными флорой и фауной, с заметной долей гипоарктических видов. Отсюда неизбежно, что видовой состав сообществ сибирских южных тундр должен быть более „арктическим”, чем европейских. На северо-востоке граница опускается в столь низкие широты, что доля бореальных элементов еще выше, чем на Европейском Севере.

Нельзя сбрасывать со счетов и силу антропогенного влияния: в местах давнего и интенсивного оленеводства древесная растительность интенсивно уничтожалась, и в некоторых районах на Европейском Севере и Ямале южные тундры ныне занимают место лесотундры.

Как пограничная полоса южные тундры — очень подвижная, чувствительная и одновременно максимально влияющая на соседние ландшафты экосистема. Детальные исследования флоры, фауны и структуры сообществ южных тундр как полосы контакта безлесных и лесных биомов на всем протяжении этой подзоны имеет чрезвычайно большое значение для понимания ведущих факторов формирования живого покрова Заполярья и для прогнозирования его динамики при климатических колебаниях, а также условиях возрастающего антропогенного пресса.

Л и т е р а т у р а

- Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики. — Ботан. журн., 1971, т. 56, № 1, с. 3–21.
- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с. (Комаровские чтения, XXIX).
- Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 141 с.

- Андреев В. Н. Подзоны тундр Северного края. — Природа, 1932, № 10, с. 890–906.
- Андреев В. Н. Растительность и природные районы восточной части Большеземельской тундры. — Тр. Поляр. комис. АН СССР, 1935, вып. 22, с. 1–97.
- Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978. 190 с.
- Берг Л. С. Зона тундры. — Изв. Ленингр. ун-та, 1928, т. 1, с. 191–233.
- Боркин Л. Я., Белешов Г. Т., Седалищев В. Т. Новые данные о распространении амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. Л., 1984, с. 89–101.
- Будыко М. И. Тепловой баланс земной поверхности. Л., 1956. 255 с.
- Вехов В. Н., Успенский С. М. Ландшафты изолированных ивовых лесов Востока Большеземельской тундры. — Науч. докл. высш. школы. Геолого-геогр. науки, 1959, № 2, с. 163–171.
- Гаврилова М. К. Современный климат и вечная мерзлота на континентах. Новосибирск, 1981. 112 с.
- Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л., 1935. 142 с.
- Городков К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. — В кн.: Ареалы насекомых европейской части СССР: Атлас. Карты 179–221. Л., 1984, с. 3–20.
- Грибова С. А. Южные тундры. — В кн.: Растительность Европейской части СССР. Л., 1980, с. 56–62.
- Григорьев А. А. Субарктика. М., 1956. 223 с.
- Григорьев А. А. Закономерности развития и строения географической среды. М., 1966. 382 с.
- Григорьев А. А. Типы географической среды. М., 1970. 468 с.
- Докучаев Н. Е., Ардно В. А. Е., Атрашкевич Г. И. Материалы по распределению и биологии сибирского улозуба (*Hynobius keyserlingi* Dyb. a. God.) на крайнем Северо-Востоке Азии. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1984, т. 124, с. 109–114.
- Ильинский А. Н. Растительность земного шара. М.; Л., 1937. 450 с.
- Катенин А. Е. Геоботанические исследования на Чукотке. — Ботан. журн., 1974, т. 59, № 11, с. 1583–1595.
- Катенин А. Е. Растительность восточного берега залива Креста (Чукотский полуостров, окрестности поселка Конергино). — Ботан. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 316–324.
- Крючков В. В. Кочкарные тундры. — Ботан. журн., 1968, т. 53, № 12, с. 1716–1730.
- Лесков А. И. Арктическая тундровая область: Б. Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая) область; Берингская кустарниковая (лесотундровая) область. — В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947, с. 14–17.
- Лупинович И. С. Основные таксономические единицы районирования и их обоснование. — Тр. Комис. по естественноистор. районированию СССР. М.; Л., 1947, т. 1, с. 44–61.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Ботан. журн., 1976, т. 61, № 3, с. 297–311.
- Мильков Ф. Н. Природные зоны СССР. М., 1977. 293 с.
- Норин Б. Н. Что такое лесотундра. — Ботан. журн., 1961, т. 46, № 1, с. 21–38.
- Пармузин Ю. П. Тундролесье СССР. М., 1979. 294 с.
- Пийн Т. Х. Флора и распространение напочвенных лишайников южных тундр Таймыра. — В кн.: Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984, с. 134–172.
- Прокаев В. И. Основы методики физико-географического районирования. Л., 1976. 167 с.
- Пузаченко Ю. Г. Районирование южной границы тундры. — В кн.: Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985, с. 22–56.
- Рибристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.
- Реутт С. А. Растительность. — В кн.: Север Дальнего Востока. Л., 1970, с. 257–299.
- Самбук Ф. В. Краткий очерк растительности Таймыра. — Проблемы Арктики, 1937, № 1, с. 127–153.
- Самбук Ф. В., Дедов А. А. Подзоны припечорских тундр. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботаника), 1934, № 1, с. 29–52.
- Словарь общегеографических терминов: Пер. с англ. М., 1975, т. 1. 407 с.
- Тихомиров Б. А., Степа В. С. К характеристике лесных флоростов в низовьях р. Лены. — Ботан. журн., 1956, т. 41, № 8, с. 1107–1122.
- Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. 1–3. — Тр. Поляр. комис. АН СССР, 1932, вып. 8, с. 5–126; 1932, вып. 13, с. 5–75; 1935, вып. 25, с. 5–80.
- Толмачев А. И. Основы учения об ареалах. Л., 1962. 100 с.
- Толмачев А. И., Токаревских С. А. Исследование района „лесного острова“ у р. Море-Ю в Большеземельской тундре. — Ботан. журн., 1968, т. 53, № 4, с. 560–566.
- Флора Пutorана. Новосибирск, 1976. 242 с.
- Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада Европейской части СССР. — Тр. Геоморфол. ин-та АН СССР. М.; Л., 1932, вып. 4. 377 с.
- Цинзерлинг Ю. Д. Материалы по растительности северо-востока Кольского полуострова. М.; Л. 1935. 162 с.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979, с. 166–200.
- Четырехязычный энциклопедический словарь терминов по физической географии. М., 1980. 703 с.

- Энциклопедический словарь географических терминов / Под ред. С. В. Калесника. М., 1968. 437 с.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л., 1966. 93 с. (Комаровские чтения, XIX).
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 234 с.
- Юрцев Б. А. О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор. — В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977, с. 125—138.
- Юрцев Б. А. Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки. Владивосток, 1978. 62 с. (Комаровские чтения, XXVI).
- Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1979, т. 84. Сообщение 1 — вып. 5, с. 111—121; сообщение 2 — вып. 6, с. 74—83.
- Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л., 1978, с. 9—104.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
<i>Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха.</i> Растительность южных тундр на западном Таймыре	5
<i>Н. В. Сдобникова.</i> Почвенные водоросли в южных тундрах Таймыра	68
<i>А. Л. Жукова.</i> Печеночные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, западный Таймыр)	80
<i>Л. Р. Каннукене, Н. В. Матвеева.</i> Листостебельные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, западный Таймыр)	89
<i>Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха.</i> Флора сосудистых растений окрестностей пос. Кресты	101
<i>Л. Л. Кузьмин.</i> Свободноживущие нематоды в подзоне южных тундр западного Таймыра	118
<i>Т. Г. Полозова.</i> Жизненные формы сосудистых растений подзоны южных тундр на Таймыре	122
<i>Л. Л. Заноха.</i> Сезонная динамика растительных сообществ в подзоне южных тундр Таймыра	135
<i>О. М. Паринкина.</i> Микроорганизмы в сообществах подзоны южных тундр Таймыра	151
<i>М. В. Чугунова.</i> Некоторые химические свойства тундровых почв района пос. Кресты (западный Таймыр)	169
<i>К. Ю. Еськов.</i> Фауна пауков (Aranei) гипоарктического пояса Сибири	175
<i>Ю. И. Чернов, Н. В. Матвеева.</i> Южные тундры в системе зонального деления	192

УДК 581.553 (571.511)

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Растительность южных тундр на западном Таймыре. — В кн.: Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986, с. 5–67.

Наиболее характерная черта растительного покрова подзоны южных тундр Таймыра — наличие как на плакорах, так и в интразональных условиях сообществ с господством в верхнем ярусе кустарников *Alnaster fruticosa*, *Betula nana*, *Salix lanata* s. l., *S. reptans*, *S. pulchra*. Большое участие в сложении покрова принимают также гипоарктические кустарнички. Растительный покров складывается примерно 80 ассоциациями, относящимися к 5 типам растительности. На плакорах господствуют сообщества кустарникового (2 асс.) и мохового (7 асс.) типов. Доминантами и содоминантами зональных сообществ являются *Alnaster fruticosa*, *Betula nana*, *Salix lanata*, *Dryas punctata*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Eriophorum vaginatum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*, *Sphagnum aongstroemii*, *Dicranum fuscescens* var. *congestum*, *D. spadiceum*. Интразональная растительность представлена богаче и разнообразнее — выделено около 70 асс., относящихся к 5 типам растительности. Основные доминанты и содоминанты в растительном покрове интразональных сообществ следующие: 1) в условиях повышенного увлажнения — *Carex stans*, *C. chordorrhiza*, *C. rotundata*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*, *Dupontia fisheri*, *Arctophila fulva*, *Meesia triquetra*, *Drepanocladus revolutus*, *Sphagnum rubellum*; 2) на умеренно увлажненных торфянистых почвах — *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Dicranum elongatum*, *D. angustum*, *Polytrichum strictum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*; 3) в условиях малоснежности и относительной сухости на почвах легкого механического состава — *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Salix nummularia*, *Ledum decumbens*, *Festuca cryophila*; 4) в условиях глубокого, но относительно быстро сходящего снежного покрова — *Salix lanata* s. l., *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Astragalus subpolaris*, *Festuca cryophila*, *Hedysarum arcticum*, *Pachypleurum alpinum*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Empetrum subholarticum*; 5) в условиях глубокого и длительно лежащего снежного покрова — *Salix polaris*, *Drepanocladus uncinatus*, *Carex tripartita*, *Calliergon sarmentosum*. Растительный покров отличается высокой степенью гетерогенности. По сравнению с подзоной типичных тундр отмечается меньшая упорядоченность расположения различных элементов мозаики (в широком смысле), более слабое проявление четкой структурированности покрова, имеется много участков со смешанными структурными элементами. Библиогр. 19 назв. Ил. 22. Табл. 3.

УДК 581.9 : 582.26 (571.511)

Сдобинкова Н. В. Почвенные водоросли в южных тундрах Таймыра. — В кн.: Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986, с. 68–79.

В окрестностях пос. Кресты на р. Пясины найдено 238 видов, разновидностей и форм почвенных водорослей, из них 98 синезеленых, 79 зеленых, 32 желтозеленых и 29 диатомовых. Большое влияние на распределение водорослей оказывает нанорельеф. В сообществах открытых группировок пятнистых тундр, южных склонов яров и распадков, хорошо дренированных местообитаний вершин холмов, мокрых отелей рек и ручьев доминируют синезеленые. В различных кустарниково-моховых сообществах равнин, пологих склонов, плоских понижений преобладают зеленые. Синезеленые здесь часто выступают содоминантами, поселяясь на моховой дернине. Наиболее богаты и сложны группировки водорослей в пятнистых тундрах. Меньше всего водорослей найдено в пушицевых кочкарниках, термокарстовых понижениях, на шебнистых выходах. По сравнению с типичными тундрами растительные группировки южных тундр значительно богаче почвенными водорослями, однако соотношение групп и особенности строения альгосинузий в основном сохраняют черты сходства. Библиогр. 16 назв. Ил. 1.

УДК 582.331 (571.511)

Жукова А. Л. Печеночные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, западный Таймыр). — В кн.: Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986, с. 80–88.

Систематический список печеночных мхов южных тундр Таймыра насчитывает 53 таксона, представленных 2 порядками, 19 семействами и 26 родами. Ведущие места по количеству видов принадлежат семействам *Lophoziaaceae* и *Scapaniaceae* (8 родов и 30 видов). Наиболее богатыми по видовому составу из 16 приведенных типов местообитаний являются ерниково-осоково-моховая пятнистая тундра — 25 видов, распадки (склоны и днища) — 22 вида и ивняки — 21 вид. Обычно печеночники встречаются как смесь нескольких видов или как примесь к зеленым мхам и лишайникам. Отмечены две формы роста — на пятнах голого грунта в виде корки из мелких растений и среди мхов и лишайников пучками или единичными растениями. Сравнение флористических списков печеночников южных, типичных и арктических тундр показало, что из 77 видов общего списка 20 являются общими для всех трех подзон. Большинство этих видов типично для всех северных районов и составляет основу флоры печеночных мхов Арктики. Библиогр. 5 назв. Табл. 4.

Каннукене Л. Р., Матвеева Н. В. Листостебельные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, западный Таймыр). — В кн.: Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986, с. 89–100.

В окрестностях пос. Кресты (правобережье р. Пясины в устье р. Дудыпты, подзона южных тундр) обнаружен 141 вид листостебельных мхов. Пять наиболее богатых в видовом отношении семейств — *Amblystegiaceae*, *Bryaceae*, *Sphagnaceae*, *Dicranaceae*, *Polytrichaceae*. Самые богатые роды — *Sphagnum*, *Drepanocladus*, *Bryum*, *Polytrichum*, *Dicranum*. Наиболее часто встречающиеся и массовые — виды с арктоальпийским и гипоарктическим распространением, арктических видов мало. Интересно нахождение некоторых бореальных видов, отсутствующих севернее: *Rhytidadelphus triquetrus*, *Hypnum pratense*, *Climacium dendroides*, *Pogonatum urnigerum*, *Dicranum majus*, *Plagiothecium denticulatum* и др. Основные доминанты растительного покрова зональных сообществ — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, в болотах — *Meesia triquetra*, *Drepanocladus revolvens*, в долинах рек и распадков — *D. uncinatus*. В зональных сообществах постоянно и в заметном обилии встречаются *Ditrichum flexicaule*, *Racomitrium lanuginosum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Dicranum fuscescens* var. *congestum*, *D. spadiceum*, на буграх в болотах обильны *D. elongatum*, *Polytrichum strictum*, в сырых местообитаниях — *Calliargon sarmentosum*. Мхи играют ведущую роль в сложении зональных сообществ. На подавляющей площади они покрывают почву сплошным покровом, толщина моховой дернины 5–10 см. Для мохового покрова большинства сообществ характерна полидоминантность: его слагают примерно в равных пропорциях 3–4 основных вида. Библиогр. 15 назв. Табл. 2.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений окрестностей пос. Кресты. — В кн.: Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986, с. 101–117.

Флора сосудистых растений окрестностей пос. Кресты насчитывает 241 вид, относящийся к 44 семействам и 114 родам. Пять ведущих семейств — *Gramineae*, *Caryophyllaceae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Compositae* — включают 44,3 % флоры. Особенность флоры — высокий удельный вес гипоарктических (28,1 %) и бореальных (22,3 %) видов, что отвечает зональному положению исследуемого района. Значительная доля видов арктической группы (49,6 %) объясняется географической широтой, на которой расположен район. По соотношению широтных элементов флора отнесена к флорам гипоарктического типа. Оценка роли видов в ландшафте (активность видов) также показала переходный характер флоры. Выявлена сильная биотопическая привязанность видов, а также большая роль интразональных элементов ландшафта, которые являются проводниками как более южных, так и северных видов. Библиогр. 17 назв. Табл. 4.

Кузьмин Л. Л. Свободноживущие нематоды в подзоне южных тундр западного Таймыра. — В кн.: Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986, с. 118–121.

В подзоне южных тундр на западном Таймыре (пос. Кресты Таймырские) обнаружены нематоды 69 видов, 45 родов, 25 семейств, 9 отрядов. Преобладают микробофаги, наименее многочисленны микрофаги: Максимальная численность нематод отмечена в западнее ольховника — 13,4 млн. экз./м². Величины численности и биомассы, соотношение массовых семейств показывают определенную близость южнотундровых и лесных группировок нематод. Библиогр. 11 назв. Табл. 2.

Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений подзоны южных тундр на Таймыре. — В кн.: Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986, с. 122–134.

Приводятся данные о принадлежности видов флоры пос. Кресты (подзона кустарниковых тундр) к различным жизненным формам. Анализируются биоморфологические спектры флоры, ее широтных географических элементов, групп видов с различной эколого-ценотической активностью. Гемипростратные кустарники, кустарнички и длиннокорневищные травы играют в растительном покрове данной подзоны ведущую роль, так как преобладают среди доминирующих и высокоактивных видов и в профилирующей гипоарктической широтно-географической группе видов; эти же жизненные формы целиком определяют структуру плакорных растительных сообществ. Библиогр. 13 назв. Ил. 4. Табл. 5.

Заноха Л. Л. Сезонная динамика растительных сообществ в подзоне южных тундр Таймыра. — В кн.: Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986, с. 135–150.

Наблюдения за сезонным развитием цветковых растений в подзоне южных тундр в 4 сообществах выявили одновременность в наступлении генеративных фаз, что объясняется как частичным сходством флористического состава, так и разнообразием феноритмологических типов. По этапам развития все растения объединяются в группы весенне-, раннелетне-, среднелетне- и позднелетнецветущих видов. Основные доминанты зональных сообществ входят в первые 2 группы, луговых — в 2 последние. Наибольшая продолжительность периода с момента начала вегетации до конца плодоношения, установленная для бореальных и гипоарктических видов, 75–90 дней. У большинства арктических и арктоальпийских он короче — 60–75 дней. Библиогр. 16 назв. Ил. 10. Табл. 2.

Паринкина О. М. Микроорганизмы в сообществах южных тундр Таймыра. — В кн.: Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986, с. 151—168.

В районе исследований преобладают почвы легкого механического состава, бедные гумусом и азотом. Вследствие этого развиваются преимущественно олиготрофные и олигонитрофильные микроорганизмы. Качественный состав микрофлоры сильно обеднен по сравнению с подзоной типичных тундр. Продукция бактериальной массы, а также скорость разложения растительного опада не превышает аналогичных показателей для арктических тундр Таймыра. Отмечены два основных максимума в сезонном развитии почвенной микрофлоры — весенний и летний. Наиболее интенсивно бактерии развиваются в весенний период. Отмечена значительная роль влажности в почвах легкого механического состава. Характер водного режима и физико-химические особенности почв являются определяющими экологическими факторами развития микрофлоры. Библиогр. 11 назв. Ил. 8. Табл. 8.

УДК 631.4

Чугунова М. В. Некоторые химические свойства тундровых почв района пос. Кресты (западный Таймыр). — В кн.: Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986, с. 169—173.

Дается краткая характеристика химических свойств тундровых глеевых, торфяно-глеевой болотной почв и почв антропогенных ландшафтов района пос. Кресты (западный Таймыр). Исследованные супесчаные и суглинистые почвы тундрового типа характеризуются дифференциацией профиля на генетические горизонты, слабокислой реакции среды, повышающейся с глубиной, невысокими значениями гидролитической кислотности, падением содержания гумуса с глубиной, невысоким содержанием подвижных форм фосфора и калия. Исследованная болотная почва отличается четким делением профиля на 2 горизонта (органогенный и минеральный отглеженный), кислой реакцией среды, сравнительно высоким содержанием гумуса в минеральном горизонте, высоким содержанием подвижных форм фосфора и калия в органогенном горизонте. Почвам антропогенных ландшафтов свойственно повышение содержания гумуса, азота и подвижных форм фосфора и калия по сравнению с целинными тундровыми глеевыми почвами. Библиогр. 12 назв. Табл. 1.

УДК 595.44

Еськов К. Ю. Фауна пауков (Aranei) Гипоарктического пояса Сибири. — В кн.: Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986, с. 174—191.

Проанализированы особенности зонально-ландшафтной структуры гипоарктической арахнофауны и роль различных фауногенетических центров в процессе ее формирования. Сделаны выводы о самостоятельности и единстве гипоарктической фауны как зональной категории; об отсутствии при этом сколько-нибудь специфического гипоарктического животного населения (специфическая гипоарктическая фауна связана с интразональными биотопами); о падении биотопической приуроченности пауков в Гипоарктике по сравнению со средней тайгой в 2.5 раза; о главенствующей роли Ангарского фауногенетического центра в формировании арахнофауны сибирской Гипоарктики по сравнению с Берингийским; о статусе лапландской арахнофауны как анклава сибирской (ангарской) фауны на территории Европы. Библиогр. 62. Табл. 6.

УДК 581.524.42; 591.553.571.511

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Южные тундры в системе зонального деления. — В кн.: Южные тундры Таймыра. — Л.: Наука, 1986, с. 192—204.

Южные тундры, располагающиеся на стыке двух резко различных ландшафтных категорий — лесных и безлесных, по ряду признаков тяготеющие к лесотундре и даже северным редколесьям, рассматриваются тем не менее как полноправная подзона тундровой зоны. Обсуждены также другие широтные категории широтного деления северных территорий — Субарктика и Гипоарктика. Высказана точка зрения, что наличие взаимоналагающихся и частично перекрывающихся категорий, отражаемых в соответствующих терминах живой и косной природы, вполне оправдано, но расширение их за счет друг друга или замена друг другом вряд ли целесообразно. Пограничное положение южных тундр вблизи существенного биогеографического рубежа — причина большой гетерогенности их флоры и фауны из-за участия видов различной ландшафтно-зональной приуроченности. Оценена роль гипоарктов, гемиарктов, эварктов, а также бореальных и полизональных видов в составе и структуре растительного покрова и животного населения. Специфика южных тундр в отличие от более северных подзон состоит в большом удельном весе в составе сообществ бореальных и полизональных видов, а в их сложении — гипоарктов, которые именно здесь находят оптимум экологических условий и обитают с максимальной плотностью в различных биотопах. Гемиаркты, имеющие максимум разнообразия и обилия севернее, в южных тундрах занимают господствующее положение в растительном покрове и животном населении наравне с гипоарктами. Эваркты представлены еще весьма неполно. Особенности видового состава южных тундр в различных секторах Арктики зависят от широтного положения подзоны и связанных с этим различий в климатических условиях, а также от того, с какими лесными биотопами они граничат. Положение Таймырских южных тундр в центре евразийского материка в наиболее высоких для этой подзоны широтах и то, что они граничат с разреженными листовыми горными редколесьями, обуславливает их более арктический характер по сравнению с европейскими и северовостоочно-азиатскими аналогами. Библиогр. 55 назв.

3 р. 60 к.



ИЗДАТЕЛЬСТВО
„НАУКА“
ЛЕНИНГРАДСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ

