

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Н. В. МАТВЕЕВА



**ЗОНАЛЬНОСТЬ
В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ
АРКТИКИ**

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
1998

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА

Выпуск 21

Н. В. Матвеева

ЗОНАЛЬНОСТЬ
В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ
АРКТИКИ

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
1998

Issue 21

N. V. Matveyeva

ZONATION IN PLANT COVER OF THE ARCTIC

Главный редактор:

директор Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН
Л. Ю. БУДАНЦЕВ

Редакционно-издательский совет:

*Т. Б. БАТЫГИНА, В. И. ВАСИЛЕВИЧ, К. Л. ВИНОГРАДОВА,
Ю. В. ГАМАЛЕЙ, Н. С. ГОЛУБКОВА, Р. В. КАМЕЛИН, Г. С. МАЛЫШЕВА,
Е. С. МИРОСЛАВОВ*

УДК 581.533(571.511)

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. – С.-Петербург, 1998. – 220 с.

На примере Таймыра как эталонной территории (но с привлечением данных и по другим секторам) рассмотрены особенности зональных преобразований растительного покрова Арктики на градиенте от южных тундр до полярных пустынь. Впервые для крупного региона получены данные о зависимости богатства видов от макроклимата и проанализированы закономерности его изменения под воздействием уменьшения теплообеспеченности в краевой части термического градиента Земли; прослежены изменения в распределении видов в ландшафте, проведена оценка их активности на широтном градиенте и выявлены группы видов по их широтно-ландшафтному распределению; получены данные о гамма-, бета- и альфа-разнообразии, о зависимости числа видов от площади, установлены размеры пробных площадей для характеристики растительных сообществ; описаны важнейшие растительные ассоциации, показаны изменения, происходящие в их составе и наборе на широтном градиенте; предложены критерии зонального деления и на основе комплекса параметров проведено зональное деление территории, которое может служить моделью зональной дифференциации Арктики.

Монография рассчитана на широкий круг биологов, географов, экологов и природоведов, интересующихся проблемами зональности, а также флорой и растительностью Арктики.

Библиогр. 403 назв. Ил. 44. Табл. 30 + 18 табл. Прил.

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований согласно проекту № 97-04-62055

М $\frac{1906000000}{98}$ Без объявления

© Н. В. Матвеева, 1998

ISBN 5-201-11100-9

ВВЕДЕНИЕ

Познание растительного мира заполярных ландшафтов затрагивает общебиологическую проблему жизни в экстремальных условиях. Все биотические явления в высоких широтах при резко выраженной экстремальности среды обострены и проявляются более рельефно, чем в иных типах зональных ландшафтов. Организмы и их сообщества как бы находятся в условиях «острого» эксперимента при довлеющем влиянии одного фактора – недостатка тепла, в результате чего и другие элементы среды имеют «острый» характер (дефицит азота, физиологическая сухость при избытке влаги, низкая первичная продуктивность и др.). Для синэкологов тундровые и полярнопустынные сообщества с их предельно низким уровнем биоразнообразия и упрощенной структурой – это объект, который можно сравнить с атомом водорода в физике: простейшая модель экосистем для изучения принципиальных особенностей и механизмов общеэкологических явлений, обычно требующих длительных наблюдений. (В этом отношении в тропиках и Арктике развиты 2 контрастных типа биомов, отражающих оптимум и пессимум жизни.) Поэтому именно в Арктике можно с наименьшими затратами времени и сил выявить ряд общих закономерностей организации живого покрова.

В высоких широтах особенно отчетливо проявляется зависимость организмов и их сообществ от климатических факторов. Это стимулирует повышенный интерес к проявлению зональности в живом покрове Заполярья, где ведущим фактором среды является низкая теплообеспеченность с сильно выраженным трендом ее снижения в северном направлении при очень резком перепаде термического градиента к северу от границы леса.

Сама постановка вопроса о проявлении зональности в Арктике вполне в традициях отечественного тундроведения благодаря хорошей выраженности этого феномена именно на севере Евразии. Проблема зональности многие годы была в центре внимания крупнейших ботанико-географов России. Не ставя перед собой задачу обзора обширнейшей соответствующей литературы, полагаю, что уместно упомянуть такого классика, занимавшегося этой проблемой, как В. В. Алехин (1951), который разработал систему признаков и понятий для изучения зональности растительного покрова. Не утратил своего значения и его известный труд, совместный с Г. Вальтером (Вальтер, Алехин, 1952). Зарубежные исследователи проявляли несколько меньший интерес к проблемам зональности. Однако в своей последней сводке по растительности земного шара Вальтер (Walter, Breckle, 1986) уделяет этой проблеме большое внимание, что, в частности, проявилось во введенном им понятии «зонобиом», объединяющем биомы в зональные категории. Проблема зональности была в сфере интересов крупнейшего отечественного тундроведа Б. Н. Городкова, которому принадлежит первое, наиболее обоснованное, общее зональное деление северных территорий России (Городков, 1935). В разное время и для различных территорий схемы зонального деления Российского Севера предлагались многими авторами (Берг, 1928; Самбук, Дедов, 1934; Самбук, 1937; Григорьев, 1956; Таймыро-Североземельская область, 1970; Александрова, 1971а, 1983; Чернов, 1975; Ямало-Гадынская область, 1977; Чернов,

Матвеева, 1979; Грибова, 1980; Юрцев, 1994, и др.). Оно отражено на многих картах (Геоботаническое районирование..., 1947; Карта растительности Европейской части СССР..., 1950; Карта растительности СССР..., 1960; Карта растительности СССР..., 1980).

История интереса к проявлению зональности в Арктике насчитывает не одно десятилетие, но до начала целенаправленных исследований на Таймыре в 1965 г. было, в сущности, не так уж много известно о деталях и специфике этого явления именно в Арктике. Да и границы, как зональные, так и подзональные, почти во всех районах проводили скорее интуитивно, чем на базе реальных сведений. До сих пор зональные принципы используются в основном для целей номенклатуры, классификации ландшафтов, картографирования в макроплане. С самого начала работ на Таймыре группа специалистов-биологов широкого профиля поставила перед собой задачу подойти к проблеме зональности с позиций ее конкретного проявления в разных компонентах живого покрова, исследуя ее на возможно большем числе групп организмов на разных уровнях организации биологических систем. Излагаемые в данной работе преимущественно ботанические материалы – всего лишь часть данных, полученных в ходе многолетнего комплексного изучения зональности биологических явлений на Таймыре. Многие, но далеко не все результаты этих исследований изложены в нескольких сборниках (Биогеоценозы таймырской тундры..., 1971; Биогеоценозы таймырской тундры..., 2, 1973; Структура и функции биогеоценозов..., 1978; Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра, 1979; Биогеоценозы таймырской тундры, 1980; Южные тундры Таймыра, 1986), в которых проблема зональности рассматривается на примере не только растений, но также животных и микроорганизмов [см. также монографии Ю. И. Чернова (1978) и О. М. Паринкиной (1989)]. Материалы, отражающие зональную и подзональную специфику флоры и растительности Таймыра, можно найти в ряде публикаций автора (Матвеева и др., 1973; Матвеева, Чернов, 1976, 1977, 1978; Матвеева, 1978; 1979а, 1979б; 1985, 1988а, 1988б, 1989, 1994, 1995; Чернов, Матвеева, 1979, 1986, 1997; Матвеева, Заноха, 1986а, 1986б), а также в работах других специалистов (Пийн, Трасс, 1971; Благодатских, 1973а, 1973б, 1978; Жукова, 1973, 1974, 1978, 1979, 1981; Афонина, 1978; Пийн, Мартин, 1978; Благодатских и др., 1979а, 1979б; Пийн, 1979а, 1979б; 1982, 1984; Сафронова, 1979; Куваев, Ващенко, 1994; Куваев и др., 1994; Поспелова, 1994а, 1994б, и др.).

Анализ литературы о зональном делении Арктики, проведенный в свое время В. Д. Александровой (1971а, 1977), показал, сколь противоречивы суждения по этому вопросу для различных районов. Разногласия касаются как трактовки объема и практического выделения самых крупных единиц, так и подзонального разграничения. Причину этих разногласий следует искать в отсутствии единых критериев ландшафтно-зональной типологии. При постановке задачи изучения проявления зональности принят ряд отправных положений. Общие принципы, взятые за основу в решении вопроса зональной типологии, представляют собой результат сопоставления и анализа различных точек зрения применительно к Арктике (Чернов, 1975; Чернов, Матвеева, 1979). Положения эти следующие.

1. Зональное деление территории должно проводиться в первую очередь на основании структуры плакорных сообществ. Особенности интразональных группировок, часто весьма показательные и имеющие большое диагностическое значение, все же должны играть подчиненную роль.

2. Факторы широтной зональности охватывают всю ландшафтную оболочку и проявляются как единая закономерность. Понятие «зона» отражает сложное природное явление. В природе не существует особых растительных, животных, микробных, почвенных и других зон. Сила и характер воздействия климатической среды на разные компоненты ландшафта неодинаковы, поэтому те или иные

компоненты имеют разное значение при зональной таксономии. Ведущая роль в этом принадлежит растительному покрову, так как именно он в наибольшей степени концентрирует совместное воздействие климатических факторов, обладает наибольшей эдификаторной ролью и наибольшей физиономичностью в сравнении со всеми другими компонентами ландшафта.

3. Зональность проявляется далеко не одинаково в разных аспектах структуры живого покрова (состав флоры и фауны, структура сообществ и почвенного покрова, ценотические связи, адаптивные особенности и т. д.). Так, состав флоры и фауны часто определяется не только и не столько зональными особенностями современного ландшафта, сколько всей предыдущей историей региона, близостью к очагам видообразования. Ареалы многих видов могут иметь строгие региональные границы, но в то же время пересекать несколько зон. Главными критериями при зональной типологии должны быть те характеристики, которые определяются в первую очередь особенностями современной ландшафтной оболочки Земли. К таковым прежде всего относятся количественные показатели структуры растительного покрова и животного населения.

4. В сфере зонально-ландшафтной типологии необходимы различные подходы и понятия, отражающие разные стороны зонального физико-географического процесса. В частности, неизбежно выделение перекрывающихся категорий, отражающих несколько самостоятельных систем, отдельные части которых могут совпадать территориально. Так, понятия «Субарктика» и «тундровая зона» близки, но не совпадают, поскольку отражают разные стороны дифференциации ландшафтной оболочки (Григорьев, 1970). Первое соответствует понятию типа физико-географической среды, второе имеет прежде всего ландшафтно-физиономический смысл.

5. Вряд ли обоснованны однорядные системы районирования, в которых чередуются зонально-типологические и регионально-индивидуальные категории (Александрова, 1977). Более естественны такие системы, в которых они разграничиваются и выступают в виде самостоятельных рядов (Арманд, 1964; Исаченко, 1965; Чернов, 1975). Нецелесообразно заменять понятие зоны на область, подзоны – на подобласть или провинцию и т. д., поскольку эти категории базируются на разных критериях. Аналогичным образом флорогенетические категории не должны заменяться зональными и наоборот. Их несовпадение – это не результат недоработки системы, а отражение естественных природных закономерностей.

6. Зональные категории следует считать строго типологическими. Они выделяются и объединяются независимо от пространственного положения элементов, которые могут либо разграничивать зоны и подзоны, либо взаимопроникать в них в зависимости от пространственного масштаба. Главное – не их территориальная близость, а сходство (в противоположность регионально-индивидуальному районированию, где на первое место выступают генетическое единство и пространственная сопряженность территорий).

Комплексное изучение всех групп организмов и различных аспектов организации живого покрова – путь к максимально объективному выделению и характеристике природных зон. Поэтому, хотя в данной работе речь будет идти преимущественно о мире растений, при обсуждении проблем зонального деления будут привлекаться данные по другим организмам.

В циркумполярном масштабе наиболее четко зональность проявляется в евразийском секторе Арктики из-за достаточно большой протяженности относительно равнинной территории вдоль побережья Северного Ледовитого океана. Не случайно проблема зональности северных территорий всегда была в русской литературе по тундроведению более популярной, чем в зарубежной, но и европейские, и североамериканские тундроведы не обошли ее вниманием (Polunin, 1951;

Böcher, 1963, 1978; Young, 1971, 1978; Bliss, 1975, 1988; Edlund, 1983; Elvebakk, 1985, 1990; Rannie, 1986; Edlund, Alt, 1989).

Ширина полосы тундр в Евразии различна в разных ее частях (рис. 1). Наибольшая она в средней части материка, на Таймыре – около 900 км. Во всех остальных районах те материковые ландшафты, где могли бы быть развиты тундры, сильно «обрезаны» океаном. Поэтому на большей территории тундровая зона представлена лишь своими южными частями, а ее северные варианты имеются лишь на островах.

Единственное место не только в Евразии, но и на земном шаре, где на значительной части материковой территории развиты все подзоны тундр, а также зона полярных пустынь (во всех остальных районах представленная только на островах) – это п-ов Таймыр. Его площадь около 400 000 км². Это массивная, преимущественно равнинная территория, наиболее выдвинутая к северу (ее северная оконечность, мыс Челюскин, располагается на 77°43' с. ш.). Здесь отсутствуют как обширные заболоченные низины, так и высокие горные поднятия. Горная система Бырранга, протянувшаяся через полуостров с запада на восток, в большей части не превышает 400–600 м над ур. м., поднимаясь лишь на востоке немного выше 1000 м. Таймыру присуща не только наибольшая полнота спектра подзон тундры, но и их значительная протяженность.

Все эти черты, а также положение Таймыра в центре северной окраины материка, где уже предельно ослаблено влияние Атлантического океана и весьма сильно выражена континентальность климата, делают этот полуостров наиболее подходящей территорией для изучения проявления зональности в высоких широтах. Это своего рода «идеальный материк» при биогеографических построениях.

На Таймыре тундровая зона находится в наиболее высоких широтах. Ее южная граница проходит по 70–72° с. ш. На о-ве Врангеля на этих широтах располагаются арктические тундры, в европейском секторе граница тундры проходит приблизительно по 67° с. ш., а на востоке, в бассейне р. Анадырь (в т. н. подзоне стлаников), значительно южнее Полярного круга. Из-за того что береговая линия на западе и востоке северного побережья Евразии находится значительно южнее, чем в центре, сходные тепловые режимы, особенно вегетационных периодов, свойственны территориям с разным радиационным балансом (рис. 2). Большая часть тундр восточного сектора расположена в условиях такого радиационного баланса, который в центральных районах характерен для лесного пояса (Гаврилова, 1981). Наличие тундр на северо-востоке Азии в столь низких широтах в значительной степени есть следствие океанического влияния, сильно понижающего температуру в летние месяцы. Если бы материк занимал большие территории к северу и был сплошным, на месте нынешних тундр там были бы леса, как это и имеет место в сходных широтах на Таймыре, где граница леса проходит примерно по 69–70-й параллели.

Вероятно, Таймыр – единственное место, где тундровый биом есть результат соразмерности радиационного и теплового режимов. При минимальных (для всей тундровой зоны) величинах общей суммарной радиации и радиационного баланса тепловой режим вегетационного периода здесь оптимальный для таких высоких широт. Поэтому, в частности, и граница леса на Таймыре – самая северная и наилучшим образом соответствует гидротермическому режиму, соотношению тепла и влаги (Пузаченко, 1985). В этом, отчасти, некоторая двойственность данной территории. С одной стороны, на Таймыре, расположенном в столь высоких широтах, безусловно, наиболее полно воплощаются черты арктического климата. Поэтому, как никакая другая территория, он может служить эталоном для понимания организации тундровых сообществ. С другой стороны, уникальность его положения предполагает, что количественные показатели всех параметров состава его биоты и сообществ могут отличаться от таковых других районов Крайнего Севера.

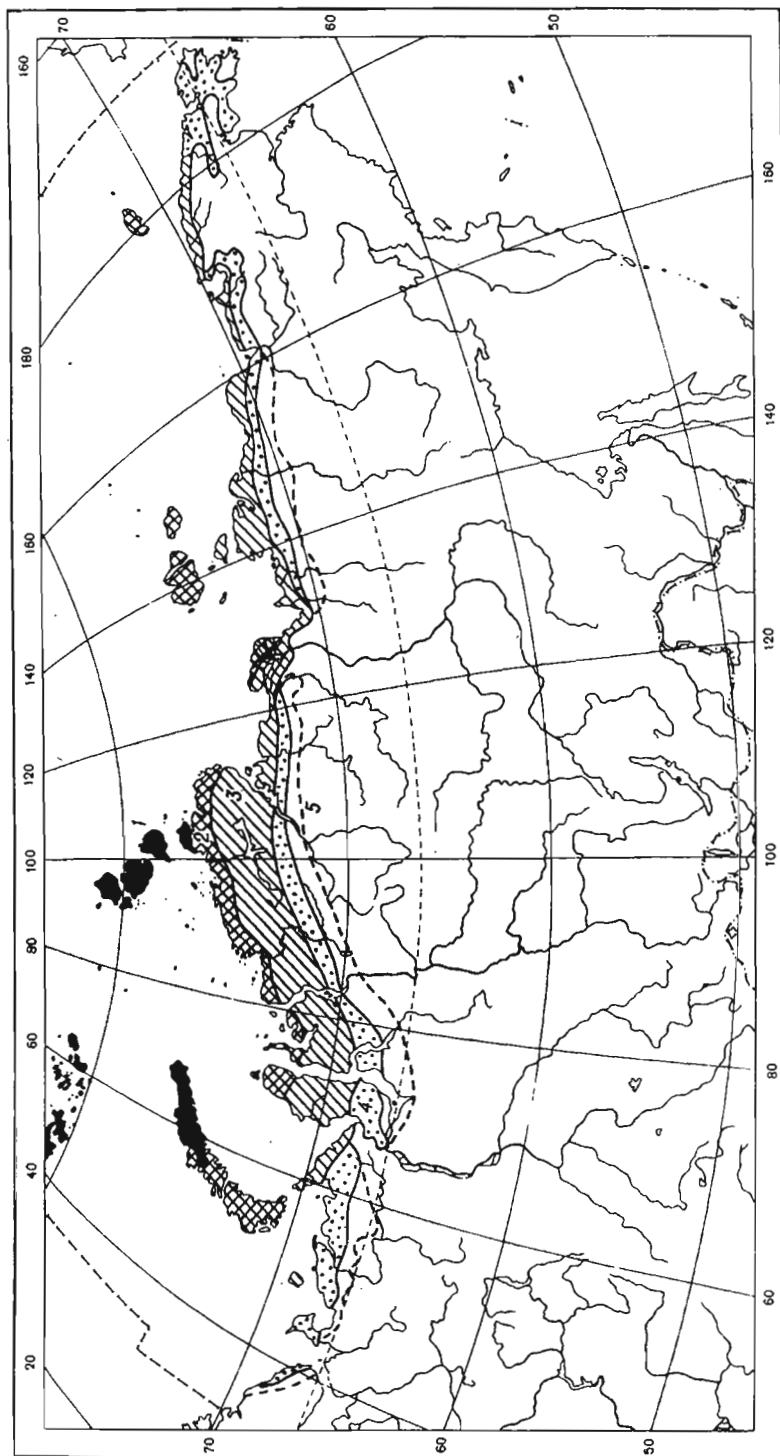


Рис. 1. Основные зональные ландшафты Арктики и Евразии.

1 – полярные пустыни; тундры: 2 – арктические, 3 – типичные, 4 – южные; 5 – южная граница лесотундры (по: Чернов, 1980).

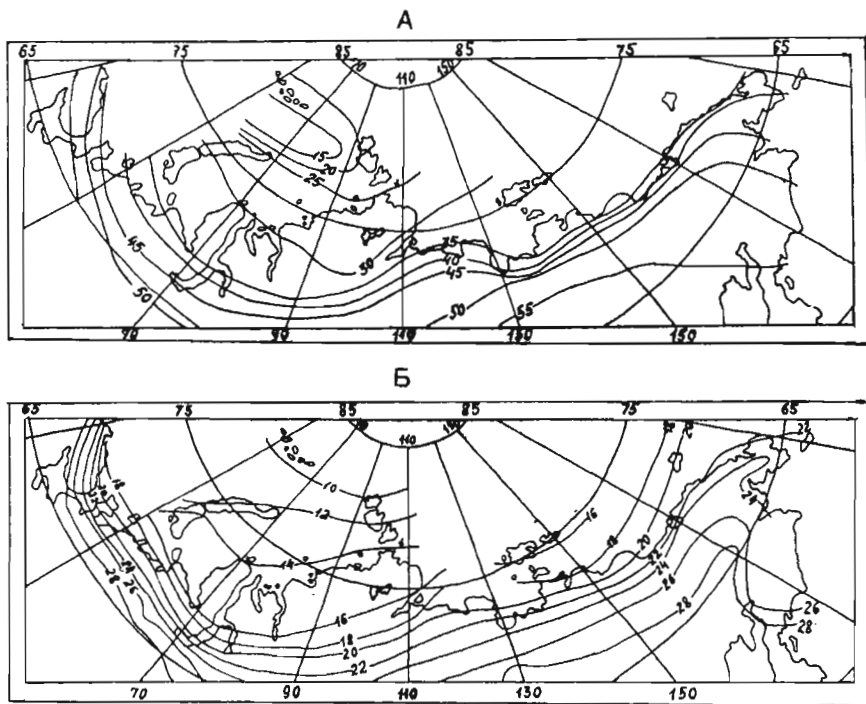


Рис. 2. Суммарная радиация (А) и сумма радиационного баланса за сезон протаивания в Евразийской Арктике (Б). ккал/см² (по: Гаврилова, 1981).

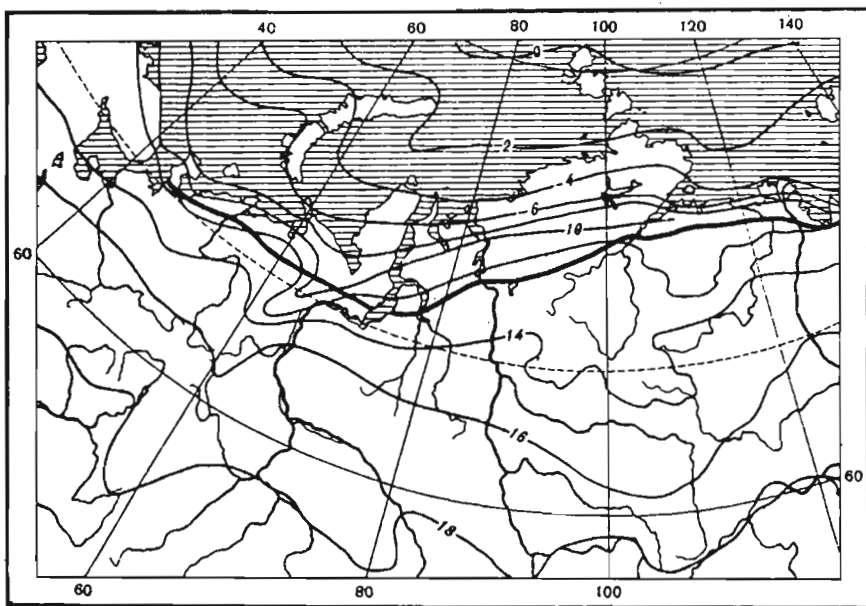


Рис. 3. Распределение среднеиюльских температур в Заполярье (см.: Чернов, 1985, по: Агроклиматический атлас мира, 1972; Атлас океанов, 1980).

Зональность среды обусловлена прежде всего распределением солнечной энергии. Все остальные факторы в той или иной степени корректируют зональность и в этом смысле аazonальны. Уникальность Таймыра состоит в том, что факторы зональности на его территории корректируются аazonальными влияниями в наименьшей по сравнению с другими территориями степени. Можно полагать, что именно здесь все свойства тундрового биома как зональной категории проявляются в наиболее характерном виде.

Специфическая черта климатических режимов Заполярья – их резкие широтные градиенты (Чернов, 1978, 1985). Это хорошо видно при сравнении средних температур наиболее теплого месяца на разных широтах (рис. 3). На Таймыре в пределах тундровой зоны разница температуры июля на протяжении 700 км составляет 10 °C (от 2 до 12 °C), а на вдвое большей территории Средней Сибири, где сменяется несколько зон, – всего 6 °C (от 12 до 18 °C). То же самое наблюдается и в Европейской части России: на территории Большеземельской тундры среднеиюльская температура на протяжении 300 км увеличивается с 6 до 12 °C. Примерно на такой же порядок (с 13 до 20 °C) изменяется июльская температура на всей Русской равнине на расстоянии 2000 км от Полярного круга до 50-й параллели, где представлены 4 природные зоны (см.: Чернов, 1975). Между тем «цена» любой прибавки температуры в условиях высоких широт при общем дефиците тепла, безусловно, намного выше, чем в умеренном поясе. В связи с этим сообщества Арктики должны быть неизбежно очень сильно дифференцированы в широтном направлении. Здесь уместно отметить одну важную деталь: широтные различия температуры в Арктике наиболее существенны в вегетационный период. В холодные месяцы они либо невелики, либо перекрываются западно-восточными трендами (рис. 4).

Другая, не менее важная, особенность среды Заполярья – это ее резко выраженная монофакторность. Тепло, вообще, основной фактор жизни на Земле. Но в направлении от тропиков к полюсам соотношение абиотических и биотических факторов в формировании, в частности, растительного покрова существенно меняется в сторону преобладания абиотических. В Арктике ведущим абиотическим фактором, обуславливающим основные особенности организации экосистем, является тепло.

Резкие широтные градиенты и соответствующая им дифференциация параметров тундровых экосистем отражаются в существовании сложной системы зональных категорий (рис. 5). До сих пор дискуссионными остаются вопросы о номенклатуре и числе зон и подзон, о положении границ между ними, о приоритетности признаков, привлекаемых для диагностики подзональных и зональных категорий (Берг, 1928; Андреев, 1932, 1935; Самбук, Дедов, 1934; Самбук, 1937; Лесков, 1947; Polunin, 1951; Сочава, Городков, 1956; Норин, 1961; Böcher, 1963, 1978; Юрцев, 1966; Александрова, 1971a, 1977, 1983; Young, 1971, 1978; Bliss, 1975, 1988; Юрцев и др., 1978; Чернов, Матвеева, 1979, 1986; Грибова, 1980; Edlund, 1983; Rannie, 1986; Elvebakk, 1985; Edlund, Alt, 1989).

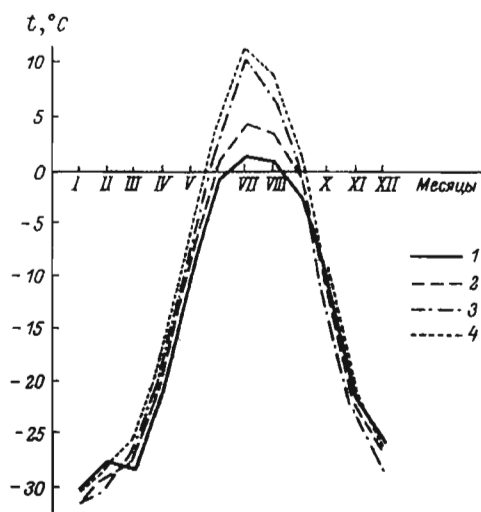


Рис. 4. Многолетние среднемесячные температуры на Таймыре (по: Матвеева, Чернов, 1976). 1 – полярные пустыни, мыс Челюскин, 2 – арктические тундры, бухта Марии Прончишевой, 3 – типичные тундры, пос. Тарей, 4 – южные тундры, пос. Кресты.

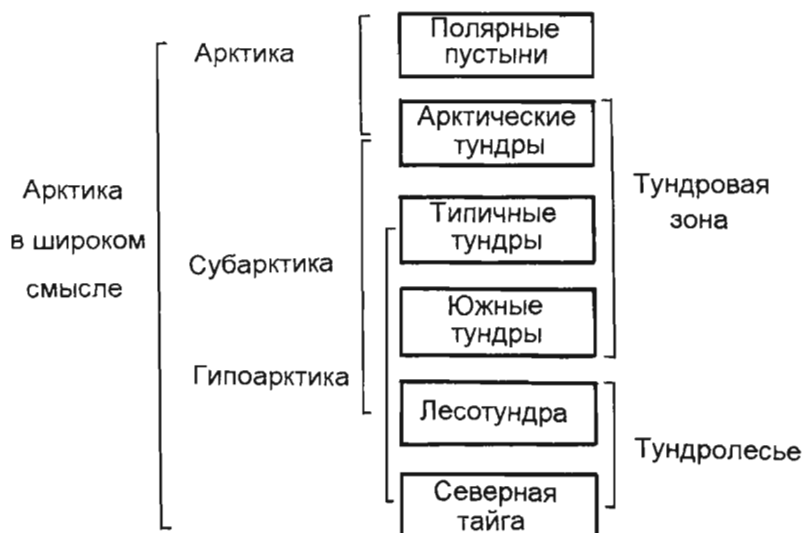


Рис. 5. Соотношение понятий, отражающих широтную дифференциацию географической оболочки в полярных областях (по: Чернов, Матвеева, 1979).

Многообразие подходов к зональному делению, существование множества его схем и трактовок – это отражение реальной сложности данной проблемы, результат многоликости явления, особенностей его проявления именно на Крайнем Севере, что связано с маргинальным положением этих территорий на климатическом градиенте. Тундры и полярные пустыни – это ландшафты, формирующиеся в краевой части спектра условий существования жизни на Земле, поэтому многие явления, которые прослеживаются в глобальном масштабе, в Арктике проявляются наиболее четко. Важнейшие тенденции и закономерности, обнаруживаемые на Крайнем Севере, обусловлены именно маргинальным положением этих ландшафтов.

Несмотря на давний и неослабевающий интерес к растительному миру полярных территорий, он до сих пор изучен явно недостаточно и неравномерно, чему имеется ряд причин, среди которых по-прежнему остаются удаленность и труднодоступность объектов исследования и малое число специалистов, занимающихся этой проблемой. До сих пор нельзя считать законченной инвентаризацию флоры, особенно ее спорового компонента. Очень мало документированных сведений о растительных сообществах, без чего попытки классификации растительности и геоботанического районирования обречены на неудачу. Проблемы низкого биоразнообразия и механизмов его компенсации в арктических экосистемах пока не нашли исчерпывающего объяснения. Не менее интересны особенности сукцессионных процессов в высоких широтах с их медленными скоростями при предельной зависимости от абиотической среды, для анализа которых также явно не хватает конкретных данных. Имеющиеся сведения по этим и многим другим вопросам весьма отрывочны. Например, есть детальные данные по составу флоры, но недостаточна информация по растительности, или наоборот, данные о продукционных процессах и запасах биомассы «повисают» без сведений о растительном покрове, что препятствует их экстраполяции за пределы учетных площадок, и т. д.

В этом отношении Таймыр является исключением. Именно здесь, в наиболее типическом регионе Арктики, все перечисленные проблемы рассматривались в комплексе на основе данных, собранных целенаправленно для получения ответа на вопрос о роли широтно-зональных факторов в организации растительного ми-

ра Заполярья. Проблема зональности – одна из ключевых в дифференциации живого покрова Земли, основные закономерности которой в целом известны, но количественных характеристик явно мало. Данные, полученные на Таймыре, представляют интерес не только для арктической биогеографии, но и в более широком аспекте.

Значение районов Крайнего Севера в жизни приарктических стран еще не раскрыто в полной мере, но очень многое говорит за то, что оно будет неуклонно возрастать. Достаточно упомянуть уже известные запасы полезных ископаемых, не говоря о дальнейших перспективах их нахождения и разработки. Не меньшую ценность представляют огромные запасы пресной воды. Большой интерес имеют и такие воспроизводимые ресурсы Крайнего Севера, как рыба, мясо дикого северного оленя, ценная пушнина, ягоды. В условиях Заполярья особенно важна детальная разработка экологических принципов освоения как воспроизводимых, так и невозпроизводимых ресурсов, поскольку северная природа очень ранима и после нарушения восстанавливается чрезвычайно медленно.

Как и в любой другой области человеческой практики, основой любых прикладных разработок применительно к природопользованию на Крайнем Севере должны быть фундаментальные научные исследования. Для того чтобы рационально использовать и сохранять природные ресурсы, необходимо знать их параметры в естественном состоянии, установить закономерные связи между компонентами природных систем. Это позволит прогнозировать их изменения при непредвиденном или планируемом вмешательстве в природные процессы. Во многих районах такое вмешательство в природу Крайнего Севера произошло до того, как с необходимой степенью детализации и глубиной понимания происходящих процессов, были изучены природные экосистемы. Таковы районы промышленного освоения на Кольском полуострове в окрестностях Мончегорского комбината, в Большеземельской тундре вокруг Воркутинского промышленного комплекса, на юге Таймыра в окрестностях Норильского комбината, на Чукотке в районе Билибинской АЭС. Последней по времени освоения, но, вероятно, наиболее уязвимой по катастрофичности последствий разрушения природных ландшафтов в Заполярье, является территория нефтяных и газовых месторождений на Ямале, Гыданском и Тазовском полуостровах. Для восстановления природных сообществ после их нарушения, а также целенаправленного создания антропогенных сообществ, необходимых для повышения комфортности среды или получения какой-либо биологической продукции, необходимо знание особенностей структуры сообществ, закономерностей сукцессий, установление в местной флоре потенциальных видов, способных в наиболее краткие сроки восстановить нарушенные покровы, остановить эрозионные процессы, столь чреватые своей необратимостью и разрушением естественных ландшафтов в тундровой зоне. Вот почему среди биологических проблем освоения ресурсов Крайнего Севера особенно важны синэкологические.

При этом необходимо помнить, что, несмотря на сближенность и относительно небольшую в широтном направлении протяженность районов Арктики, недопустимо оперировать обобщенными показателями, характеризующими арктические сообщества «в целом», имея в виду то, о чем говорилось выше по поводу резкости климатических градиентов. Совершенно очевидно, что главной стратегией природопользования и охраны среды в Арктике должен быть строго дифференцированный подход, разработка специфичных для каждого региона, и особенно для каждой широтной полосы, систем и режимов охраняемых территорий и компонентов экосистем с учетом местных условий и особенностей структуры сообществ.

В данной работе проявление зональности рассмотрено на трех уровнях: флора, виды, сообщества (анализ структуры флоры как базы формирования раститель-

ности, характер распределения видов в ландшафте, состав и структура сообществ, их классификация, хорология и динамика). Первые два уровня, хотя и являются вполне самостоятельными и могут служить предметами отдельных исследований, в данной работе используются как вспомогательные, в качестве основы для характеристики главного объекта – растительных сообществ.

Зональные преобразования прослежены в трех аспектах.

Первый – это комплекс вопросов, связанный с разными параметрами биологического разнообразия. Концепция видового разнообразия уже, по крайней мере, 3 десятилетия очень популярна в западноевропейской (см.: Giller, 1984; Maggigan, 1989) и, особенно, в американской фитосоциологической литературе, и не в последнюю очередь благодаря работам автора концепции, известного американского эколога Р. Уиттекера (Whittaker, 1960, 1965, 1975, 1977 и др.). Понятие «видовое разнообразие» включает показатели, которыми оцениваются видовое богатство (число видов) и характер распределения их количественного участия (число особей, масса), или выравненность (англ. evenness или equitability) величин важности видов. Обе характеристики могут быть отнесены как к сообществу, так и к ландшафту. Различают инвентаризационное и дифференцирующее разнообразие. Богатство и выравненность видов в определенном сообществе, которое рассматривается как гомогенное, называют альфа-разнообразием (Whittaker, 1960, 1965, 1977; MacArthur, 1965). Если сообщество все же имеет некоторую внутреннюю мозаику, то можно говорить о более тонком, «точечном» разнообразии (Pielou, 1975). Видовое разнообразие ландшафта было предложено называть гамма-разнообразием, а более крупных географических территорий, включающих различные ландшафты, – региональным, или эпсилон-разнообразием (Whittaker, 1960, 1977). Названные 4 категории относятся к тилу инвентаризационного разнообразия. Еще 2 составляют дифференцирующее разнообразие. Изменения в распределении видов и их обилий в ландшафте вдоль градиента среды, что выражается в дифференциации растительных сообществ, составляют сущность бета-разнообразия. Число видов в конкретных флорах – один из показателей гамма-разнообразия – может быть использовано при сравнительном анализе изменения видового богатства на зональном градиенте, а также между географическими регионами, т. е. для оценки дельта-разнообразия (Whittaker, 1977).

Предметом анализа были, таким образом, общее богатство флоры, ее дифференциация по широтным подразделениям и конкретным флорам и видовое богатство сообществ; распределение видов в ландшафте и по площади сообществ; связь числа видов и площади; распределение видов по грациям обилия (в том числе проблема доминирования) и встречаемости как в ландшафте, так и в сообществе; богатство и разнообразие единиц растительности.

Второй – это пространственная структура (хорология) растительности в разном масштабе, от внутренней структуры сообществ до зонального деления территории.

Третий – динамические процессы: формирование сообществ и микросукцессии в их пределах.

Все вопросы рассмотрены в сравнительном плане на широтном градиенте от южных тундр до полярных пустынь, где снижение биологического разнообразия – наиболее выраженная тенденция.

Излагаемые в данной работе материалы получены автором начиная с 1965 г., с редкими перерывами, до 1993 г., в 16 пунктах во всех подзонах тундровой зоны и в зоне полярных пустынь на Таймыре. Работы выполнялись в основном на стационарах, где в разные годы трудились многие специалисты из различных учреждений. Они были начаты под руководством и при непосредственном участии

Б. А. Тихомирова – выдающегося тундроведа, прекрасного организатора обширных исследований на Таймыре, чьей аспиранткой автору посчастливилось быть в 1966–1969 гг. При его поддержке наблюдения, начатые в 1965 г. на стационаре «Тарей», были затем продолжены в разных районах Таймыра.

В течение 22 полевых сезонов проблема зональности стала ведущей для небольшого сплоченного коллектива специалистов. Сама идея анализа роли широко-зональных факторов среды в организации живого покрова Заполярья принадлежит члену-корреспонденту РАН Ю. И. Чернову, который был настоящим научным руководителем и душой этого коллектива. Многие проблемы, обсуждаемые в монографии, навеяны многочисленными дискуссиями, бывшими постоянным атрибутом как работы в поле, так и обработки материалов. Начиная с 1975 г. бессменным коллегой по экспедиционным поездкам, неоценимым помощником при обработке материалов и единомышленником в работе была Л. Л. Заноха. Очень плодотворными и полезными, в том числе и в полевых условиях, были контакты со специалистами по спорным растениям Т. Х. Пийн, Л. Р. Каннукене, А. Л. Жуковой и Н. В. Сдобниковой, а также с микробиологами О. М. Паринкиной и И. Ю. Черновым, зоологами А. Б. Бабенко, Н. В. Вронским и Л. Л. Кузьминым. При таксономической обработке гербария автору помогали В. В. Петровский и Б. А. Юрцев (сосудистые растения), Т. Х. Пийн (лишайники), Л. Р. Каннукене, Л. С. Благодатских и О. М. Афонина (листочечельные мхи), А. Л. Жукова (печеночные мхи). Крайне интересными были дискуссии с проф. Б. М. Миркиным и с К. О. Коротковым по вопросам классификации растительных сообществ. В высшей степени полезные советы по синтаксономическим таблицам дали автору ныне покойный проф. Я. Баркман (Нидерланды), проф. Р. Бекинг (США) и проф. Ф. Дэниельс (Германия). В обработке геоботанических описаний на компьютере очень большую помощь оказала д-р М. Уолкер (Университет Колорадо, США), предоставив в мое распоряжение свои оригинальные программы. Использование компьютера стало возможным благодаря гранту Национального научного фонда (NSF) США, полученного через Университет Вашингтона (Сиэтл) по представлению проф. Л. Блисса. Финансовая поддержка была оказана в рамках подпрограммы «Биологическое разнообразие» ФЦНТП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития науки и техники гражданского назначения», программы ГНТП России «Комплексные исследования океанов и морей, Арктики и Антарктики» (раздел 05.09) и проектов РФФИ 96-04-51080, 96-15-97924, 97-04-48952. Издание осуществлено на средства Российского фонда фундаментальных исследований согласно проекту № 97-04-62055.

В течение всей работы неоценимой была духовная помощь моей мамы, Елизаветы Петровны Матвеевой.

Всем перечисленным лицам, без дружеской и профессиональной помощи которых данная работа вряд ли бы появилась на свет, автор выражает искреннюю признательность и благодарит за поддержку.

Глава 1. ИЗМЕНЕНИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА НА ЗОНАЛЬНОМ ГРАДИЕНТЕ В АРКТИКЕ

ИСТОРИЯ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И МЕТОДИКА СБОРА ДАННЫХ

Анализ флоры в ее классическом понимании, безусловно, может быть предметом самостоятельного исследования, но в данной работе он предпринят для характеристики и понимания формирования растительности. При этом, поскольку акцент сделан на особенностях зонального преобразования флоры, не обсуждаются ее региональные особенности.

Флористические исследования Российской Арктики уходят своими корнями в XIX век, во времена освоения русскими мореплавателями Северного морского пути. Каждая из морских полярных экспедиций приносила сведения о растительном мире и пополняла гербарий арктических растений. Вторая вспышка интереса к ботаническим исследованиям в Арктике произошла в 30-е годы XX столетия – время проведения землеустроительных экспедиций, которые охватили громадные территории от Европейского Севера до Чукотки. Следующим несомненным толчком к инвентаризации флоры Заполярья было начало работы по выпуску многотомной сводки «Арктическая флора СССР» (1960–1987) в конце 50-х годов. Начиная с 1965 г. и по конец 80-х годов интенсивные исследования проводили сотрудники Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. В результате этих работ накоплен громадный материал о флоре высоких широт, что отражено в многочисленных публикациях. Но, за исключением сводной работы О. В. Ребристой (1977) по флоре Большеземельской тундры, данные по остальным районам разбросаны в частных публикациях, касающихся флор отдельных пунктов. В данной работе анализ флоры Таймыра проведен под определенным углом зрения, а именно для характеристики изменений во флоре эталонной территории на широтно-зональном градиенте от южных тундр до полярных пустынь.

Изучение флоры Таймыра началось полтора века назад. Родоначальником биологических, в том числе и флористических, работ в этом регионе следует считать А. Ф. Миддендорфа, который в 1843–1844 гг. совершил очень продуктивное в научном отношении путешествие на Таймыр. Его классический труд (Миддендорф, 1869) содержит интереснейшую информацию о природе этой «широкой полосы земли, наиболее выдвинутой к северу», а собранные им коллекции были первым научным гербарием из внутренних районов Таймыра. Большой вклад в изучение флоры северной части полуострова внесли участники экспедиций А. Норденшельда на шхуне «Вега» (1878–1879 гг.), Э. Толля на яхте «Заря» (1900–1903 гг.) и Р. Амундсена на корабле «Мод» (1918–1925 гг.), проводившихся вдоль арктических берегов Евразии. По материалам этих экспедиций уже в конце прошлого и начале нашего века появились первые публикации, касающиеся флоры Таймыра (Nylander, 1866; Almquist, 1879; Kijellman, 1883; Бирю-

ля. 1902; Еленкин, 1907а, 1907б, 1909; Arnell, 1918; Lyngе, 1929). Наиболее исчерпывающей для первой трети века информацией о флоре цветковых растений конкретного пункта (пробран «конкретной флоры») можно считать список видов о-ва Диксон (Толмачев, Пятков, 1930).

В 30-е годы на Таймыре, преимущественно в западных и южных районах, работали землеустроительные экспедиции, но флористические материалы не были опубликованы в достаточном объеме (см.: Аврамчик, 1937; Виноградова, 1937; Самбук, 1937а). Первой наиболее полной публикацией по флоре сосудистых растений была классическая работа А. И. Толмачева (1932, 1935) по центральной части полуострова, в районе восточного берега оз. Таймыр. Кроме довольно полных списков, в ней был дан и анализ флоры, который долгое время служил образцом для северных флористов. Работая именно на Таймыре, Толмачев (1931) сформулировал концепцию «конкретной флоры», которая в 60-е годы была воспринята его учениками и последователями и целенаправленно применялась для детальных флористических исследований по всей Арктике.

В 40-е годы к северу от оз. Таймыр работал Б. А. Тихомиров. Эти данные были опубликованы лишь частично (Тихомиров, 1948, 1966). Он же первым подвел итоги флористического изучения западного побережья Таймыра, сведя воедино материалы арктических морских экспедиций, свои собственные и эпизодические сборы, известные к тому времени (Тихомиров, 1948). В конце жизни он подготовил к печати рукопись по флоре Таймыра, которая, к сожалению, не была опубликована и хранится в архиве. Был опубликован и относительно полный список флоры сосудистых растений долины р. Пясины (Серебряков, 1960).

Ко времени начала комплексных биоценологических работ в 1965 г. о флоре цветковых растений Таймыра было известно довольно много. Но серьезных публикаций по флоре споровых почти не выходило. К перечисленным выше добавим работу по мхам из бассейна р. Мамонтовой (Савич-Любичская, Абрамова, 1954). Начиная с 1965 г. флористические исследования стали более интенсивными, что значительно пополнило знания о ландшафтном распределении видов сосудистых растений (Москаленко, 1970; Тихомиров, Полозова, 1971; Варгина, 1978; Матвеева, 1979б; Сафронова, 1979; Рапота, Кожевников, 1981; Кожевников, 1982; Соколова, 1982; Матвеева, Заноха, 1986б; Сафронова, Соколова, 1989; Ходачек, Соколова, 1989; Куваев, Ващенко, 1994; Куваев и др., 1994; Поспелова, 1994а, 1994б) и позволило получить большую информацию о листостебельных (Благодатских, 1972, 1973а, 1973б, 1978; Афонина, 1978; Благодатских и др., 1979а, 1979б; Каннукене, Матвеева, 1986, 1996) и печеночных (Жукова, 1973, 1974, 1978, 1979, 1981, 1986; Благодатских, Дуда, 1982; Жукова, Матвеева, 1986) мхах, а также напочвенных лишайниках (Пийн, Трасс, 1971; Пийн, Мартин, 1978; Пийн, 1979а, 1979б, 1982, 1984; Журбенко, 1992).

При анализе флоры использованы преимущественно наши данные как наиболее репрезентативные с позиции наибольшей полноты изученности благодаря значительной длительности работы в каждом пункте, а также географического расположения районов в широтных рядах. Но приняты во внимание также и некоторые литературные источники, которые, на наш взгляд, отвечают требованиям полноты выявления флоры и дополняют информацию о ее зональной перестройке. На рис. 6 приведены пункты работ, данные по которым использованы в таблицах и рисунках. Для суммарных показателей флоры использованы все имеющиеся сведения.

При проведении исследований в поле мы использовали концепцию конкретной флоры Толмачева (1931), которая оказалась очень продуктивной при изучении флоры арктических территорий, в том числе и на Таймыре. Из-за некоторой расплывчатости определения конкретной флоры как «флоры пространства, где на участках, одинаковых по условиям, встречается одинаковый набор видов», дан-

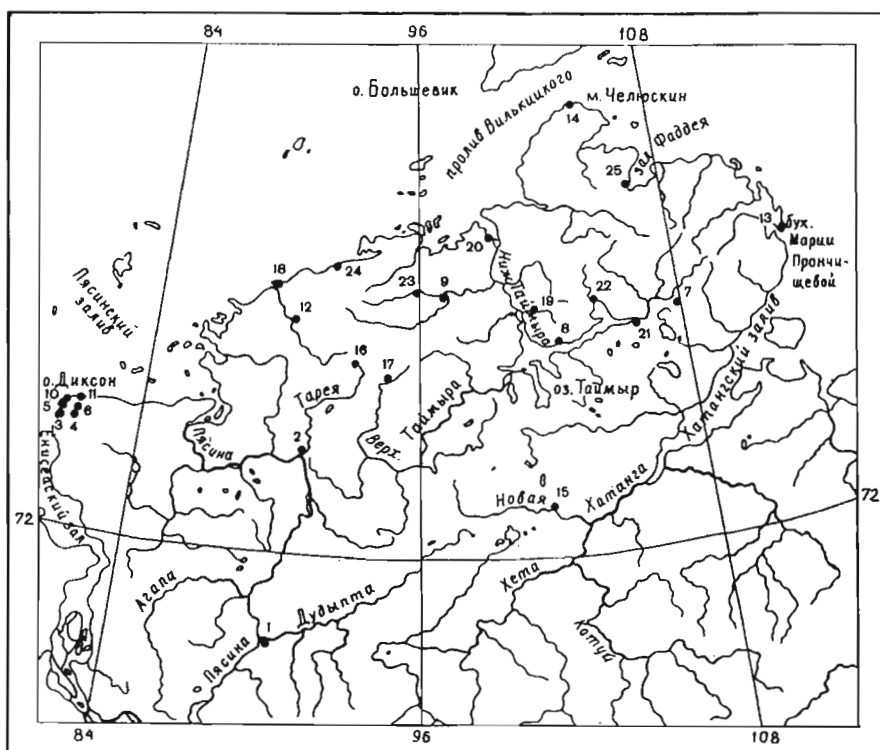


Рис. 6. Пункты исследования флоры (в скобках – аббревиатура, использованная в таблицах и рисунках в главах I и 2).

1 – 14 – сборы автора: 1 – пос. Кресты (К), 2 – пос. Тарей (Т), 3 – р. Рагозинка (Р), 4 – р. Сырадасай (С), 5 – р. Ефремова (Е), 6 – оз. Косо-Турку (КТ), 7 – плато Тулай-Кирыка (ТК), 8 – оз. Таймыр, бухта Ожидания (Ож), 9 – р. Шренк (Шр), 10 – пос. Диксон (Д), 11 – р. Убойная (У), 12 – р. Ленивая (Л), 13 – бухта Марии Прончищевой (МП), 14 – мыс Челюскин (Ч); 15 – 23 – литературные данные (см. перечень в начале гл. 1): 15 – урочище Ары-Мас (АМ), 16 – оз. Ая-Турку (АЯ), 17 – р. Шайтан (Ш), 18 – мыс Стерлегова, 19 – р. Черные Яры (Ч), 20 – р. Нижняя Таймыра (НТ), 21 – р. Яму-Нера (ЯН), 22 – р. Яму-Тарида (ЯТ), 23 – р. Мамонтова (М); 24 – 25 – коллекционные данные (гербарий БИН РАН): 24 – бухта Восточная (В), 25 – бухта Фаддея (Ф).

ного Толмачевым, среди его последователей возникли некоторые разногласия в трактовке понятия (см.: Юрцев, 1974, 1975). Не вдаваясь в подробности дискуссии по данному вопросу, отмечу, что во всех пунктах наших исследований мы вслед за автором концепции старались выявить все виды на площади, на которой в достаточной повторности имеются все наиболее характерные местообитания. Толмачев (1931, 1970) полагал, что в Арктике «площадь порядка 100 км² может считаться той минимальной площадью, которая отвечает представлению о природе конкретной флоры» (Толмачев, 1970, с. 74).

Действительно, дробная расчлененность рельефа на равнинных территориях тундровой зоны, связанная с наличием вечной мерзлоты, является причиной того, что все обычные формы ландшафтного расчленения представлены на небольшой площади. Следствие этого – малые размеры площади выявления конкретной флоры в приведенном выше понимании. Эта площадь, как показали наши методические работы на Таймыре и О. В. Ребристой (1987) на Ямале, даже меньше 100 км². Обычно все виды можно встретить уже на площади 25 км² при условии ее сплошного, а не радиально-маршрутного обследования. Исключения бывают лишь тогда, когда за пределами этой небольшой площади находятся скорее уникальные, нежели обычные местообитания. Более важным моментом при выявлении конкретной флоры оказалась продолжительность работы в каждом пункте. При детальном геоботанических исследованиях в одном месте в течение нескольких полевых сезонов небольшое число видов всегда обнаруживается только

на 2–3-й, а иногда даже на 4–5-й годы. По ряду субъективных причин степень выявленности цветковых всегда выше, чем споровых.

Данные, полученные этим методом даже при невысокой плотности районов исследования, могут служить хорошей основой для суждения о гамма- и дельта-разнообразии: об уровне богатства и систематической структуре флоры, составе и соотношении географических и ландшафтно-зональных элементов и изменении всех этих характеристик на широтном градиенте.

ИЗМЕНЕНИЕ ВИДОВОГО БОГАТСТВА ФЛОРЫ

Когда говорят о качественном составе, богатстве и разнообразии биоты, то имеют в виду совокупность таких характеристик, как набор таксонов, приспособительных типов, жизненных форм, функциональных групп и др. В конечном счете все это, в том числе и богатство конкретных флор, отражает число видов – самый доступный из многих показателей оценки биологического разнообразия.

Наиболее заметная и сильная тенденция, которая наблюдается во флоре высокоширотных территорий, – это ее прогрессирующее обеднение к северу, т. е. снижение гамма-разнообразия. Обеднение флоры начинается не в тундровой зоне. Высокоарктические ландшафты с их низким видовым разнообразием занимают маргинальное положение на глобальном широтно-климатическом градиенте качественного обеднения биоты. Таксономическое разнообразие снижается уже на подступах к южным пределам тундры, в северной части бореальных лесных биомов.

Но для многих групп организмов именно северная граница леса – мощный экологический рубеж огромной селективной силы. Общее видовое богатство сосудистых растений в тундровой зоне по отношению к бореальным флорам снижается в 3–4 раза. Так, в окрестностях С.-Петербурга число видов сосудистых растений превышает 1500, на Кольском полуострове оно составляет 1052 (Раменская, 1983), а в Большеземельской тундре – всего 475 видов (Ребристая, 1977), на Ямале – 358 (Ребристая, 1990), на Таймыре – 395, в горно-тундровых районах северо-востока России на Анойском нагорье – 592 вида (Заславская, 1982), на о-ве Врангеля – одной из наиболее богатых флористически высокоарктических территорий – 387 (Петровский, 1988). По грубым придержкам, граница леса совпадает с изолинией богатства в 500 видов сосудистых растений на 100 000 км² (см.: Малышев, 1975, 1991).

Несколько иные тенденции в изменении видового богатства споровых растений. Так, флора лишайников арктической Аляски (504 вида) вдвое беднее флоры Мурманской области и северо-восточной Финляндии (1000) или Алтая и Кузнецкого нагорья (837), но одного порядка с флорой Байкальского хребта (453) (Домбровская, 1979; Thomson, 1979; Макрый, 1990; Седельникова, 1990). Число видов во флоре листостебельных мхов Чукотки и арктической Аляски, с одной стороны, и Карелии и Мурманской области, с другой, колеблется от 360 до 437 видов, но и в более южных районах, например в Латвии, Эстонии, на Саянах и на Алтае, оно сохраняется в тех же пределах – 360–460 видов (Аболинь, 1968; Бардунов, 1974; Константинова, 1982; Каннукене, 1986; Афонина, Чернядьева, 1996; Волкова, личн. сообщ.). Практически не снижается богатство печеночников. Их число колеблется от 130–170 видов в Карелии и Мурманской области до 105–165 в таких арктических районах, как Чукотский полуостров (165), арктическая Аляска (135), западная Гренландия (138), Полярный и Северный Урал (134), Таймыр (141), Ямал и Тиман (по 105) (Зиновьева, 1973; Константинова, 1978; Steere, Inoue, 1978; Arnell, 1979; Потемкин, 1990; Константинова, Потемкин, 1996). При

всех сравнениях флор споровых необходимо проявлять осторожность, имея в виду, что различия могут быть обусловлены разной степенью их выявленности. Но несомненно, что снижение богатства флоры споровых в Арктике по сравнению с бореальными биотопами намного слабее, чем обеднение сосудистых растений.

В данной работе для Таймыра (зоны тундр и полярных пустынь) приняты следующие цифры общего богатства флоры: 395 видов сосудистых растений, 247 листовостебельных и 141 печеночных мхов и более 340 напочвенных лишайников. Их распределение по родам и семействам приведено в табл. 1.

Таблица 1

Количественные показатели флоры Таймыра

Таксон	Сосудистые растения	Листостебельные мхи	Печеночные мхи	Лишайники (напочвенные)
Семейство	51	32	24	32
Род	143	95	46	85
Вид	395	247*	141	>340*

Примечание. Здесь и в следующих таблицах звездочкой отмечено число видов, включая и виды, определенные только до рода.

Эти и другие цифры, используемые в таблицах, получены на основе как опубликованных (см. цитированную литературу в начале этой главы), так и неопубликованных данных, а также коллекций сосудистых растений и печеночников в Гербарии Ботанического института (С.-Петербург) и листовостебельных мхов и лишайников в Гербарии Таллиннского ботанического сада (Эстония). Обработка материалов по споровым еще не завершена специалистами, но основные показатели уже имеются. С любезного разрешения А. Л. Жуковой, Л. Р. Каннукене и Т. Х. Пийн я использую данные нашей совместной с ними работы.

По количественным показателям флоры Таймыр занимает промежуточное положение между различными арктическими регионами. Его флора сосудистых растений (без лесотундры), которая насчитывает 395 видов, беднее, чем флора, например, Большеземельской тундры или Анюйского нагорья и, тем более, всей Чукотки, однако богаче флор Ямала и Гыдана и всего Канадского Арктического архипелага и одного порядка с флорой о-ва Врангеля. (При этих сравнениях необходимо иметь в виду, что названные территории – разные по площади и зональному положению.)

Сопоставление суммарных показателей богатства флоры арктических ландшафтов в целом не дает полного представления о характере и масштабах обеднения их органического мира. Главная особенность изменений – это прогрессирующее к северу обеднение, связанное с уменьшением общего количества тепла. С юга на север уменьшается богатство таксонов всех уровней: видов, родов, семейств. При этом снижение богатства неравномерно как в разных группах организмов, так и на различных уровнях таксономической иерархии и разных отрезках широтного градиента. Это хорошо демонстрируют данные табл. 2–5 и рис. 7 и 8.

На рис. 7 представлены кривые зависимости числа видов сосудистых растений от летнего тепла, которое в данном случае выражено через среднеиюльскую температуру. Этот показатель как наиболее простой и доступный широко используется для установления зависимости между уровнем биоразнообразия и теплообеспеченностью в высоких широтах. В специально посвященной этому вопросу работе канадский исследователь У. Ф. Ранни (Rannie, 1986) показал высокую корреляцию между среднеиюльской температурой, числом дней с температурой выше 0 и 5 °С в июле с различными показателями, объясняющую до 95 % варьирования видового богатства в Канадской Арктике.

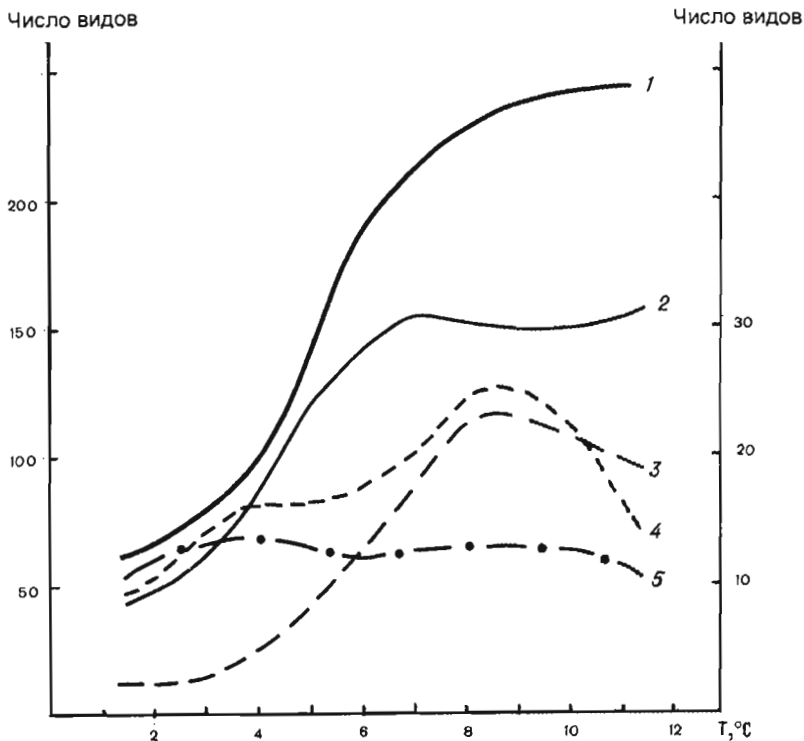


Рис. 7. Связь числа видов сосудистых растений в конкретных флорах Таймыра со среднеиюльской температурой.

1 — вся флора; семейства: 2 — *Poaceae*, 3 — *Cyperaceae*, 4 — *Brassicaceae*, 5 — *Saxifragaceae*. По оси ординат — слева число видов во всей флоре, справа — в семействах.

На Таймыре зависимость флоры сосудистых растений от летнего тепла в целом описывается S-образной (логистической) кривой (рис. 7). Сильная, но не прямая зависимость обусловлена тем, что общая тенденция к обеднению проявляется неодинаково на разных отрезках широтного градиента. Между южными и типичными тундрами почти нет разницы в богатстве конкретных флор. В пределах срединной части зоны оно резко снижается. Далее, у северной границы тундр и при переходе в полярные пустыни, сокращение числа видов замедляется. Величины чисел видов в конкретных флорах в разных подзонах в их наиболее типических частях таковы: в южных и на юге типичных тундр — около 240 видов, в средней части подзоны типичных тундр — около 200 и на севере — примерно 170, в подзоне арктических тундр — 100–140, в зоне полярных пустынь — около 50 (табл. 2).

Уменьшение, примерно на 200 видов, приходится на 8° широты, или на 900 км. Но простой расчет сокращения числа видов к северу от границы леса на 1° широты не корректен и дает неверное представление о прямолинейном характере (Малышев, 1991) изменения богатства флоры. От 70° до 73° с. ш. число видов не уменьшается, затем от 73° до 76° оно сокращается примерно на 150 видов (в среднем по 50 видов на 1° широты) и далее до 78° — еще на 100 видов (т. е. по 25 на 1°). Эти цифры подчеркивают резкость климатических градиентов и ее возрастание к северу на фоне общего снижения абсолютных показателей тепла: при разнице в 2–4 °C в среднеиюльской температуре между южными и типичными тундрами богатство конкретных флор остается на одном уровне, а между типичными и арктическими тундрами число видов сокращается почти в 2 раза (более, чем на 100 видов);

Количественные показатели флоры сосудистых растений
на широтном градиенте Таймыра

Местоположение	Семейство	Род	Вид
Тундровая зона	51	143	395
Южные тундры:	50	129	324
урочище Ары-Мас	42	107	254
пос. Кресты	43	117	249
Типичные тундры:	41	119	341
пос. Таряя	41	103	245
р. Сырадасай	30	82	188
р. Рагозинка	32	94	205
р. Ефремова	28	77	163
р. Ленивая	23	60	114
оз. Косо-Турку	27	62	128
Арктические тундры:	27	72	181
пос. Диксон	25	66	138
р. Убойная	25	62	128
бухта М. Прончищевой	17	51	96
Полярные пустыни:	15	33	56
мыс Челюскин	15	33	56

то же наблюдается при переходе к полярным пустыням, но уже при более низких абсолютных величинах (около 50 видов).

Логистическими кривыми в биологии описывается развитие целостных систем (например, динамика роста организмов). Получение такой кривой на материале по флоре сосудистых растений очень интересно. Если это не артефакт, то заманчиво увидеть здесь поведение флоры как целостной системы. В пользу этого говорит анализ кривых отдельных семейств. Они имеют сугубо индивидуальный характер (рис. 7). К северу у большинства семейств отчетливо снижение богатства видов. Но семейства *Brassicaceae** и *Saxifragaceae* сохраняют определенный уровень, характерный для тундр вплоть до полярных пустынь. В некоторых семействах (*Asteraceae*, *Rosaceae*) в середине тундровой зоны отмечается небольшое увеличение числа видов. Напротив, сем. *Ericaceae* теряет большинство видов уже в середине зоны, только 2 вида можно еще встретить в ее северной полосе. В семействах *Asteraceae* и *Cyperaceae* число видов резко сокращается у северной границы тундры, но единичные виды встречаются и в полярных пустынях. Создается впечатление, что вся флора сосудистых растений ведет себя как целостная система, а отдельные семейства – как ее компоненты с сохранением индивидуального принципа.

Флора мхов и лишайников также обедняется к северу, но обеднение выражено не столь резко, как во флоре сосудистых растений.

Богатство видов листостебельных мхов в пределах тундровой зоны остается на одном уровне (табл. 3). Различия же в этом показателе конкретных флор, например в типичных и южных тундрах 140–175 видов, обусловлены набором местообитаний, а не климатом. Наиболее богатая конкретная флора известна из подзоны типичных тундр, окрестностей пос. Таряя (175), где имеется гряда Даксатас с карбонатными породами. А в южных тундрах (урочище Ары-Мас, пос. Кресты) было найдено по 140–155 видов. Для арктических тундр (р. Убойная)

* Латинские названия даны соответственно по: сосудистые растения – Арктическая флора СССР. Т. 1–10 (1960–1987), листостебельные мхи – Афонина, Чернядьева (1995) и частично – Абрамова и др. (1961), печеночные мхи – Константинова, Потемкин (1996), лишайники – Андреев и др. (1996).

**Количественные показатели флоры листостебельных мхов
на широтном градиенте Таймыра**

Местоположение	Семейство	Род	Вид
Тундровая зона	31	95	247*
Южные тундры:	26	75	179
урочище Ары-Мас	26	64	140*
пос. Кресты	26	67	155*
Типичные тундры:	25	70	175
пос. Таряя	25	65	175
р. Рагозинка	21	47	>100
Арктические тундры:	26	65	157
пос. Диксон	21	47	>130
р. Убойная	27	62	168
Полярные пустыни:	19	41	74
мыс Челюскин	18	41	74

известна величина 168 видов. Лишь в полярных пустынях (мыс Челюскин) число видов (74) существенно сокращается (Благодатских, 1973; Благодатских и др., 1979а, 1979б; Каннукене, 1986; Каннукене, Матвеева, 1996).

Богатство печеночных мхов в пределах тундровой зоны стабильно: 46–57 видов в южных, 38–68 в типичных и 42–65 в арктических тундрах (табл. 4). Колебания в числе видов – следствие разной степени выявленности конкретных флор. В тундровой зоне конкретная флора печеночников насчитывает примерно 60 видов, в полярных пустынях – вдвое меньше. Хотя в отношении печеночных мхов наиболее трудно быть уверенным в полном их выявлении, такая закономерность их распределения представляется логичной при сравнении данных по Таймыру с таковыми других арктических территорий (см.: Константинова, 1978; Потемкин, 1990; Константинова, Потемкин, 1996).

Таблица 4

**Количественные показатели флоры печеночников
на широтном градиенте Таймыра**

Местоположение	Семейство	Род	Вид
Тундровая зона	24	45	131
Южные тундры:	20	29	75
урочище Ары-Мас	15	24	46
пос. Кресты	19	26	58
Типичные тундры:	21	39	113
пос. Таряя	15	26	57
р. Рагозинка	16	30	70
оз. Косо-Турку	13	19	38
плато Тулай-Киряка	13	18	38
Арктические тундры:	20	34	77
пос. Диксон	21	29	65
р. Убойная	16	24	46
бухта М. Прончищевой	16	25	40
Полярные пустыни:	13	18	34
мыс Челюскин	13	18	34

Детальный анализ флоры напочвенных лишайников Таймыра еще предстоит сделать ее главному исследователю – эстонскому лишайнику Т. Х. Пийн, с которой нас связывает многолетняя совместная работа. Но некоторые закономерности, выявленные при совместном составлении предварительного списка флоры на основе гербария Таллиннского ботанического сада, где хранятся все мои коллекции, а также с учетом публикаций (Пийн, Трасс, 1971; Пийн, Мартин, 1978; Пийн, 1979а, 1979б, 1982, 1984; Журбенко, 1992), ясны уже и сейчас (табл. 5).

Таблица 5

**Количественные показатели флоры лишайников
на широтном градиенте Таймыра**

Местоположение	Семейство	Род	Вид
Тундровая зона	32	85	>340*
Южные тундры:	32	75	260*
урочище Ары-Мас	38	53	210*
пос. Кресты	28	58	235*
Типичные тундры:	30	75	203*
пос. Тарейя	26	58	161*
р. Рагозинка	23	50	155*
Арктические тундры:	30	75	245*
пос. Диксон	30	68	214*
бухта М. Прончищевой	29	57	180*
Полярные пустыни:	26	50	160*
мыс Челюскин	26	50	160*

Предваряя анализ, необходимо подчеркнуть, что все показатели относятся только к напочвенным лишайникам. К ним отнесены (Пийн, 1984) не только виды, обитающие на голом грунте (эпигейные лишайники в узком смысле), но и растущие на водорослевой корке, остатках мхов и сосудистых растений, а также на живых печеночных и листостебельных мхах и лишайниках. В анализ не включены эпифиты, растущие на кустарниках, а также эпилиты (на камнях) и эпикситы (на мертвой древесине и плавнике). Такое ограничение целесообразно (Пийн, 1984) для выявления особенностей широтного распределения лишайников, связанного с макроклиматическими условиями.

Общее богатство флоры напочвенных лишайников на Таймыре – более 340 видов. Самая богатая конкретная флора известна из подзоны южных тундр (пос. Кресты) – 235 видов (Пийн, 1984). В подзоне арктических тундр (бухта Марии Прончищевой) – 180 видов (Пийн, 1979б), но в той же подзоне в окрестностях пос. Диксон найдено 214 видов, а в подзоне типичных тундр – около 150 видов (пос. Тарейя и р. Рагозинка). Разброс цифр можно объяснить как разной степенью выявленности флоры, так и различиями в наборе типов местообитания. Но слабая тенденция к снижению богатства лишайнофлоры к северу в пределах тундровой зоны имеется. В полярных пустынях на мысе Челюскин отмечено 160 видов (Пийн, 1979а).

Анализ изменений богатства флоры споровых на широтном градиенте Таймыра демонстрирует ее большую инертность в отношении количества тепла по сравнению с сосудистыми растениями, что отражает большую толерантность споровых к нарастающей экстремальности условий.

На рис. 8 показаны 3 кривые, отражающие зависимость от летнего тепла числа видов в конкретных флорах сосудистых растений, листостебельных мхов и лишайников. Характер этих кривых неодинаков, хотя общая тенденция сокращения богатства прослеживается во всех трех группах. Наиболее резко сокращается

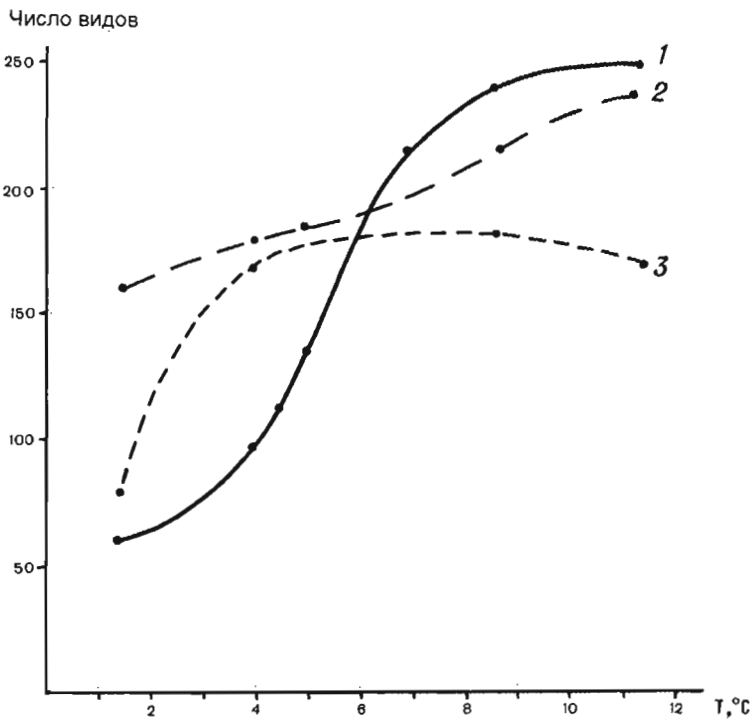


Рис. 8. Связь числа видов (по оси ординат) сосудистых растений (1), листостебельных мхов (3) и лишайников (2) в конкретных флорах Таймыра со среднеиюльской температурой.

число видов сосудистых растений, менее резко – мхов, еще слабее – лишайников. От южной границы тундры к полярным пустыням число видов сосудистых растений в конкретных флорах снижается в 5 раз, листостебельных мхов – в 2 раза, лишайников – менее чем в 1.5 раза. В результате меняется соотношение видов этих трех групп: по направлению к северу в пределах тундровой зоны возрастает доля спорового компонента, а в полярных пустынях абсолютное число видов споровых растений больше, чем сосудистых, не только в сумме, но и в каждой из этих двух групп в отдельности. В полярных пустынях Евразии это соотношение принципиально отлично от тундрового и уникально в масштабах земного шара.

На рассмотренных рисунках четко прослеживается связь общего богатства конкретных флор с теплом. Это известный факт, который подтверждается в различных работах как по Российской, так и по североамериканской Арктике (Young, 1971; Ребристая, 1977, 1990; Чернов, Матвеева, 1979; Walker, 1985; Ranie, 1986). Более интересно и важно его количественное выражение.

В свое время Янг (Young, 1971) высказал утверждение, что летняя температура – это единственная переменная, которую необходимо знать, чтобы предсказать число видов сосудистых растений в том или ином районе Арктики. Но с этим согласиться нельзя. Территории со сходными температурами самого теплого месяца (обычно это июль, крайне редко, на десятки доли градуса, теплее бывает август) могут располагаться на разных широтах и значительно различаться другими параметрами, которые оказывают влияние на уровень и структуру видового разнообразия. При единой общей тенденции ее количественное проявление в разных секторах Арктики разное. Задача анализа тундровых флор как раз и состоит в получении конкретных количественных характеристик.

Есть основание полагать, что в разных секторах Арктики зависимость гамма-разнообразия от летнего тепла будет описываться параллельными рядами. При этом показатели для Таймыра окажутся в центре. Во всех подзональных полосах здесь больше видов, чем, например, на Ямале (Ребристая, 1987, 1990), но меньше, чем на северо-западе (Ребристая, 1977) и северо-востоке арктической России (устное сообщение Заславской и Петровского), при более северном положении территории по сравнению с этими регионами. Но заслуживает внимания и тот факт, что на сходных широтах на всем Таймыре и на о-ве Врангеля общее богатство флоры одного порядка при разных размерах территорий и зональном положении.

Обсуждаемый феномен относится не только к растительному компоненту биоты. То же самое (жесткая связь видового богатства с летним теплом и параллельные ряды в разных секторах) описано для разнообразных представителей животного мира: птиц, дневных бабочек, жуков и пауков. При этом все показатели для северо-востока Азии выше, чем для Таймыра (Чернов, 1985, 1989, 1995а, 1995б; Чернов, Пенев, 1993; Чернов и др., 1993).

Неравномерность обеднения таксонов при продвижении к северу приводит к изменению соотношения значимости таксонов как крупных таксономических категорий (сосудистые растения, мхи, лишайники), так и в пределах каждой из них. При этом вырисовывается отчетливая тенденция к снижению удельного веса наиболее филогенетически продвинутых таксонов. Рисунок 8 хорошо иллюстрирует большие адаптивные возможности более примитивных групп (мхов и лишайников) в самых высокоширотных холодных ландшафтах. Данный вопрос рассматривался детально в отношении арктической флоры сосудистых растений (Чернов, Матвеева, 1983) и в более широком плане, с привлечением данных по самым разным группам организмов, в работах Чернова (1984а, 1988).

ИЗМЕНЕНИЯ КОМПОЗИЦИЙ ТАКСОНОВ

При характеристике флористического состава северных сообществ наряду с анализом позитивных характеристик очень важно фиксировать не только то, из чего они состоят, но и то, чего в них нет. Вследствие низкого таксономического разнообразия в растительном (и животном) мире тундровой зоны относительно слабо развит экологический викариат, низка возможность взаимозамены видов. Именно к арктическим биомам в наибольшей степени применимо известное положение об экологической уникальности каждого биологического вида и негативных последствиях для экосистемы изъятия любого из них (Чернов, 1978). Оценка дефектности необходима для понимания механизмов поддержания стабильности функционирования биоценозов Арктики. Дефектность биоты тундровой зоны как по сравнению с бореальным поясом, так и на широтном градиенте в пределах Арктики выражается не только в снижении общего видового богатства, но и в выпадении крупных таксонов, а также уменьшении числа приспособительных типов, жизненных форм и т. д. Все это ведет к коренным изменениям структуры растительного покрова.

В настоящее время для Таймыра, по литературным данным (см. выше цит. лит.) и нашим сборам, известно 395 видов сосудистых растений, относящихся к 142 родам и 51 семейству; 11 видов имеют по 2 подвида, 2 вида – по 3 подвида, 34 вида представлены своими широтными или долготными подвидами. Все цифровые показатели, приводимые далее в тексте и в таблицах, получены с учетом вида как одной счетной единицы.

Десять ведущих семейств объединяют 287 видов, или 72 %, и 10 ведущих родов – 144 вида, или 36 %, флоры Таймыра (табл. 6 и 7). Это те же семейства и роды, которые имеют наибольшее число видов, что и в большинстве других крупных

Положение ведущих семейств (место по числу видов)
во флоре сосудистых растений Таймыра

Семейство	Число видов, абс / %	Место во флоре
<i>Poaceae</i>	59/14.9	1
<i>Brassicaceae</i>	42/10.6	2
<i>Cyperaceae</i>	32/8.1	3–4
<i>Asteraceae</i>	32/8.1	3–4
<i>Caryophyllaceae</i>	28/7.0	5
<i>Ranunculaceae</i>	25/6.3	6
<i>Rosaceae</i>	19/4.8	7
<i>Scrophulariaceae</i>	18/4.5	8
<i>Saxifragaceae</i>	16/4.0	9–10
<i>Fabaceae</i>	16/4.0	9–10

арктических регионов (см., например, Ребристая, 1977; Заславская, 1982; Петровский, 1988, и др.).

Состав флоры не остается неизменным на широтном профиле на расстоянии около 900 км. Основная тенденция – ее обеднение. Поэтому более богатые южные конкретные флоры включают большую часть видов (до 80–90 %) северных районов (Соколова, 1984а). Но в средней части тундровой зоны появляется ряд видов с арктическим ареалом. Поэтому на уровне видов ни одна из северных конкретных

Таблица 7

Положение ведущих родов (место по числу видов)
во флоре сосудистых растений Таймыра

Род	Число видов, абс./%	Место во флоре
<i>Draba</i>	24/6.0	1
<i>Carex</i>	23/5.8	2
<i>Ranunculus</i>	15/3.8	3
<i>Salix</i>	14/3.5	4–6
<i>Saxifraga</i>	14/3.5	4–6
<i>Pedicularis</i>	14/3.5	4–6
<i>Poa</i>	11/2.8	7–8
<i>Taraxacum</i>	11/2.8	7–8
<i>Potentilla</i>	10/2.5	9
<i>Papaver</i>	8/2.0	10–11
<i>Oxytropis</i>	8/2.0	10–11

флор не включена на 100 % в самую южную. Отчасти различия в составе объясняются разным набором биотопов. Распространение некоторых редких видов пока не находит исчерпывающего объяснения. Но на Таймыре макроклиматический градиент – все же наиболее сильный фактор в распределении таксонов любого уровня (Матвеева, 1995).

Как уже упоминалось, между южными и типичными тундрами (если сравнивать краевые, а не срединные районы) различий в общем богатстве флоры сосудистых растений нет. Но изменения в таксономическом составе имеются за счет того, что некоторые виды выпадают из флоры, а другие появляются. В подзоне типичных тундр отсутствуют представители семейств и родов, которые уже и в южных тундрах встречаются единично: *Empetraceae*, *Geraniaceae*, *Grossulariaceae*, *Pinaceae*, *Potamogetonaceae*; *Angelica*, *Callitriche*, *Geranium*, *Larix*, *Pota-*

mogeton, *Triglochin*, *Veronica* и др. (всего 10 семейств и около 20 родов), и нескольких родов из многовидовых семейств (*Arenaria*, *Ribes*, *Rorippa*, *Vicia*).

Все виды этих родов и семейств редки и малочисленны. Ни одного значительного рода и семейства не исчезает. Не происходит и обеднения богатых видами таксонов. Напротив, в некоторых из них (*Saxifragaceae*, *Brassicaceae*) появляются новые виды. Уменьшение количества видов из-за выпадения одновидовых семейств компенсируется некоторым увеличением их числа в многовидовых семействах. Поэтому при сходном общем богатстве видов число и состав родов и семейств южных и типичных тундр различны (Прил.: табл. 1 и 2).

В подзоне типичных тундр по сравнению с южными тундрами нет ни одного нового семейства, но 12 родов появляются только в этой подзоне. Большая часть этих родов не найдена в подзоне южных тундр из-за отсутствия в двух исследованных пунктах подходящих для них экотопов, поскольку они представлены видами, растущими в горах (*Cystopteris*, *Dryopteris*, *Oxygraphis*, *Woodsia*) или на карбонатном субстрате (*Alyssum*, *Dendranthema*, *Erysimum*, *Lesquerella*). И только у *Novosieversia*, *Pleuropogon* и, вероятно, *Braya* их более северное распространение определяется макроклиматом.

На большом широтном протяжении подзоны типичных тундр число семейств сокращается с 35 до 22 за счет представителей маловидовых семейств (*Apiaceae*, *Betulaceae*, *Campanulaceae*, *Empetraceae*, *Gentianaceae*, *Lentibulariaceae*, *Parnassiaceae*, *Plumbaginaceae*, *Violaceae* и др.). Но единой границы их распространения на севере ареалов нет. За исключением сем. *Betulaceae*, представители перечисленных семейств не играют существенной роли в растительном покрове из-за низкой численности.

Иная ситуация наблюдается на уровне родов: примерно в середине подзоны из флоры либо исчезает (*Antennaria*, *Betula*, *Delphinium*, *Descurainia*, *Empetrum*, *Ledum*, *Orthilia*), либо становится редкой (*Cassiope*, *Pyrola*) целая группа родов. В данном случае можно говорить о некоей общей границе, которая на Таймыре совпадает с горной грядой Бырранга. Отсутствие такого рода, как *Betula*, сказывается на структуре растительности как зональных, так и интразональных сообществ.

Обеднение флоры продолжается и в арктических тундрах. Постепенно исчезает еще ряд одновидовых семейств (*Lycopodiaceae*, *Onagraceae*, *Polemoniaceae*, *Valerianaceae* и др.) и некоторых родов (*Arabis*, *Cassiope*, *Hedysarum*, *Koeleria*, *Pachypleurum*, *Pyrola*, *Tanacetum*, *Tripleurospermum*, *Vaccinium*). В результате у северной границы тундровой зоны общее число семейств вдвое, а родов втрое меньше, чем у южной. В пределах подзоны арктических тундр налицо скорее континуум в утрате как семейств, так и родов, чем какие-то резкие изменения в их распространении. Обеднение флоры в значительной мере происходит также из-за сокращения числа видов в многовидовых семействах (*Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae* и *Scrophulariaceae*), т. е. почти во всех ведущих семействах двух южных подзон. Исключение составляет лишь сем. *Saxifragaceae*.

Выражаясь образно, на юге зоны идет «подчистка» состава семейств за счет таксонов с единичными видами, на севере же наряду с этим процессом происходит сокращение «основного капитала» многовидовых таксонов. У северной границы тундровой зоны остается 17 семейств и 51 род.

При переходе в полярные пустыни исчезают еще 2 семейства (*Fabaceae* и *Liliaceae*), а в оставшихся 15, в том числе в ведущих (*Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Poaceae* и *Ranunculaceae*), отмечено прогрессирующее обеднение видов. Семейство *Saxifragaceae* – пример иного рода: сохранения достаточно высокого уровня видового богатства (хотя некоторое снижение отмечено и для него). В полярных пустынях уже практически нет одновидовых семейств, остаются лишь мало-

многовидовые, причем все они из числа многовидовых в пределах всей тундровой зоны. Не преодолевают рубежа полярных пустынь 16 родов. Среди них и такие богатые роды, как *Pedicularis* и *Taraxacum*, а также *Astragalus*, *Oxytropis* и *Puccinellia*. В целом в полярных пустынях число родов вдвое меньше, чем в подзоне арктических тундр. В большинстве из них сокращается число видов: 28 родов из 43 имеют по 1–2 вида. Только в двух родах (*Saxifraga* и *Draba*) сохраняется соответственно 10 и 5 видов и еще в трех (*Poa*, *Ranunculus* и *Salix*) – по 3 вида.

На уровне семейств и родов мы видим ту же тенденцию изменения богатства, что и на уровне видов: резкую зависимость от тепла (число семейств от южных тундр до полярных пустынь уменьшается в 3, а родов в 4 раза) и неравномерность обеднения таксонов, в результате чего меняется спектр соотношения одно- и многовидовых семейств и родов. Доля одновидовых семейств падает, а доля родов, представленных в конкретной флоре одним видом, возрастает от южных тундр до полярных пустынь. За счет неравномерности уменьшения числа видов в пределах семейств заметно меняется положение ведущих семейств и родов (табл. 8 и 9). Но общий их состав в зоне тундр и полярных пустынь почти один и тот же. Из ведущих семейств в полярных пустынях отсутствует *Fabaceae*, а из родов – *Oxytropis*, *Pedicularis* и *Taraxacum*.

Таблица 8

Положение ведущих семейств сосудистых растений (место по числу видов) на широтном градиенте Таймыра

Семейство	Южные тундры		Типичные тундры			Арктические тундры			Полярные пустыни
	АМ	К	Т	С	Р	Д	У	МП	Ч
<i>Poaceae</i>	1	1	1	1	1	1	1	2	2
<i>Brassicaceae</i>	2	6–7	2	2	2	2	2	1	3
<i>Cyperaceae</i>	3	2	3	4–7	5	6–7	7	6	9–13
<i>Asteraceae</i>	6	4	4	4–7	6	6–7	5–6	7–8	9–13
<i>Caryophyllaceae</i>	5	3	5	3	3–4	3–4	4	4	4
<i>Ranunculaceae</i>	4	5	6	4–7	3–4	5	5–6	5	5
<i>Rosaceae</i>	9–10	11	8	8	8	8–10	8–10	10–12	9–13
<i>Scrophulariaceae</i>	9–10	6–7	9–10	9–10	9–10	8–10	8	7–8	12
<i>Saxifragaceae</i>	7–8	9–10	7	4–7	7	3–4	3	3	1
<i>Fabaceae</i>	13	14	9–10	9–10	11–13	13	12–14	14–15	
<i>Salicaceae</i>	7–8	8	12	12–14	12–13	8–10	10–11	9–13	6–8
<i>Polygonaceae</i>	14	9–10	11	12–14	11	11–12	10–11	9–13	9–13
<i>Juncaceae</i>	11–12	12–13	13	11	9–10	11–12	9	9–13	6–8
<i>Papaveraceae</i>	16–17	17	15–17	15–16	15–17	16	12–14	9–13	9–11

Таким образом, в таксономическом аспекте обеднение флоры сосудистых растений состоит в резком уменьшении богатства на разных уровнях. Сокращение идет неравномерно в разных таксонах и неодинаково в разных зональных подразделениях. Важным результатом анализа изменения состава флоры сосудистых растений на зональном профиле при общем резком снижении богатства можно считать отсутствие единых рубежей распространения видов и семейств, т. е. континуум в их продвижении к северу. Для родов выявились 3 рубежа: граница между южными и типичными тундрами, хребт Бырранга в середине подзоны типичных тундр и граница полярных пустынь.

Изменения в композиции таксонов споровых имеют иной характер.

По имеющимся данным, включая собственные коллекции и литературные источники (см. выше), флора листостебельных мхов Таймыра насчитывает 239 видов

Положение ведущих родов сосудистых растений (место по числу видов)
на широтном градиенте Таймыра

Род	Южные тундры		Типичные тундры			Арктические тундры			Полярные пустыни
	АМ	К	Т	С	Р	Д	У	МП	Ч
<i>Draba</i>	1–2	7–8	2	4	3–4	3	2–3	2	2
<i>Carex</i>	1–2	1	1	3	3–4	5–6	4–5	7–9	8–9
<i>Ranunculus</i>	3–4	2	4	1–2	1–2	2	2–3	3	3–5
<i>Salix</i>	3–4	3–4	6	6	6–7	4	6	4–6	3–5
<i>Saxifraga</i>	5	5	3	1–2	1–2	1	1	1	1
<i>Pedicularis</i>	6	3–4	5	5	5	5–6	4–5	4–6	
<i>Poa</i>	7	7–8	7–8	7	6–7	7–9	7	7–9	7
<i>Taraxacum</i>	8–11	6	7–8	10	8–9	7–9	8–10	7–9	
<i>Potentilla</i>	8–11	9–10	10	8–9	8–9	10–11	8–10	10–11	8–9
<i>Papaver</i>	8–11	9–10	11	11	10–11	10–11	8–10	4–6	6
<i>Oxytropis</i>	8–11	11	9	8–9	10–11	7–9	–	10–11	

Примечание. Здесь и далее в таблицах прочерк означает отсутствие таксона.

(33 вида имеют разновидности и формы), относящиеся к 95 родам и 32 семействам (табл. 10). Пять ведущих семейств (*Amblystegiaceae*, *Dicranaceae*, *Pottiaceae*, *Sphagnaceae* и *Bryaceae*) объединяют 113 видов (47.3 % флоры). В их пределах виды распределены довольно равномерно, при несколько большем числе их в сем. *Amblystegiaceae*. Половина семейств представлена 4 и менее видами (12 – по 1–2, и 5 – по 3–4 вида). Пять наиболее богатых родов (10 и более видов) –

Таблица 10

Положение ведущих семейств (место по числу видов)
во флоре листостебельных мхов Таймыра

Семейство	Число видов, абс. / %	Место во флоре
<i>Amblystegiaceae</i>	29/12.1	1
<i>Dicranaceae</i>	25/10.5	2
<i>Pottiaceae</i>	20/8.4	3–4
<i>Sphagnaceae</i>	20/8.4	3–4
<i>Bryaceae</i>	19/7.9	5
<i>Hypnaceae</i>	17/7.1	6
<i>Mniaceae</i>	16/6.7	7
<i>Polytrichaceae</i>	12/5.0	8
<i>Grimmiaceae</i>	8/3.3	9
<i>Brachytheciaceae</i>	7/2.9	10

Bryum, *Dicranum*, *Drepanocladus*, *Hypnum* и *Sphagnum* – объединяют 61 вид, что составляет четвертую часть флоры (25.5 %). Самый богатый из них – *Sphagnum* (20), в остальных четырех виды распределены равномерно (табл. 11).

В пределах тундровой зоны число семейств почти одинаково (26–28 в разных подзонах; колебания в конкретных флорах связаны с разной степенью изученности), хотя их набор несколько меняется (Прил.: табл. 3). По сравнению с южными тундрами в подзоне типичных тундр отсутствует сем. *Climaceae*, но появляются семейства *Seligeriaceae*, *Leskeaceae* и *Entodontaceae* и далее к северу – в арктических тундрах – *Andreaeaceae*. В ряде семейств (*Bryaceae*, *Ditrichaceae*, *Mniaceae*,

Положение ведущих родов (место по числу видов)
во флоре листостебельных мхов Таймыра

Род	Число видов. абс. %	Место во флоре
<i>Sphagnum</i>	20/8.4	1
<i>Dicranum</i>	11/4.6	2
<i>Bryum</i>	10/4.2	3-5
<i>Drepanocladus</i>	10/4.2	3-5
<i>Hypnum</i>	10/4.2	3-5
<i>Pohlia</i>	7/2.9	6
<i>Calliergon</i>	6/2.5	7-8
<i>Polytrichum</i>	6/2.5	7-8
<i>Schistidium</i>	5/2.1	9

Polytrichaceae, *Pottiaceae*) уровень видового богатства сохраняется, в некоторых (*Amblystegiaceae*, *Brachytheciaceae*, *Dicranaceae*, *Encalyptaceae*, *Hypnaceae*, *Sphagnaceae*) число видов немного уменьшается, а в сем. *Grimmiaceae* даже увеличивается. Положение 10 ведущих семейств колеблется относительно друг друга по числу видов, но без явного тренда (за исключением сем. *Sphagnaceae*), что свидетельствует о стабильности их соотношения (табл. 12).

В полярных пустынях число семейств сокращается на одну треть (до 20), в том числе отсутствуют все семейства, представленные во флоре Таймыра 1 видом. Но исчезают и 2 крупных семейства (*Sphagnaceae* и *Mniaceae*), что изменяет состав ведущих семейств. В первые 5 семейств к тому же попадает сем. *Grimmiaceae*.

Таблица 12

Положение ведущих семейств (место по числу видов)
листочтебельных мхов на широтном градиенте Таймыра

Семейство	Южные тундры		Типичные тундры	Арктические тундры	Полярные пустыни
	АМ	К	Т	У	Ч
<i>Amblystegiaceae</i>	1	1	1	1	1-2
<i>Dicranaceae</i>	2	4-6	5	3-5	1-2
<i>Pottiaceae</i>	4	7-8	3	2	3-4
<i>Sphagnaceae</i>	3	3	2	6	
<i>Bryaceae</i>	5-8	7-8	7-8	3-5	3-5
<i>Hypnaceae</i>	5-8	4-6	6-7	9	5-6
<i>Mniaceae</i>	5-8	2	4	8	
<i>Polytrichaceae</i>	5-8	4-6	6-7	3-5	7-8
<i>Grimmiaceae</i>	10	10	9-10	7	3-4
<i>Brachytheciaceae</i>	9	9	8-10	10	7-8

Число родов в пределах тундровой зоны в целом несколько уменьшается от южных тундр к арктическим (от 75 до 64), но различия в богатстве конкретных флор в пределах каждой из подзон того же порядка, что и между подзонами, что скорее свидетельствует о недостаточной выявленности флоры, чем о реальной тенденции снижения родового богатства на широтном градиенте (табл. 13; Прил.: табл. 4). В подзоне типичных тундр отсутствует 14 родов, которые были в южных тундрах, но появляется 11 новых. Это все роды с 1 видом. Таким образом, в результате частичного взаимозамещения родов их число на широтном градиенте не меняется.

Положение ведущих родов листостебельных мхов
(место по числу видов) на широтном градиенте Таймыра

Род	Южные тундры		Типичные тундры	Арктические тундры	Полярные пустыни
	АМ	К	Т	У	Ч
<i>Sphagnum</i>	1	1	1	1	
<i>Dicranum</i>	2-3	3	3	6-7	2-3
<i>Bryum</i>	8	8	8-10	8	2-3
<i>Drepanocladus</i>	2-3	2	2	3-5	1
<i>Hypnum</i>	4-5	5-6	4-5	3-5	4-7
<i>Pohlia</i>	7	4	8-10	2	4-7
<i>Calliergon</i>	6	7	6-7	9	8
<i>Polytrichum</i>	4-5	5-6	4-5	3-5	4-7
<i>Schistidium</i>			8-10	6-7	4-7

Степень изученности флоры листостебельных мхов пока не позволяет с полной уверенностью судить об их реальном распространении. Но о некоторых родах можно с уверенностью утверждать, что на Таймыре они действительно не встречаются севернее подзоны южных тундр (*Amblystegium*, *Climacium*, *Cnestrum*, *Helodium*, *Lyellia*, *Pleurozium*, *Ptilium*, *Rhytidiadelphus*, *Tayloria*), поскольку представлены бореальными видами. Ряд родов найден лишь в подзоне типичных тундр или севернее (*Andreaea*, *Blindia*, *Hygrohypnum*, *Schistidium*, *Seligeria*), так как они представлены арктическими видами.

Несмотря на значительные изменения в общем составе, 9 ведущих родов в пределах тундровой зоны одни и те же. Часть из них сохраняет богатство на одном уровне (*Bryum*, *Hypnum*, *Pohlia*, *Polytrichum*), у некоторых наблюдается умеренное уменьшение числа видов (*Calliergon*, *Dicranum*, *Drepanocladus*, *Sphagnum*), а у *Schistidium* – увеличение. Соотношение родов по числу видов колеблется, но без явного тренда. В полярных пустынях наряду с исчезновением почти 20 родов, еще встречающихся в подзоне арктических тундр, в том числе самого богатого рода *Sphagnum*, появляются 4 новых. Заметно снижается число видов в наиболее богатых родах: у *Dicranum* и *Drepanocladus* остается по 4–5 видов, у *Campyllum*, *Encalypta* и *Oncophorus* – по 3, у остальных – по 1–2.

Таким образом, в таксономическом аспекте флора листостебельных мхов в пределах тундровой зоны на уровне семейств представляет собой весьма устойчивое образование. На границе южных и типичных тундр наблюдается взаимозамещение родов, представленных единичными бореальными и арктическими видами, при сохранении общего видового богатства и соотношения наиболее богатых родов. Обеднение на всех иерархических уровнях происходит лишь в полярных пустынях.

В настоящее время для Таймыра, по литературным данным и коллекциям, известен 141 вид печеночных мхов (1 из них имеет 3 и 12 – по 2 разновидности), относящихся к 55 родам и 26 семействам. Шесть ведущих семейств – *Lophoziaceae*, *Scapaniaceae*, *Jungermanniaceae*, *Cephaloziaceae*, *Cephaloziellaceae* и *Gymnomitriaceae* – объединяют 104 вида (74.3 % флоры). Это те же семейства с наибольшим числом видов, что и в других арктических флорах (Константинова, 1978). Около половины видов всей флоры (46.8 %) относятся к 2 семействам – *Lophoziaceae* (44 вида, 31.2 %) и *Scapaniaceae* (22 вида, 15.6 %). Распределение видов в основных семействах приведено в табл. 14. Остальные семейства имеют: 4 – по 3–4 и 16 – по 1–2 вида. Шесть родов, включающих более 4 видов, объединяют 60 видов (42.6 % флоры), 32 из них принадлежит к двум родам: *Sca-*

Положение ведущих семейств (место по числу видов)
во флоре печеночных мхов Таймыра

Семейство	Число видов, абс. / %	Место во флоре
<i>Lophoziaceae</i>	44/30.5	1
<i>Scapaniaceae</i>	22/15.6	2
<i>Cephaloziaceae</i>	12/8.5	3
<i>Jungermanniaceae</i>	10/7.1	4
<i>Cephaloziellaceae</i>	9/6.4	5
<i>Gymnomitriaceae</i>	7/5.0	6

Таблица 15

Положение ведущих родов (место по числу видов)
во флоре печеночных мхов Таймыра

Род	Число видов, абс. / %	Место во флоре
<i>Scapania</i>	21/14.9	1
<i>Lophozia</i>	11/7.8	2
<i>Cephaloziella</i>	9/6.4	3
<i>Cephalozia</i>	7/5.0	4
<i>Leiocolea</i>	6/4.3	5-6
<i>Orthocaulis</i>	6/4.3	5-6

pania – 21 и *Lophozia* – 11 (табл. 15). В остальных родах виды распределены следующим образом: 3 рода – по 3 вида, 5 родов – по 2 и 32 рода – по 1.

В пределах тундровой зоны идет обеднение на уровне семейств и родов (Прил.: табл. 5 и 6). И хотя трудно давать оценки из-за отсутствия уверенности в исчерпывающей выявленности флоры печеночников, все же можно предположить, что обеднение связано именно с возрастающей экстремальностью климата. Но при этом соотношение ведущих семейств и родов относительно постоянно (табл. 16 и 17), а небольшие различия зависят скорее от степени изученности флоры.

По сравнению с тундровой зоной в полярных пустынях количество семейств уменьшается вдвое, в том числе отсутствуют семейства *Cephaloziaceae* и *Marchantiaceae*. Остальные крупные семейства остаются во флоре, но число видов в них заметно сокращается. Но 2 важнейших семейства, *Lophoziaceae* и *Scapaniaceae*, и в полярных пустынях сохраняют свое ведущее положение. Из наиболее богатых родов только *Scapania* содержит много (9) видов, в остальных (*Barbilophozia*, *Cephaloziella*, *Leiocolea*, *Lophozia*) остается по 1–3. Отсутствуют виды родов *Cephalozia* и *Jungermannia*.

По предварительным данным, флора напочвенных лишайников Таймыра насчитывает более 340 видов, относящихся к 85 родам и 32 семействам. Как было сказано выше, анализ лишайнофлоры Таймыра – дело будущего. В мою задачу входит оценка некоторых тенденций в их распределении на широтном градиенте. Она трудна не только из-за неполноты сведений, но также и из-за сложностей, связанных с постоянными изменениями во взглядах лишайниковедов на систематику лишайников – от уровня видов и подвидов до семейств. Это затрудняет использование опубликованных результатов анализа конкретных флор Таймыра, выполненного лишайниками (Пийн, Трасс, 1971; Пийн, Мартин, 1978; Пийн, 1979а, 1979б, 1982, 1984). В таблицах не приняты во внимание новейшие представления

Положение ведущих семейств печеночников (место по числу видов)
на широтном градиенте Таймыра

Семейство	Южные тундры		Типичные тундры			Арктические тундры			Полярные пустыни
	АМ	К	Т	С	Р	Д	У	МП	Ч
<i>Lophozia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Scapaniaceae</i>	2	2	2	2	4-5	2-4	2	2	2
<i>Cephalozia</i>	3	3	3	3-5	4-5	2-4	4-5	4-5	3-6
<i>Jungmanniaceae</i>	5-6	4	5	3-5	2	2-4	4-5	3	3-6
<i>Cephaloziellaceae</i>	4	5	4	3-5	3	5-6	3	6	3-6
<i>Gymnomitriaceae</i>	5-6	6	-	6	6	5-6	6	4-5	3-6

Таблица 17

Положение ведущих семейств печеночников (место по числу видов)
на широтном градиенте Таймыра

Род	Южные тундры		Типичные тундры			Арктические тундры			Полярные пустыни
	АМ	К	Т	С	Р	Д	У	МП	Ч
<i>Scapania</i>	2	1	1	2-3	1	3-5	1	1	1
<i>Lophozia</i>	1	2	3-6	1	2	1	2	2	3-4
<i>Cephaloziella</i>	5-6	6	3-6	4-5	3	3-5	3	4-6	5
<i>Cephalozia</i>	3-4	4-5	3-6	6	6	3-5	4	4-6	
<i>Leiocolea</i>	5-6	4-5	2	2-3	4-5	6	6	4-6	3-4
<i>Orthocaulis</i>	3-4	3	3-6	4-5	4-5	2	5	3	2

Таблица 18

Положение ведущих семейств (место во флоре по числу видов)
во флоре напочвенных лишайников Таймыра

Семейство	Число видов	Место во флоре
<i>Lecideaceae</i>	72	1
<i>Cladoniaceae</i>	44	2
<i>Parmeliaceae</i>	34	3
<i>Pertusariaceae</i>	27	4
<i>Peltigeraceae</i>	25	5
<i>Collemataceae</i>	19	6
<i>Verrucariaceae</i>	18	7
<i>Physciaceae</i>	15	8
<i>Theosistaceae</i>	14	9
<i>Baeomycetaceae</i>	11	10

о некоторых систематических группах: например, сем. *Lecideaceae* и р. *Lecidea* рассматриваются в старом объеме, а роды *Cladonia* и *Cladina* – отдельно; р. *Alectoria* включен в сем. *Parmeliaceae*.

Десять ведущих семейств объединяют почти 280 видов, что составляет более 80 % флоры напочвенных лишайников Таймыра (табл. 18). Самое богатое по числу видов сем. *Lecideaceae* (72 вида) в его старом понимании как сборной группы. Его представители, накипные лишайники, встречаются повсеместно, но из-за своих малых размеров не бросаются в глаза. Следующее сем. *Cladoniaceae*

Положение ведущих родов (место во флоре по числу видов)
во флоре напочвенных лишайников Таймыра

Род	Число видов	Место во флоре (по числу видов)
<i>Cladonia</i>	41	1
<i>Lecidea</i>	25	2
<i>Peltigera</i>	19	3
<i>Pertusaria</i>	16	4
<i>Cetraria</i>	11	6–10
<i>Caloplaca</i>	11	6–10
<i>Leptogium</i>	11	6–10
<i>Polyblastia</i>	11	6–10
<i>Toninia</i>	11	6–10

(44) – ведущее не только по видовому богатству, но и по участию в растительном покрове. Еще 3 семейства (*Parmeliaceae*, *Pertusariaceae* и *Peltigeraceae*) имеют более 20 видов. Все они заметны и в растительности. Девять наиболее богатых родов включают почти половину флоры напочвенных лишайников – 156 видов (табл. 19). Самый богатый род – *Cladonia* (41) наиболее обилен и в растительных сообществах. Еще 3 рода содержат соразмерное число видов – *Lecidea* s. l. (25), *Peltigera* s. l. (19) и *Pertusaria* (16). Пять родов имеют по 11 видов. Почти $\frac{3}{4}$ родов включают по 1 (38) или 2 (15) вида.

В пределах тундровой зоны число семейств и родов не меняется. Колебания в конкретных флорах возникают за счет разной изученности. В подзонах различий практически нет: 29–31 семейство и 72–73 рода. Лишь в полярных пустынях число семейств уменьшается до 26, а родов – сокращается до 50 (Прил.: табл. 7 и 8). Только в отношении семейств *Gyalectaceae* и *Lobariaceae* можно предположить, что их отсутствие на мысе Челюскин связано с экстремальностью макроклимата. Остальные представлены редкими видами, поэтому трудно быть уверенным в их ареале. Так же трудно оценить и причины отсутствия довольно большого числа родов в полярных пустынях по сравнению с тундровой зоной. Ограничимся констатацией данного факта.

Таким образом, незначительное уменьшение числа видов лишайников на широтном градиенте Таймыра происходит преимущественно из-за обеднения многовидовых семейств и родов, в связи с чем несколько изменяется соотношение числа видов в наиболее богатых таксонах (табл. 20 и 21). Но ведущие семейства и роды остаются неизменными на всем Таймыре. При продвижении к северу уменьшается число и много-, и одновидовых родов, а возрастает число маловидовых.

Общим для рассмотренных групп растений является наличие семейств, сохраняющих ведущее положение во флоре на всей территории Таймыра – как в зоне тундр, так и в полярных пустынях. В южной части широтного градиента в тундровой зоне обеднение происходит главным образом за счет выпадения одно- и маловидовых семейств. На севере зоны, и особенно в полярных пустынях, обеднение затрагивает и ведущие семейства, но в разной степени. Во флорах сосудистых растений и листостебельных мхов по 2 богатым видами семейства не преодолевают рубежа полярных пустынь. Этот рубеж, хотя и в разной степени, наиболее существен для всех групп на трех иерархических уровнях. В распределении видов и семейств в пределах тундровой зоны отмечен явный континуум без резких границ. Для группы родов сосудистых растений общая граница их северного распространения совпадает с горной грядой Бырранга. Наряду с обеднением флоры в северном направлении небольшое число видов и родов сосудистых, листостебельных мхов и напочвенных лишайников появляется в подзоне типичных тундр.

Положение ведущих семейств напочвенных лишайников
(место по числу видов) на широтном градиенте Таймыра

Семейство	Южные тундры		Типичные тундры			Арктические тундры		Полярные пустыни
	АМ	К	Т	Р	ТК	Д	МП	Ч
<i>Lecideaceae</i>	2	1	3	2	2-4	1	1	1
<i>Cladoniaceae</i>	1	2	1	1	1-2	2	4	4
<i>Parmeliaceae</i>	3	3	2	3	1-2	3	3	2
<i>Pertusariaceae</i>	4	4	5	5	3-4	4	2	3
<i>Peltigeraceae</i>	5	5	4	4	5	5	5	6
<i>Collemataceae</i>	6	9	7	6-7	7-9	7	7	7
<i>Verrucariaceae</i>	10	7-8	9	6-7	6	8	10	5
<i>Physciaceae</i>	7	6	6	8-9	7-9	6	6	8
<i>Theloschistaceae</i>	8	10	8	10	6	9	8	9
<i>Baeomycetaceae</i>	9	7-8	10	8-9	7-9	10	9	10

Таблица 21

Положение ведущих родов напочвенных лишайников
(место по числу видов) на широтном градиенте Таймыра

Род	Южные тундры		Типичные тундры			Арктические тундры		Полярные пустыни
	АМ	К	Т	Р	ТК	Д	МП	Ч
<i>Cladonia</i>	1	1	18	1	1	1	1	1-3
<i>Lecidea</i> s. l.	4-6	2	4-6	3-5	6	2-4	4	6
<i>Peltigera</i>	2	4	2	2	3-5	2-4	2-3	4
<i>Pertusaria</i>	3	3	3	6	2	2-4	2-3	4
<i>Cetraria</i>	4-6	5-6	4-6	3-5	3-5	3-6	5-6	1-3

Основное различие между рассмотренными группами в том, что обеднение сосудистых растений на трех иерархических уровнях их таксономии идет начиная от южной границы тундр, а состав споровых растений довольно устойчив в пределах тундровой зоны. Значительное обеднение последних происходит лишь в полярных пустынях. Это – свидетельство большей толерантности споровых по сравнению с сосудистыми к возрастающей экстремальности климата.

СОСТАВ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ

При анализе флоры в стороне оставался вопрос о количественном участии таксонов разного уровня в растительном покрове. А именно этот аспект в конечном итоге представляет наибольший интерес при анализе широтных изменений растительности.

Из 10 ведущих семейств сосудистых растений заметную роль (доминанты или высокоактивные виды) в растительном покрове Таймыра, хотя бы в одном зональном подразделении, играют представители сем. *Poaceae* (*Alopecurus alpinus*, *Arctophila fulva*, *Calamagrostis holmii*, *Deschampsia borealis*, *Dupontia fisheri*, *Puccinellia phryganodes*), *Cyperaceae* (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, *E. scheuchzeri*), *Rosaceae* (*Dryas punctata*), *Caryophyllaceae* (*Cerastium regelii*, *Stellaria edwardsii*), *Fabaceae* (*Astragalus subpolaris*, *A. umbellatus*), *Saxifragaceae* (*Saxifraga cernua*, *S. oppositifolia*). В число

доминантов входят еще представители двух многовидовых семейств: *Salicaceae* (*Salix lanata*, *S. polaris*, *S. reptans*) и *Ericaceae* (*Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*), а также все 3 вида важнейшего в растительности южных тундр сем. *Betulaceae* (*Alnaster fruticosa*, *Betula nana*, *B. exilis*).

Как было показано выше, изменения во флоре при переходе из южных в типичные тундры не затрагивают эти семейства. Ни один из перечисленных видов не исчезает из флоры. Но различия в растительности этих подзон очевидны. И связаны они с изменением обилия и распределения в ландшафте немногих видов всего из 3 семейств, а именно *Betulaceae*, *Ericaceae* и *Salicaceae*. Большинство либо исчезает с зональной арены, произрастая в интразональных условиях, либо их обилие в зональных сообществах резко снижается, что ведет к уменьшению числа синтаксонов ранга ассоциаций и субассоциаций. Но вот исчезновение *Alnaster fruticosa* существенно меняет облик ландшафта в целом и числа синтаксонов ранга выше ассоциации. В подзоне типичных тундр ряд семейств выпадает из-за наличия в них редких и малочисленных видов, и это ничего не меняет в структуре и составе основных сообществ. Но постепенное снижение обилия и исчезновение из флоры некоторых видов трех названных выше семейств отражается в растительном покрове. Это в первую очередь касается *Betula nana*, *B. exilis*, *Cassiope tetragona*, *Ledum decumbens*, *Salix lanata*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* и *V. vitis-idaea* ssp. *minus*. Между севером типичных тундр и подзоной арктических почти нет различий в составе семейств, но обилие многих видов резко меняется, что приводит к заметным изменениям растительности.

Три вида листостебельных мхов – важнейших доминантов в зональных сообществах – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum* и *Tomenthypnum nitens* относятся к маловидовым семействам. Но некоторые содоминанты и относительно обильные виды входят в состав таких богатых семейств, как *Dicranaceae* (*Dicranum congestum*, *D. elongatum*, *D. spadiceum*) и *Polytrichaceae* (*Polytrichum juniperinum*, *P. strictum*). Значительная группа доминантов интразональных сообществ принадлежит к ведущим семействам: *Amblystegiaceae* (*Calliargon giganteum*, *C. sarmentosum*, *Campylium stellatum*, *C. zemliae*, *Drepanocladus revolvens*, *D. uncinatus*), *Dicranaceae* (*Dicranum angustum*), *Mniaceae* (*Cinclidium arcticum*, *C. latifolium*). Виды самого богатого семейства – *Sphagnaceae* относительно обильны лишь в болотах подзоны южных тундр.

Устойчивость состава листостебельных мхов в пределах тундровой зоны коррелирует со стабильностью их позиций в растительном покрове, а заметное обеднение в полярных пустынях – со сменой почти всех доминантов во всех местобитаниях. В полярных пустынях обилие *Aulacomnium turgidum* и *Drepanocladus uncinatus* такое же, как и в тундрах, но важнейший доминант в тундровой зоне *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* уступает свои позиции. Менее обильным там становится и *Tomenthypnum nitens*. Только как очень редкие примеси попадают виды р. *Dicranum*. Напротив, в зональных сообществах резко увеличивается обилие *Bryum tortifolium*, *Dicranoweisia crispula*, *Ditrichum flexicaule* и *Orthothecium chryseum*.

Очень небольшое число печеночных мхов играют заметную роль в сложении растительного покрова в Арктике. Важнейший из них *Ptilidium ciliare* – единственный представитель семейства *Ptilidiaceae*. Он сохраняет свои позиции на протяжении всей тундровой зоны и становится редким лишь в полярных пустынях. Высокую встречаемость имеют несколько видов как из ведущих семейств: *Lophoziaceae* (*Barbilophozia barbata*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Mesoptichia sahlbergii*, *Tritomaria quinquedentata*, *Sphenobolus minutus*), *Gymnomitriaceae* (*Gymnomitrium corallioides*), *Cephaloziellaceae* (*Cephaloziella arctica*), так и из маловидовых: *Antheliaceae* (*Anthelia juratzkana*), *Geocalyceae* (*Chiloscyphus fragilis*), *Plagio-*

chilaceae (*Plagiochila porelloides*), *Pseudolepicolaceae* (*Blepharostoma trichophyllum*). Как общую тенденцию можно отметить, что в пределах тундровой зоны обилие почти всех печеночников выше на юге. В полярных пустынях оно резко снижается даже в сравнении с самыми северными частями арктических тундр.

Представители ведущих по числу видов семейств и родов лишайников имеют и наибольшие обилие и встречаемость в различных биотопах, за исключением самых сырых. Таковы сем. *Cladoniaceae* (*Cladina arbuscula* ssp. *beringiana*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *C. gracilis*, *C. macroceras*, *C. pleurota*, *C. pyxidata*, *C. uncialis*), *Parmeliaceae* (*Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Bryoria nitidula*, *Cetraria cucullata*, *C. delisei*, *C. islandica* s. l., *C. nivalis*, *Dactylina arctica*, *Parmelia omphalodes*), *Pertusariaceae* (*Ochrolechia frigida*, *O. upsaliensis*, *Pertusaria bryontha*, *P. dactylina*, *P. panyrga*, *P. octomela*), *Peltigeraceae* (*Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *P. polydactyla*, *P. rufescens*, *P. spuria*, *Solorina bispora*, *S. saccata*), *Physciaceae* (*Physconia muscigena*, *Rinodina roscida*, *R. turfacea*), а также сборное сем. *Lecideaceae* (*Bacidia sphaeroides*, *Lecidea epiphaea*, *L. ramulosa*, *Lopadium pezizoideum*, *Toninia lobulata*). Но часты также и представители таких маловидовых семейств, как *Sphaerophoraceae* (*Sphaerophorus globosus*), *Lecanoraceae* (*Lecanora epibryon*), *Siphulaceae* (*Thamnolia vermicularis* s. l.), *Stereocaulonaceae* (*Stereocaulon alpinum*, *S. rivulorum*), *Hypogymniaceae* (*Hypogymnia subobscura*), *Hymeneliaceae* (*Pachyospora verrucosa*), *Pannariaceae* (*Pannaria pezizoides*, *Psoroma hypnorum*), *Nephromataceae* (*Nephroma arcticum*), *Lobariaceae* (*Lobaria linuta*, *Sticta arctica*). Хотя в тундровой зоне состав лишайников довольно стабилен, обилие некоторых видов уменьшается к северу. Это особенно заметно на кустистых видах родов *Alectoria*, *Cladonia* и *Cladina*, а также на листоватых формах р. *Peltigera*. В то же время есть виды, обилие которых явно возрастает, например *Ochrolechia frigida*, *Pachyospora verrucosa*, *Parmelia omphalodes* и *Rinodina turfacea*. В полярных пустынях все ведущие семейства и роды остаются во флоре и сохраняют свое ведущее положение. Но их позиции в растительности меняются коренным образом. Очень редкими становятся виды семейств *Cladoniaceae* и *Peltigeraceae*, а обилие видов сем. *Parmeliaceae*, особенно нескольких видов из р. *Cetraria* (*C. cucullata*, *C. delisei*, *C. islandica* var. *polaris*), резко увеличивается. Очень большое обилие имеет *Thamnolia subuliformis* (сем. *Siphulaceae*). Заметно чаще, чем на юге, встречаются *Dactylina madreporiformis* и *D. ramulosa*. Обилие *Stereocaulon alpinum* уменьшается, а у *S. rivulorum* оно увеличивается. Отсутствие же большого числа родов по сравнению с тундровой зоной в покрове незаметно.

Самый общий вывод из сделанного обзора таков: изменения в растительности на широтном градиенте Таймыра связаны не столько с таксономическими различиями, сколько с распределением видов в ландшафте, о чем речь будет идти в следующей главе.

Несмотря на изменение многих параметров состава флоры по направлению с юга на север в пределах тундровой зоны и в полярных пустынях, особенно числа видов, флора тем не менее представляет собой весьма устойчивое образование, которое сохраняет свои существенные характеристики. При значительном сокращении числа таксонов надвидового уровня ведущие роды и семейства одни и те же на протяжении широтного профиля, меняется лишь их положение относительно друг друга. Это поддерживает представление о флоре как о некоей единой системе.

Глава 2. ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Биотопические и поведенческие механизмы, позволяющие ослабить действие неблагоприятных факторов и «выбрать» подходящее сочетание условий для обитания, – один из путей освоения организмами различных ландшафтно-зональных условий (Чернов, 1975). Обеднение флоры при продвижении к северу от южной границы тундры обусловлено различной способностью видов адаптироваться к возрастающему климатическому пессимуму. Именно это приводит к широтной дифференциации как в составе флоры и фауны, так и в ландшафтном распределении видов растений и животных Арктики. На Таймыре, где все зональные категории представлены наиболее полно, это проявляется особенно четко.

Прежде чем перейти к анализу распределения видов в ландшафте на зональном профиле, необходимо вспомнить о таких важных в учении о географической зональности понятиях, как зональность и интразональность. Этому аспекту в русской ботанической географии традиционно придавалось большое значение. Но интерес к данным категориям, да и вообще к проблеме зональности, как к решенной и ставшей классической, несколько снизился. И как это нередко бывает, отношение к классическим проблемам становится слишком «академическим», т. е. явление, несомненно, есть, но в практике науки оно остается невостребованным. В наших рассуждениях при анализе распределения видов этот аспект имеет большое значение.

Собственно «зональное» лицо местности выражают плакорные группировки растительности, соответствующие более или менее горизонтальным или слабо наклоненным водораздельным участкам, на которых гидротермический режим адекватен макроклиматическим условиям данной зоны: увлажнение и прогрев соответствуют количеству тепла и осадков, приходящихся на горизонтальную поверхность (Алехин, 1951; Чернов, 1975).

Развитие представлений о плакоре исходно связано с работами Г. Н. Высоцкого (1909). Были попытки развить или уточнить понятие плакора и соответственно – зонального сообщества. Так, Е. М. Лавренко (1950) предлагал считать плакорными лишь водораздельные глинистые и суглинистые участки (исключая из этой категории пески). В. Д. Александрова (1971а), отмечая своеобразие и трудности определения зональной растительности тундровой зоны, к категории плакорных местообитаний относит лишь глинистые и суглинистые, чуть наклонные участки со средним накоплением снега на пологих увалах. Не углубляясь в дискуссию, отмечу, что в моей работе принято последнее понимание плакора. Плакорные участки, где развиты собственно зональные тундровые сообщества, далеко не в любом районе занимают наибольшие площади. Это зависит от геоморфологии местности. Но как раз на преобладающей части территории Таймыра, в том числе и в районах наших исследований, плакорный тип местности (Исаченко, 1971; Мильков, 1977) выражен четко (рис. 9).



Рис. 9. Ландшафты в подзонах (А) типичных (Тарей) и (Б) арктических (Убойная) тундр.

Зонально-климатическое влияние на ландшафтную оболочку, суть которого в том, что солнечные лучи падают на поверхность Земли под неодинаковым углом, корректируется аazonальными силами (движения земной коры, трансгрессии моря, горообразование и т. д., а также более мелкие нарушения в мезо- и микрорельефе). Растительные группировки, приуроченные к депрессиям и повышениям рельефа, к склонам разной экспозиции, и отличающиеся от типично зональных плакорных группировок, называют интразональными. Известно деление их на 3 основные категории: собственно интразональные, т. е. имеющие ограниченное распространение в пределах одной или соседних зон, но ни в одной из них не образующие зональные сообщества; экстразональные – участки зональных типов сообществ, находящиеся за пределами своего распространения на плакоре, и аazonальные сообщества, не приуроченные к какой-либо определенной зоне, но распространенные во многих (Алехин, 1951).

Нередко в ботанических работах обнаруживается представление об интразональности как только об аazonальности, т. е. независимости от зонального положения. В данной работе при употреблении термина «интразональность» всегда имеется в виду отличие от собственно зональной растительности, как это было определено выше, а не независимость от зонального положения вообще.

Необходимо сказать о том, что все эти понятия нужно употреблять, имея в виду разный масштаб явлений, различные уровни рассмотрения. Например, болота в целом как крупный тип растительных сообществ можно рассматривать как



Рис. 10. Зональная дриадово-осоково-моховая тундра (А – общий задний план и Б – крупный план) и интразональное злаково-разнотравное сообщество на южном берегу реки (А – передний план). Таймыр, р. Рагозинка.

явление аazonальное, но определенные типы болот, например полигональные арктические, – это явление интразональное. Луга, как крупная единица классификации растительности, также явление аazonальное, но более мелкие единицы, например ассоциации, несомненно, интразональны. А вот кустарничковые дриадовые сообщества на щебнистых выходах в тундровой зоне – это интразональное явление, свойственное только ей. Заслуживает внимания предложение Чернова (1975) выделять интрастенозональные и интраполисональные категории (последние и есть аazonальные группировки Алехина). Тогда кустарничковые дриадовые сообщества интрастенозональны.

В интразональных частях ландшафта происходит сглаживание климатических факторов. Так, южные склоны в тундре получают, по крайней мере, в 1.5

раза больше прямой солнечной радиации, чем водораздельные тундровые участки (Романова, 1969, 1971). Они постоянно теплее и суше, а уровень мерзлоты на них в конце лета почти вдвое ниже, чем в зональных тундрах (Матвеева, 1971). [В Колымском нагорье южные склоны с лугостепями в 2–3 раза теплее северных склонов с лиственничными редианами (Берман, Алфимов, 1992) Такие различия теплообеспеченности тождественны интервалу от тундр до степей.] Северные склоны и депрессии рельефа, напротив, холоднее зональных местобитаний. Различия такого рода имеют огромное значение в распределении растений, что, собственно, и приводит к формированию в одной местности различных сообществ (рис. 10). Наличие интразональных условий – это расширение экологических ниш и повышение разнообразия условий, что играет большую роль в общем разнообразии биоты в целом и флоры в частности. Связь с интразональными элементами ландшафта – мощный фактор преодоления зонально-климатических барьеров: чем больше у вида выражена способность использовать интразональные местообитания, тем меньше он зависит от зональных границ (Чернов, 1975).

ОТНОШЕНИЕ ВИДОВ К ЗОНАЛЬНЫМ И ИНТРАЗОНАЛЬНЫМ ЭЛЕМЕНТАМ ЛАНДШАФТА

На широтном градиенте Таймыра роль вида в растительном покрове не остается неизменной. Обычно выпадению вида из состава флоры предшествует уменьшение его обилия в свойственном ему биотопе, а затем происходит смена биотопа. Это хорошо видно на примере бореальных и гипоарктических видов (*Betula nana*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Ledum decumbens*, *Salix lanata*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*), которые в южных тундрах растут на плакорах, а в типичных почти все «уходят» в интразональные сообщества, в основном в сырые биотопы, где их обилие постепенно уменьшается, иногда до полного исчезновения. Это относится и к распределению в подзоне арктических тундр ряда арктических видов (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Salix reptans* и др.), имеющих оптимум на плакорах южных и типичных тундр (Матвеева, 1979б; Чернов, Матвеева, 1979; Матвеева, Заноха, 1986а).

Когда происходит такая смена биотопа (зонального на интразональный), то, строго говоря, при этом имеет место не изменение, а сохранение условий, соответствующих требованиям вида. Меняя местообитание, вид избегает резких перепадов климатических условий, более свойственных плакорам [правило зональной смены стадий (Бей-Биенко, 1966) или закон выравнивания среды (Чернов, 1975)]. Распространение таких видов в Арктике не связано с южными склонами, т. е. их поведение не укладывается в известное правило предварения В. В. Алехина (1951).

Если уже в южных тундрах виды, например *Arctous alpina*, *Carex rotundata*, *Chamaerion angustifolium*, *Empetrum subholarcticum*, *Rubus chamaemorus*, обитают в интразональных условиях, то к северу уменьшается их обилие и снижаются генеративность и жизненность.

Выше описано поведение видов на фоне нарастания пессимума климата: сначала уменьшение обилия и смена биотопа, а затем исчезновение из флоры. Это один из возможных путей адаптации. В зависимости от адаптационного потенциала изменение позиции происходит на разных рубежах: у бореальных и гипоарктических видов – при переходе к подзоне типичных тундр, у ряда арктических – в арктических тундрах и полярных пустынях.

Более интересен другой феномен: при общем ухудшении климата в северном направлении у ряда видов возрастает роль в растительном покрове, улучшается

жизненность, повышается генеративность и расширяется экологическая амплитуда. При этом многие из них меняют интразональные биотопы на зональные. Самый яркий пример таких изменений – *Salix polaris*, вид, обитающий на юге зоны на снежниках, в типичных тундрах встречающийся в небольшом количестве в зональных сообществах, а в арктических – растущий повсеместно и почти всюду обильный. В подзоне арктических тундр многие виды, южнее растущие преимущественно в интразональных сообществах, появляются и становятся обильными на плакорах. Таковы травы *Alopecurus alpinus*, *Eritrichium villosum*, *Luzula confusa*, *Minuartia macrocarpa*, *Pedicularis sudetica* s. l., *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga hirculus*, *S. cernua* и мох *Drepanocladus uncinatus*.

Некоторые виды нивальных и гигрофильных условий в тундровой зоне становятся постоянными компонентами зональных сообществ в полярных пустынях (травы *Cerastium regelii*, *Phippsia algida*, *Saxifraga hyperborea*, *S. foliolosa* и *Stellaria edwardsii*; лишайники *Cetraria delisei* и *Stereocaulon rivulorum*; мох *Orthothecium chryseum*). В полярных пустынях заметно возрастает обилие некоторых мхов (*Ditrichum flexicaule*, *Racomitrium lanuginosum*) и лишайников (*Cetraria cucullata*, *C. islandica* s. l.), которые были постоянны, но не обильны в зональных сообществах и в тундровой зоне, а здесь становятся настоящими доминантами.

Имеются, таким образом, 2 крупные группы видов: для одних повышение суровости климатических условий – препятствие их распространению на север, для других – положительный фактор, в результате чего они достигают оптимума своего биологического и фитоценотического развития в высокоарктических районах.

В основе такого разного поведения лежат разные адаптивные свойства организмов, которые в большинстве случаев пока не имеют хорошо аргументированных объяснений. В самом общем плане можно заключить, что первая группа видов не имеет специальных адаптаций к экстремальному климату Заполярья. Для них единственный путь сопротивления возрастающей экстремальности – уход в более благоприятные условия. Вторая группа, по всей видимости, обладает такими адаптивными свойствами. К одной из форм адаптаций можно отнести, например, способность образовывать плотные подушки (рис. 11). В арктических тундрах такую форму роста приобретают некоторые камнеломки (*Saxifraga cespitosa*, *S. cernua*, *S. hirculus*, *S. oppositifolia*, *S. serpyllifolia*), а также крупки (*Draba oblongata*, *D. subcapitata*) и другие виды (*Cerastium bialynickii*, *C. regelii*, *Eritrichium villosum*, *Minuartia macrocarpa*, *Myosotis asiatica*, *Papaver polare*, *Stellaria edwardsii*). У мхов и лишайников тенденция к образованию подушечных форм проявляется в полярных пустынях. На мысе Челюскин большие подушки ($d = 10\text{--}20$ см, $h = 5\text{--}10$ см) образуют мхи *Bryum tortifolium*, *Dicranoweisia crispula*, *Ditrichum flexicaule*, *Orthothecium chryseum*, *Racomitrium lanuginosum* и лишайники *Cetraria delisei*, *C. islandica* s. l., *Dactylina ramulosa*, *Parmelia omphalodes* и *Stereocaulon rivulorum*. Изменения формы роста коррелируют с выходом видов на плакор.

У многих из перечисленных видов сосудистых растений в несколько раз увеличивается число генеративных побегов на особь (рис. 12), что ведет не только к повышению репродуктивной способности, но и к увеличению биомассы. Их более широкому распространению на севере способствует и освобождение экологических ниш из-за резкого уменьшения обилия или выпадения многих видов из флоры. Виды, растущие в нивальных биотопах в южных районах, адаптированы к укороченному вегетационному периоду, поэтому они столь хорошо чувствуют себя в высокоарктических условиях на плакорах. Виды, приуроченные к слабозадерненному грунту, расширяют экологический диапазон на севере тундровой зоны благодаря увеличению площади этого типа.

Одинаковое богатство конкретных флор в подзонах южных и южной части типичных тундр можно объяснить еще относительно высокой экологической ем-

А



Б



В

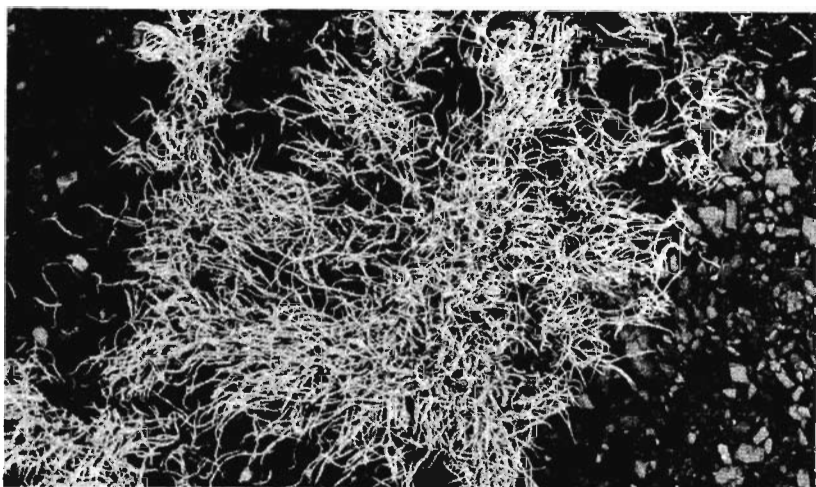
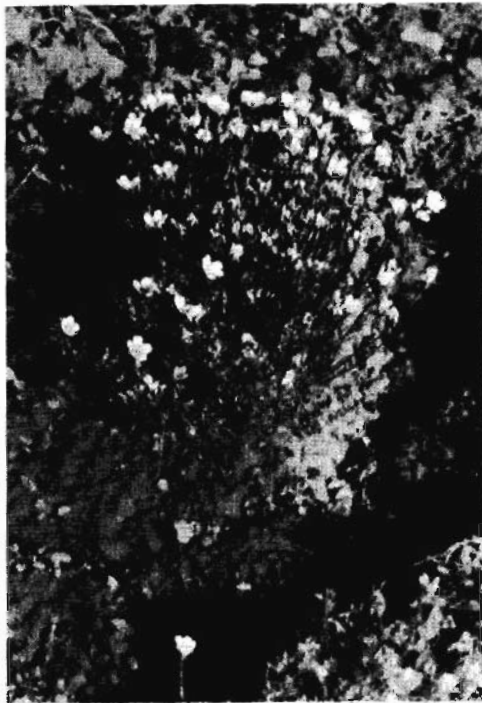


Рис. 11. Формирование подушечных форм в полярных пустынях.

А - *Draba oblongata*. Б - *Ditrichum flexicaule*. В - *Thamnia subuliformis*. Таймыр, мыс. Челюскин.

А



Б



В

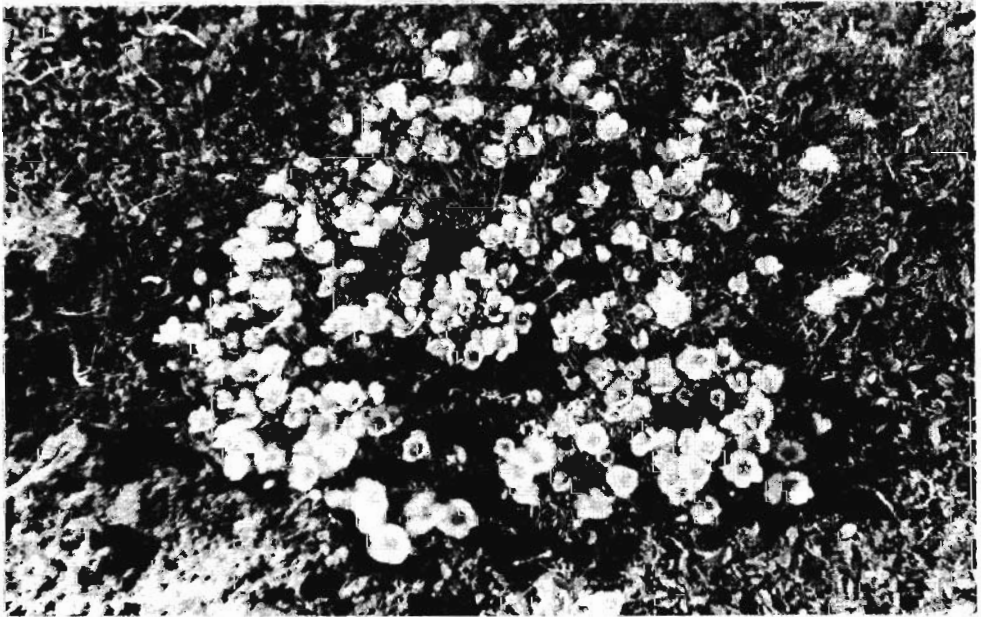


Рис. 12. Формирование особей с большим числом генеративных побегов у растений в арктических тундрах.

А - *Saxifraga cespitosa*, Б - *S. hirculus* В - *Minuartia macrocarpa*.

костью интразональных условий в типичных тундрах. Поэтому гипоарктические и бореальные виды (например, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Ledum decumbens*, *Salix lanata*, *S. pulchra*) с плакоров «перемещаются» в интразональные биотопы. Иными словами, климатическая ситуация такова, что виды «находят» убежище, меняя местообитание, но оставаясь во флоре. В типичных тундрах на плакорах появляется большая группа видов (*Cerastium bialynickii*, *Eutrema edwardsii*, *Salix polaris*, *Saxifraga cespitosa* и др.), часть которых была и южнее, но только в интразональных сообществах. Вся флора реагирует на умеренное возрастание экстремальности климата слабее, чем можно было бы ожидать, за счет буферности интразональных условий. Но эти перемещения видов заметно изменяют состав зональных сообществ.

В подзоне арктических тундр из-за повышения общей экстремальности условия среды выравниваются и контрастность между зональными и интразональными биотопами уменьшается. Последние уже не могут служить убежищем для южных видов, и они исчезают из флоры. Общее разнообразие условий становится меньшим, и это вместе с обеднением флоры приводит к ослаблению биотопических привязанностей видов. На фоне общего снижения видового разнообразия экологические ниши многих видов расширяются и одни и те же виды заселяют большой спектр биотопов. Это – своего рода компенсационный эффект: недостаток разнообразия компенсируется численностью и широтой биотопического распределения (Чернов, 1985). Все это приводит к тому, что состав цветковых растений даже таких контрастных сообществ, как луга и зональные тундры, становится очень похожим (Заноха, 1989, 1993). Анализируя распределение видов в ландшафте в подзоне арктических тундр на северо-востоке Таймыра, мы назвали это явление принципом «перетасовки» видов (Матвеева, Чернов, 1976): видов не хватает для формирования разнообразных по составу сообществ. Так снижение гамма-разнообразия ведет к снижению разнообразия сообществ, или бета-разнообразия.

Тенденция к выравниванию среды и стиранию различий между зональными и интразональными сообществами наиболее отчетливо проявляется в полярных пустынях, где интразональных сообществ, достаточно отличных от зональных по составу видов, по сути дела, нет. Отсутствуют луга, нет специфической растительности в долинах и на склонах (Матвеева, Чернов, 1977; Матвеева, 1979а). Немногие виды, способные выживать в пессимальных условиях макроклимата полярных пустынь, растут повсеместно. Исчезает такое понятие, как более или менее благоприятные условия, поскольку недостаток тепла становится общим довлеющим негативным фактором. Только различия в увлажнении регулируют обилие и лишь отчасти – состав некоторых гигрофильных мхов, что приводит к формированию специфических болотных группировок.

АКТИВНОСТЬ И ЗОНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ

Резкие климатические различия на широтном градиенте приводят не только к общему обеднению флоры, но и к перераспределению видов в ландшафте, изменению их обилия и экологической амплитуды, или в интегрированном виде – активности.

Активность – это показатель, предложенный Б. А. Юрцевым (1968), который включает обилие, константность и экологическую амплитуду вида. Ступени активности – это мера преуспевания вида в ландшафте, которая зависит не только от его биологических особенностей, но и от возможностей их проявления. Юрцев (1968) предложил различать 5 основных ступеней (градаций) активности: 1 – особоактивный вид, 2 – высокоактивный, 3 – среднеактивный, 4 – малоактивный, 5 – неактивный. Поскольку в понятие активности введены характеристики количественного участия вида, оно, по своей сути, имеет синэкологическое содержа-

ние, отнесенное к обилию (количеству) вида, но не в пределах сообщества, а в ландшафте. Отсюда активность – это не что иное, как один из интегрированных параметров, который можно использовать для оценки гамма-разнообразия, а распределение видов по грациям активности – формализованное отражение выравнивания распределения вида в ландшафте.

Получение оценок количества вида даже в пределах сообщества, будь то обилие, проективное покрытие, а тем более масса, требует очень много времени. При больших массивах данных, особенно для ландшафта в целом, оно практически невозможно. Поэтому активность вида – это экспертная оценка, получаемая на основании всей совокупности данных об экологической амплитуде вида, его обилии и встречаемости в разных биотопах.

За многие годы работы на Таймыре были получены ряды оценок активности видов сосудистых растений в 11 пунктах на широтном профиле от южных тундр до полярных пустынь (Прил.: табл. 9). Активность оценивали в каждом пункте в конце каждого полевого сезона (за исключением пос. Тарей, для которого это было сделано по аннотированному списку флоры (Тихомиров, Полозова, 1971) и собственным геоботаническим описаниям). Для оценки активности использовали списки топографических (Бекетов, 1896), или парциальных (Юрцев, 1982; Заноха, 1987), флор, а также геоботанические описания и аннотированные списки конкретных флор.

На разных отрезках широтного градиента кривые распределения видов по грациям активности оказались различными (рис. 13). На юге зоны самое большое

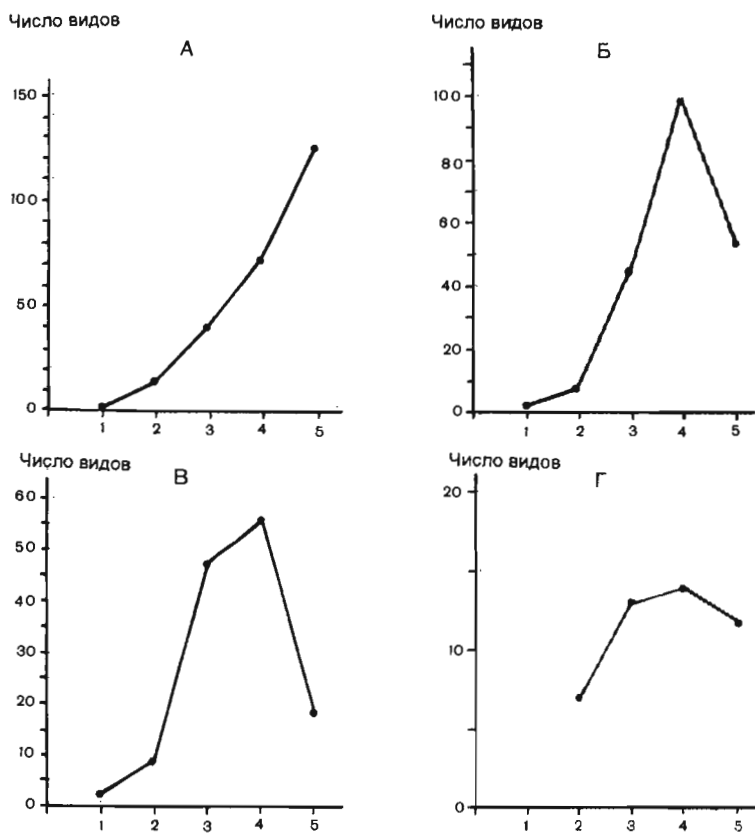


Рис. 13. Распределение видов (по оси ординат) по грациям активности (по оси абсцисс) в конкретных флорах сосудистых растений на зональном профиле Таймыра.

А – южные тундры, пос. Кресты; Б – типичные тундры, р. Рагозинка; В – арктические тундры, р. Убойная; Г – полярные пустыни, мыс Челюскин

Число видов

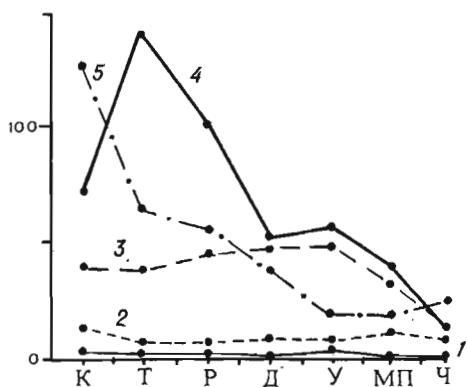


Рис. 14. Изменения числа видов разных градаций активности на широтном профиле.

Цифры на графиках — градации активности, буквы на оси абсцисс — пункты исследований.

Интересно, что в различных районах одной подзоны при разном числе видов кривые активности поразительно похожи между собой, а кривые для разных подзон различаются (рис. 15). В подзоне типичных тундр они одновершинны; по числу видов преобладают малоактивные виды при почти равном числе неактивных и среднеактивных. В подзоне арктических тундр кривые имеют почти колоколообразную форму из-за близких величин числа средне- и малоактивных. Поскольку форма кривых, отражающих распределение видов по градациям активности, вполне специфична для каждого подзонального подразделения, их можно использовать в качестве критериев разграничения подзон.

Интересно, что в различных районах одной подзоны при разном числе видов кривые активности поразительно похожи между собой, а кривые для разных подзон различаются (рис. 15). В подзоне типичных тундр они одновершинны; по числу видов преобладают малоактивные виды при почти равном числе неактивных и среднеактивных. В подзоне арктических тундр кривые имеют почти колоколообразную форму из-за близких величин числа средне- и малоактивных. Поскольку форма кривых, отражающих распределение видов по градациям активности, вполне специфична для каждого подзонального подразделения, их можно использовать в качестве критериев разграничения подзон.

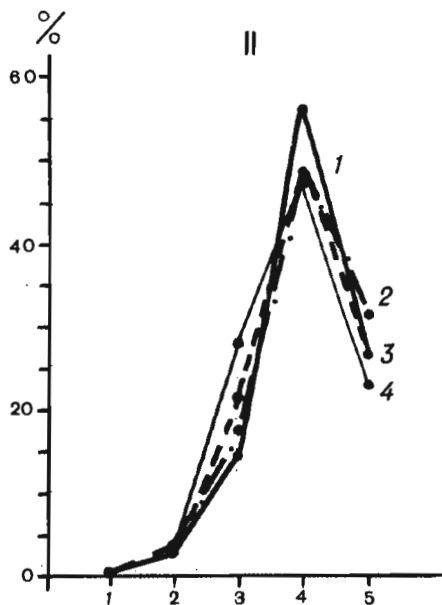
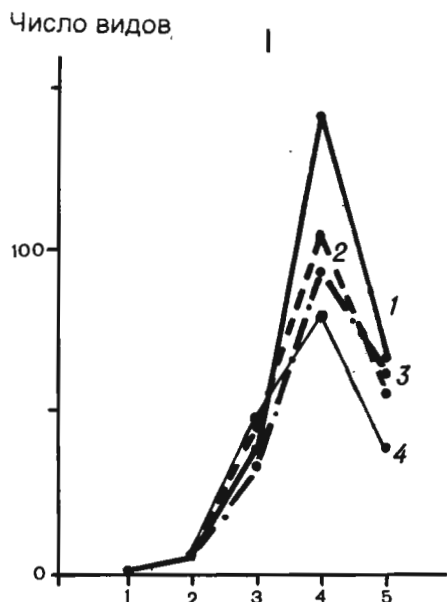
ХАРАКТЕРИСТИКА И ПРИМЕРЫ ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНЫХ ГРУПП

Активность видов меняется на широтно-климатическом градиенте. Но единой тенденции в изменении их поведения нет. У части видов в северном направлении снижается обилие, и они перестают плодоносить. У других сужается их экологическая амплитуда. Большое число видов исчезает с плакоров, оставаясь лишь в интразональных сообществах. У многих активность не меняется в тундровой зоне, но снижается в полярных пустынях. Но есть и такие виды, у которых «всплеск» активности наблюдается на севере, в подзоне арктических тундр, а у некоторых — даже в зоне полярных пустынь. То, что активность видов не остается постоянной на всем широтном градиенте, было использовано для их отнесения к широтно-ландшафтным группам, а анализ поведения этих видов в ландшафте на широтном профиле, особенно на плакорях, и изменение их активности — для диагностики подзональных подразделений и зонального деления территории.

число видов — в группе неактивных и меньше — в градациях более активных видов. В середине зоны и у ее северной границы доля наиболее редких (неактивных) видов снижается как абсолютно, так и относительно, а доля среднеактивных видов (т. е. равномерно распределенных в ландшафте) все более увеличивается. В полярных пустынях выравненность в распределении достигает своего максимума. Происходит не равномерное уменьшение числа видов во всех градациях активности, а меняется спектр активности при явной тенденции к нарастанию выравненности распределения видов в ландшафте (рис. 14).

В пределах тундровой зоны наиболее сильно уменьшается число неактивных и малоактивных видов, а число видов в трех градациях наиболее активных видов остается примерно на одном уровне. Этот факт требует дальнейшего осмысления, но в самом общем виде можно высказать предположение, что это связано с экологической емкостью среды, или с гиперобъемом экологических ниш (см.: Giller, 1984). Состав всех градаций активности меняется: виды малоактивные на юге становятся высокоактивными на севере, и наоборот, а часть редких видов при продвижении к северу исчезает из флоры, снижая тем самым число неактивных видов.

А



Б

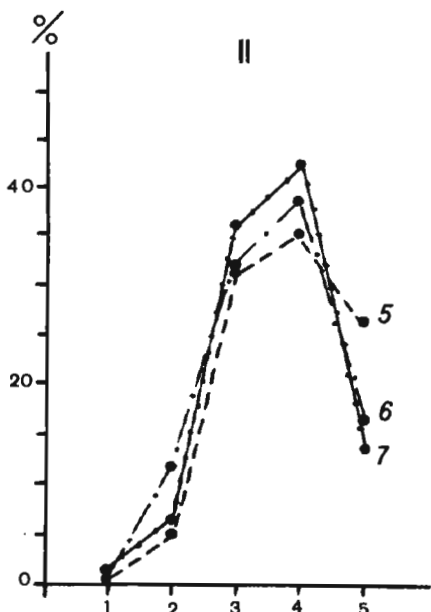
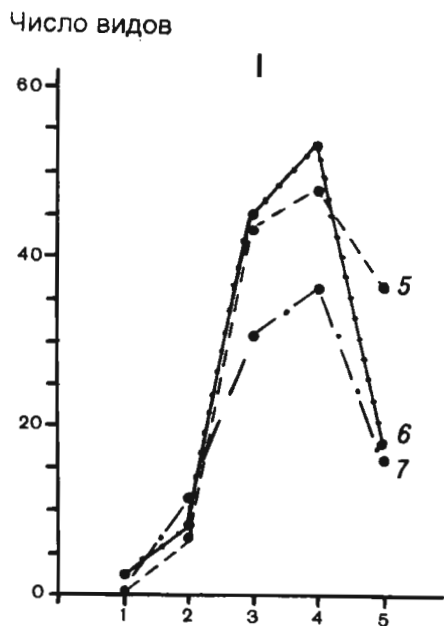


Рис. 15. Распределение видов по градам активности в конкретных флорах сосудистых растений в подзонах типичных (А) и арктических (Б) тундр.

На оси ординат - число видов (I - абсолютное, II - % от конкретной флоры в каждом пункте), на оси абсцисс - градации активности. 1 - пос. Тарая, 2 - р. Сырадасая, 3 - р. Рагозинка, 4 - р. Ефремова, 5 - пос. Диксон, 6 - р. Убойная, 7 - бухта М. Прончищевой.

Вопрос о широтных элементах в составе северных флор рассматривался неоднократно (Толмачев, 1932, 1935, 1962; Porsild, 1957; Юрцев, 1966, 1968; Ребристая, 1977, и др.). Предлагавшиеся схемы 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. категории, 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 в южных тундрах, независимо от общего ареала. Большая часть арктоальпийских видов действительно встречается только в Арктике и альпийском поясе южных высокогорий, но в эту категорию включают 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. Юрцев (1977) в дополнение к разделению на арктические и арктоальпийские ввел понятие «метаарктические виды», которые отличаются от последних тем, что, кроме Арктики, встречаются в горах, непосредственно прилегающих к границе тундровой зоны (т. е. не имеющих дизъюнкции в ареале, которая есть у настоящих арктоальпийских видов). Введение этой категории полезно, но надо иметь в виду, что в тех районах, где тундровая зона граничит с горными системами, большинство арктических видов заходит в пределы лесной полосы, причем не только по гольцовому поясу (Флора Путораны, 1976).

Использование широтных, высотных, флористических, синэкологических и генетических категорий в одной системе затрудняет ее применение для оценки зонального положения территории.

Ю. И. Чернов (1978) предложил схему ландшафтно-зональных элементов арктической биоты, в основу которой положены различия в широтно-ландшафтном распределении видов. Эта схема была предложена для животных, затем успешно применялась к сосудистым растениям (Чернов, Матвеева, 1979; Матвеева, Занюха, 1986а) и мхам (Каннукене, Матвеева, 1986). В ней в отличие от широтных элементов, используемых большинством северных флористов (Юрцев, 1966, 1968, 1977; Ребристая, 1977; Юрцев и др., 1979; Петровский, 1988, и др.), где учитывается преимущественный ареал вида, ведущее значение придается именно активности вида в ландшафте, флорогенетический же аспект остается в стороне.

Предложенные 4 группы арктической фауны и флоры – гипераркты, эваркты, гемиаркты и гипоаркты – это категории, объединяющие виды по характеру их распределения (учитывая оптимум) в основных подразделениях северных территорий. Особое значение придается распределению в зональных сообществах на плакорах (Чернов, 1978; Чернов, Матвеева, 1979). Кроме них в тундровую зону на юге заходят бореальные, а в пределах всей зоны распространены полизональные виды.

Разнесение видов по этим группам строится на основе анализа изменения их активности. Самым грубым образом можно определить, что виды, активность которых наибольшая у южного предела тундры – гипоаркты, у северного – эваркты, виды с наибольшей активностью в подзоне типичных тундр и отчасти в пределах всей зоны – гемиаркты; виды, активность которых наибольшая в полярных пустынях, – гипераркты. Соотношение этих групп и учет поведения видов на плакорах может быть полезным для зонального деления Арктики.

ВИДЫ С ЗОНАЛЬНЫМ АРКТИЧЕСКИМ РАСПРОСТРАНЕНИЕМ
(ВКЛЮЧАЯ СОБСТВЕННО АРКТИЧЕСКИЕ, МЕТААРКТИЧЕСКИЕ,
АРКТОАЛЬПИЙСКИЕ)

Гемияркти – наиболее характерные тундровые виды, которые имеют максимум численности в подзоне типичных тундр, а в подзоне арктических материковых тундр отсутствуют или малочисленны. На юге распространены до лесотундры. В южных тундрах по числу видов они уже никому не уступают в составе флоры и наравне с гипоарктами господствуют в растительном покрове (по сравнению с типичными тундрами здесь они представлены слабее лишь относительно из-за достаточно высокого участия гипоарктов). Это самая большая группа, в которую входят виды разной экологии, в том числе и основные доминанты растительного покрова тундровой зоны как зональных, так и многих интразональных сообществ. В первую очередь к ней относятся виды, имеющие постоянную и высокую активность на протяжении всей тундровой зоны: цветковые *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и *Dryas punctata* и мхи *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Tomenthypnum nitens*. Это важнейшие доминанты, господствующие на плакорах всей тундровой зоны, у которых в ее пределах не наблюдается зональной смены местообитания. К этой группе принадлежат и доминанты переувлажненных местообитаний: *Arctophila fulva*, *Carex stans*, *Dupontia fisheri*, *Drepanocladus revolvens*, *D. intermedius* и *Cinclidium arcticum*. В нее входят виды с постоянной, хотя и относительно низкой активностью в пределах зоны: травы *Gastrolychnis affinis*, *Lagotis minor*, *Minuartia rubella*, *Pedicularis hirsuta* и мох *Polytrichum juniperinum*.

Сюда же отнесены и виды с высокой активностью в южной половине зоны, которые становятся редкими или исчезают в северной части подзоны типичных тундр, например *Salix reptans* (только на севере зоны становится редким видом) и *Cassiope tetragona* (постоянный компонент зональных тундр в южной половине подзоны типичных тундр, доминирует на северных склонах в распадках и очень обилен в южных предгорьях хребта Бырранга, но отсутствует примерно к северу от 75° с. ш.).

Эваркты, или собственно арктические виды (в узком смысле), наиболее характерны для подзоны арктических и северной части типичных тундр. На равнинных территориях эти виды либо не достигают южной границы тундры (*Cochlearia arctica*, *Draba alpina*, *Eritrichium villosum*, *Pleuropogon sabinii*, *Saxifraga cespitosa*, *S. hirculus*, *S. platysepala*, *Ranunculus nivalis*, *R. sabinii*, *R. sulphureus*), либо сдают позиции доминантов на юге Субарктики и переходят в локальные интразональные биотопы (злаки *Alopecurus alpinus* и *Deschampsia borealis*, ожика *Luzula confusa*, кустарничек *Salix polaris*, мох *Drepanocladus uncinatus*). Среди перечисленных видов следует особо выделить *Salix polaris*: самый яркий представитель эварктов, имеющий экологический и ценотический оптимумы в арктических тундрах. Для зональной диагностики очень важны камнеломки и крупки, которые именно на севере тундровой зоны осваивают плакоры и в заметном обилии растут в зональных сообществах. В южных тундрах поведение многих эварктов подчиняется правилу предварения Алехина: вид, обитающий на севере на плакоре, на юге ареала переходит на северные склоны, в том числе в нивальные биотопы.

Гипераркты, или высокоарктические формы, распространены преимущественно в зоне полярных пустынь и в северной части подзоны арктических тундр. В мире растений нет таких явных и ярких гиперарктов, как среди животных (Чернов, Матвеева, 1979). Но все же имеется ряд видов, наибольшая активность которых приходится именно на полярные пустыни. Это, в частности, проявляется в появлении некоторых из них на плакорах, чего невозможно представить в тунд-

ровой зоне. Таковы цветковые: *Cerastium regelii*, *Phippsia algida*, *Saxifraga hyperborea* и *Stellaria edwardsii*, лишайники: *Cetraria delisei*, *C. simmonsii* и *Stereocaulon rivulorum*. У других видов резко увеличиваются обилие и встречаемость (*Papaver polare*, *Saxifraga oppositifolia*, *Draba oblongata*, *D. subcapitata*). Последние 2 вида приобретают подушечную форму. Из лишайников к гиперарктам можно отнести эндемика полярных пустынь *Cetraria elenkenii*, а также *Thamnotia subuliformis* – вид, который на Таймыре очень обилен только на мысе Челюскин, где даже доминирует в зональных сообществах, образуя плотные скопления и демонстрируя форму роста, столь отличную от привычных единичных подоцветов парного вида *T. vermicularis*. Из мхов сходную позицию занимают *Ditrichum flexicaule* и *Orthothecium chryseum*, также образующие полусферические подушки (первый) или плотные скопления (второй) и доминирующие в скудном покрове. На плакорах полярных пустынь появляются виды мхов, которые в тундровой зоне, и то преимущественно на севере, встречаются лишь на снежниках (*Blindia acuta*, *Hygrohypnum polare*, *Scorpidium turgescens* и *Seligeria polaris*) или во влажных местах (*Bryum tortifolium*). Было крайне интересно увидеть подтверждение сложившихся на Таймыре представлений о распределении этих видов на плато о-ва Девон в Канадском Арктическом архипелаге, где они также обычны в высотном варианте полярных пустынь.

ВИДЫ С ЗОНАЛЬНЫМ РАСПРЕДЕЛЕНИЕМ В АРКТИКЕ И ЗА ЕЕ ПРЕДЕЛАМИ

Г и п о а р к т ы – виды, наиболее характерные для южных тундр и лесотундры, а также и северотаежных (особенно горнотаежных) районов, заходят в южные части подзоны типичных тундр, но очень редки или отсутствуют в ее северной полосе.

Понятие «гипоарктический вид» претерпело некоторые изменения со времени его введения в литературу. Толмачев (1932), работая на Таймыре, выделил группу видов (назвав их гипоарктическими), которые были заметно более обильными в южной части тундровой зоны. Он ввел это понятие наряду с такими как «арктические» и «высокоарктические» виды, т. е. выделил их по предпочтительной приуроченности к широтным подразделениям в пределах тундровой зоны. По сути дела, Толмачев предложил категорию не столько флористического, сколько синэкологического содержания. Юрцев (1966) вначале понимал объем гипоарктических видов, учитывая не просто ареал, но именно оптимум произрастания, в том числе обитание в зональных позициях. Среди примеров типичных гипоарктов была пушица *Eriophorum vaginatum* – вид, в лесной полосе растущий в болотах, а в южных тундрах формирующий кочкарные сообщества, которые покрывают громадные пространства сибирского и американского секторов Арктики.

В дальнейшем большинство северных флористов отказались от такой трактовки понятия «гипоарктический вид» (Юрцев, 1978; Юрцев и др., 1978, 1979, и др.) и стали принимать во внимание только 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 результате 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 – ряд арктических видов, обнаруженных в некоторых секторах Арктики южнее границы леса. В гипоаркты попал (Юрцев и др., 1979), например, такой вид, как *Arctophila fulva*, распространенный по всей тундровой зоне, а не только в ее южной части, который даже рассматривался как эндем Арктической флористической области (Юрцев и др., 1978). В то же время ряд настоящих гипоарктов стали относить к арктобореальным видам, как, например, *Eriophorum vaginatum* и *Alnaster fruticosa*, которые в бореальной области растут в интразональных условиях, а в южных тундрах господствуют на плакорах, определяя характер растительного покрова этой подзоны в разных секторах Арктики. Учитывая только ареал, к арктобореальным пришлось бы отнести и такой гипоаркт, как *Salix pulchra*, растущий в арктических тундрах о-ва Врангеля.

На наш взгляд, первоначальный рациональный смысл использования понятия «гипоарктический вид» для оценки приуроченности вида с учетом оптимума его произрастания был, к сожалению, утрачен. В данной работе термин «гипоаркт» использован в понимании Толмачева (1932).

Гипоарктические виды очень важны для диагностики подзон, особенно для выделения подзоны южных тундр и проведения границы между южными и типичными тундрами. В то же время не стоит абсолютизировать их значение (Юрцев, 1966, 1981) и использовать их распространение вне зависимости от обилия для разграничения северных подзон тундр.

Характерные представители гипоарктов на Таймыре, которые находят оптимум экологических условий и обитают с максимальной плотностью в различных биотопах южных тундр, это: *Alnaster fruticosus*, *Betula nana*, *Empetrum subholarcticum*, *Eriophorum vaginatum*, *Ledum decumbens*, *Rubus chamaemorus*, *Salix lanata*, *S. pulchra* и на уровне подвидов – *Equisetum arvense* ssp. *boreale* и *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*. Бриологи, пытаясь дифференцировать мхи по их широтной приуроченности, относят к гипоарктам часть широко распространенных видов: *Calliergon giganteum*, *Meesia triquetra*, *Polytrichum alpinum*, *Tomenthypnum nitens*. Как гипоаркты распределены некоторые виды р. *Dicranum* (*D. congestum*, *D. spadicum*, *D. angustum*). Около 10 % лишайников также считают гипоарктами (Пийн, 1984), среди которых наиболее часты *Cladonia amaurocraea*, *Ochrolechia upsalliensis* и *Peltigera aphthosa*. На пятнах грунта обычны *Baeomyces carneus* и *B. placophyllus*.

Поведение многих гипоарктов подчиняется правилу зональной смены местобитаний: за пределами южных тундр и лесотундры эти виды встречаются только или преимущественно в интразональных условиях. Большая часть гипоарктов в таежной зоне растет на верховых болотах, в тундрах же они обитают на плакорах в принципиально иной среде – на минеральном грунте (например, *Eriophorum vaginatum*). Есть среди них, как и среди заходящих сюда бореальных, луговые растения, а в отличие от бореальных – и настоящие лесные. Но если луговые и болотные бореальные виды, проникая в тундровую зону, остаются в ней таковыми, то большая часть гипоарктов становится настоящими тундровыми. Часть из них заселяет плакоры (*Alnaster fruticosus* и *Eriophorum vaginatum*), часть заметно расширяет экологический диапазон обитания (*Betula nana* и *Vaccinium uliginosum* s. l.), часть, не меняя биотопа, значительно увеличивает обилие (*Rubus chamaemorus*). Заселяя в массе как зональные, так и интразональные биотопы, гипоаркты определяют лицо растительности южных тундр.

Основное различие в распределении гипоарктов и гемиарктов состоит в том, что первые доминируют на плакорах только южных тундр, а севернее переходят в интразональные сообщества, где их обилие резко снижается; вторые же принимают более или менее активное участие в сложении зональных сообществ на большей части зоны, но естественно сдают позиции в полярных пустынях и частично в арктических тундрах.

Анализ поведения растений предложенных выше групп в пределах тундровой зоны дает основание заключить, что гемиаркты заселяют южные тундры интенсивнее, чем гипоаркты – подзону типичных тундр. Гемиаркты объединяют тундровую зону, гипоаркты дифференцируют южные, а эваркты – арктические тундры.

Полизональные виды. В отличие от гипоарктических полизональные виды в большинстве случаев идут на север далеко за пределы южных тундр. Эта группа, связанная с локальными интразональными сообществами (лугами, болотами, водоемами), не обнаруживает в своем распространении четкой зависимости от зональных границ, и ее представители заселяют всю тундровую зону, проникая

даже в подзону арктических тундр, как, например, *Cardamine pratensis*, *Chryso-splenium alternifolium*, *Comarum palustre*, *Eriophorum angustifolium* и *Hippuris vulgaris*.

Доля полизональных видов наиболее высока среди споровых растений. К ним принадлежат все почвенные водоросли, известные для тундровой зоны Таймыра (Сдобникова, 1986). Велика их роль и среди листостебельных и печеночных мхов (Благодатских, 1973а; Афолина, 1978; Жукова, 1978, 1979, 1986; Благодатских и др., 1979а; Жукова, Матвеева, 1986; Каннукене, Матвеева, 1986, 1996). К таковым относятся некоторые из доминантов: *Hylocomium splendens* s. l. (этот лесной вид в Арктике представлен var. *alaskanum*), *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum strictum*, *Drepanocladus revolvens*, *Racomitrium lanuginosum*. Мхи-пионеры на голом грунте вообще космополиты: *Funaria hygrometrica*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Leptobryum pyriforme*. Есть среди них и виды, свойственные преимущественно ардным районам: *Tortula ruralis* и *Thuidium abietinum*.

По обычным для них болотным местообитаниям глубоко в пределы тундровой зоны проникают сфагновые мхи (*Sphagnum fimbriatum*, *S. squarrosum*, *S. teres*, *S. warnstorffii* и др.). Самый обильный из печеночников – *Ptilidium ciliare*, входящий в состав доминантов зональных сообществ вплоть до арктических тундр. – также вид с широким ареалом. Из лишайников к полизональным можно отнести обычные в разных сообществах на протяжении всей зоны виды: *Cetraria islandica* s. l., *Cladina arbuscula* s. l., *C. rangiferina*, *Cladonia uncialis*, *C. coccifera*, *C. pyxidata*, *C. pocillum*, *C. chlorophaea* и *Peltigera rufescens* (Пийн, 1984).

Распределение полизональных видов в пределах тундровой зоны сходно с таковым гемиарктов (у них не меняются экологическая амплитуда и активность); отличие – в распространении за пределами тундры.

ВИДЫ, ЗАХОДЯЩИЕ В АРКТИКУ

Бореальные виды. Эта группа очень наглядно демонстрирует то, что зональные границы распространения любых видов весьма условны и их можно рассматривать лишь как результат обобщения и усреднения различных ситуаций. Несмотря на приуроченность таксона к той или иной зональной полосе, отдельные особи или популяции могут находить подходящие условия далеко за ее пределами, особенно в интразональных элементах ландшафта. Но даже при тесной связи вида с собственно зональными сообществами могут быть исключения, так как в разных частях зоны ее границы определяются различными факторами (Пузаченко, 1985).

Граница между тундрой и тайгой – мощный рубеж, определяющий северный предел распространения большинства типичных бореальных лесных таксонов. Но и он относителен. Ряд видов 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 и в низовьях р. Лены на о-ве Тит-Ары и 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 бореальных лесных видов, как растений, так и животных (Чернов, Матвеева, 1979, 1986).

Пример одной из наиболее существенных зональных границ распространения крупного таксона – ареал хвойных, которые в целом чужды тундровой зоне, однако повсеместно проникают в нее. Для р. *Larix* это более характерно, чем для р. *Picea*. На Таймыре лиственница в южных тундрах встречается в виде не только отдельных особей, имеющих и прямостоятельную и стланиковую форму, но и небольших массивов.

Вдоль Енисейского залива до 72° с. ш. глубоко в подзону типичных тундр проникает *Cortusa matthioli*. У северной границы ареала этот вид доминирует в луговых сообществах на южных склонах, превосходя своим обилием и жизненностью многие арктические виды (Матвеева, Чернов, 1992; Заноха, 1995а).

Многие бореальные виды еще весьма обычны на территории южных тундр, что значительно обогащает флору и снижает ее специфичность. Большинство бореальных видов – это единичные представители семейств и родов, поэтому их присутствие увеличивает богатство на уровне не только видов, но и соответствующих таксонов более высокого ранга. Показателен пример сем. *Orchidaceae*, которое формально представлено в Российской Арктике 10 родами и 13 видами, но лишь один вид, а именно *Corallorhiza trifida*, можно более или менее регулярно встретить только в южной части тундровой зоны. Подавляющее большинство бореальных видов редки, малочисленны и не играют большой роли в растительном покрове даже южных тундр, не говоря уж о более северных территориях. Во флоре тундровой части Таймыра насчитывается около 60 бореальных видов, или 15 % флоры. На Ямале их доля вдвое выше (Ребристая, 1990).

Единичные бореальные виды связаны с плакорными сообществами. Так, редкие экземпляры лиственницы *Larix sibirica* растут в южных тундрах Таймыра как раз в зональных сообществах; там же можно встретить и кусты *Salix hastata*. Большинство же бореальных видов приурочено преимущественно или исключительно к интразональным группировкам. Часть из них действительно лишь заходит в южную подзону тундр, где встречается единично и редко (*Angelica decurens*, *Castilleja rubra*, *Delphinium elatum*, *Parnassia palustris*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Trollius asiaticus*, *Veratrum lobelianum* и др.). Очень немногие бывают относительно обильными, но только в интразональных биотопах (*Calamagrostis neglecta*, *Chamaerion angustifolium*, *Salix myrtilloides*). Часть видов встречается в подзоне типичных тундр, но лишь очень небольшими локальными популяциями в болотах (*Carex chordorrhiza*) и на лугах (*Sanguisorba officinalis*, *Allium schoenoprasum*). Только по интразональным биотопам в южные тундры заходят лесные мхи *Climacium dendroides*, *Hypnum pratense*, *Pleurozium shreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus*.

При подобных анализах надо иметь в виду, что степень связи видов с определенными зональными ландшафтами зависит не только от экологических особенностей группы, но и от филогенетического уровня (Чернов, 1984; Чернов, Матвеева, 1986). Так, водные и почвенные формы менее сопряжены с климатическими градиентами, чем обитатели верхних ярусов. То же можно сказать и о крупных формах организмов в сравнении с мелкими и тем более микроскопическими. Представители более продвинутых таксонов животных и растений гораздо теснее связаны с климатическими градиентами и определенными подзонами (Чернов, 1988, 1989).

Предложенная схема ландшафтно-зональных элементов флоры и фауны, как и всякая классификация сложных и относительных категорий, весьма условна. В ней учитывают только широтно-зональное распределение, но не принимают во внимание меридиональные границы, обусловленные историей ареала, секторными градиентами климата, степенью океаничности и континентальности, часто накладывающими отпечаток на широтное распределение. Несомненно, что большую роль в распределении видов играет субстрат. Потому-то для видов с узкой экологической амплитудой отсутствие подходящего субстрата (например, карбонатов или песков) может оказаться важнее общей климатической обстановки. Во флоре сосудистых растений Таймыра примерно половина видов хорошо укладывается в схему, еще треть занимает промежуточное положение и имеется немало редких видов, отнесение которых к предложенным группам условно.

Распределение на широтном профиле Таймыра наиболее ярких представителей ландшафтно-зональных групп

Группа и вид	Южные тундры	Типичные тундры				Арктические тундры			Полярные пустыни
	К	Г	С	Р	Е	Д	У	МП	Ч
Бореальные									
<i>Chamaerion angustifolium</i>	4								
<i>Larix sibirica</i>	4								
<i>Salix myrtilloides</i>	3								
Гипоаркты									
<i>Alnaster fruticosus</i>	2								
<i>Betula nana</i>	1	3	4	5					
<i>Salix pulchra</i>	2	2	3	4	4	5			
<i>Eriophorum vaginatum</i>	3	4	4	4	4	5			
<i>Vaccinium uliginosum</i> ssp. <i>micro-</i> <i>phyllum</i>	1	4	4	4	4	5			
<i>Salix lanata</i>	2	3	2	3	4	5			
Полизональные									
<i>Comarum palustre</i>	3	3	4	4	5				
<i>Hippuris vulgaris</i>	5	4	5	4	4	5	5		
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	4	4	4	4	4	3	3	4	
<i>Nardosmia frigida</i>	3	4	4	4	3	4	4	5	
<i>Cardamine pratensis</i>	4	4	4	4	3	3	3	5	5
Гемииаркты									
<i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arcticibirica</i>	2	1	2	1	2	2	2	4	
<i>Saxifraga nelsoniana</i>	3	3	3	3	3	3	3	5	
<i>Salix reptans</i>	2	2	2	2	2	4	4	5	5
<i>Carex stans</i>	2	2	2	2	2	3	2	3	5
<i>Dryas punctata</i>	2	1	1	1	2	2	2	3	5
Эваркты									
<i>Alopecurus alpinus</i>	4	4	4	3	3	2	2	2	2
<i>Saxifraga hirculus</i>	4	3	3	3	3	2	2	2	5
<i>S. cespitosa</i>		4	4	4	4	3	3	2	4
<i>Salix polaris</i>	3	3	2	1	2	1	1	1	4
Гипераркты									
<i>Cerastium regelii</i>	5	4	4	3	3	4	3	4	2
<i>Saxifraga hyperborea</i>	5	4	5	5	4	4	4	4	3
<i>Draba oblongata</i>	5	4	4	4	4	3	3	4	2
<i>Phippisia algida</i>	5	4	5	5	4	3	3	3	2

Примечание. Цифры – градации активности.

При оценке зонального положения территории более важно не соотношение числа видов каждой группы, а их распределение в ландшафте и обилие в разных местообитаниях, особенно на плакорах. Целесообразнее выделить группу видов, дифференцирующих подзональные полосы не только и не столько своим присутствием или отсутствием, сколько обилием и встречаемостью (табл. 22 и рис. 16). Например, *Salix polaris* присутствует во флоре

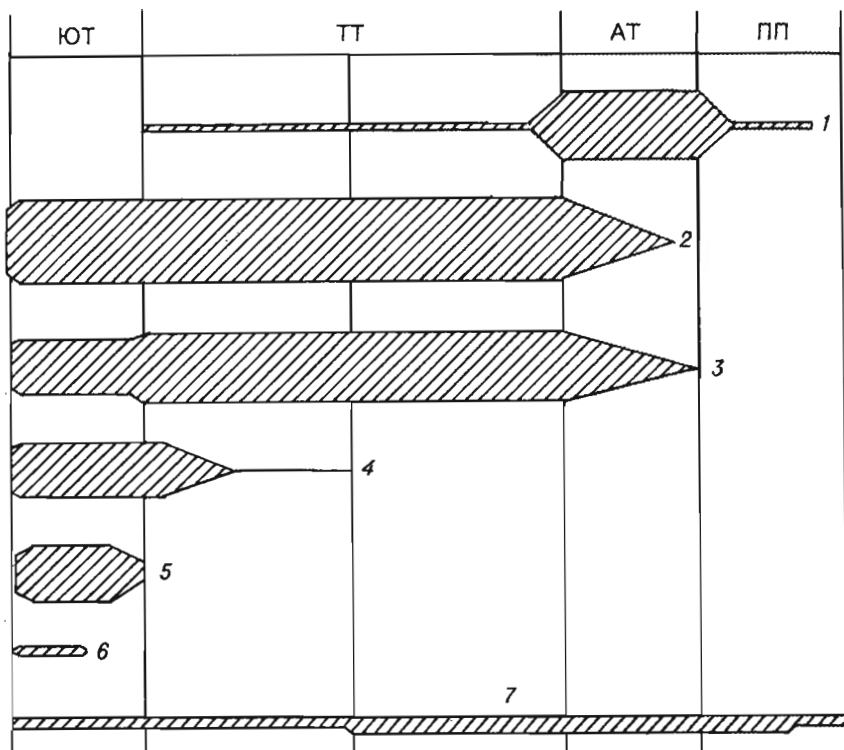


Рис. 16. Схема распространения наиболее ярких представителей ландшафтно-зональных групп на широтном профиле Таймыра.

Эварт: 1 – *Salix polaris*; гемиарты: 2 – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, 3 – *Dryas punctata*; гипоарты: 4 – *Betula nana*, 5 – *Alnaster fruticosus*; бореальный: 6 – *Larix sibirica*; полизональный: 7 – *Cardamine pratensis*.

начиная с южных тундр, но самая высокая активность у этого вида – в подзоне арктических тундр. *Alnaster fruticosus* определяет облик ландшафтов в южных тундрах, но единичные экземпляры этого кустарника попадаются в типичных тундрах. Редчайший в тундровой зоне мох *Seligeria polaris* обычен в полярных пустынях.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ОБЕДНЕНИЯ ФЛОРЫ НА ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ

Во флоре сосудистых растений Таймыра (без лесотундры) виды с арктическим зональным распространением составляют почти 60 % (рис. 17). Это наибольшие величины доли данного географического элемента в региональных флорах Евразийской Арктики. Соответственно доля бореальных и полизональных (18 %) и гипоарктических (22 %) видов ниже, чем во всех известных ныне региональных флорах (Ребристая, 1977, 1990; Юрцев, 1978; Юрцев и др., 1979; Заславская, 1982; Ребристая и др., 1989).

В пределах тундровой зоны важнейшая тенденция в изменении географического спектра флоры сосудистых растений – очищение ее от неарктических элементов. В центральной части зоны имеется и встречное движение – появление арктических видов. Сила этих тенденций неодинакова в разных подзонах, что и ведет к неравномерности изменения богатства видов на широтном профиле. На юге Таймыра эти две тенденции уравнивают друг друга, в результате чего на границе южных и типичных тундр уровень богатства конкретных флор не меняется. Подобная ситуация характерна не для всей тундровой зоны. Так, число ви-

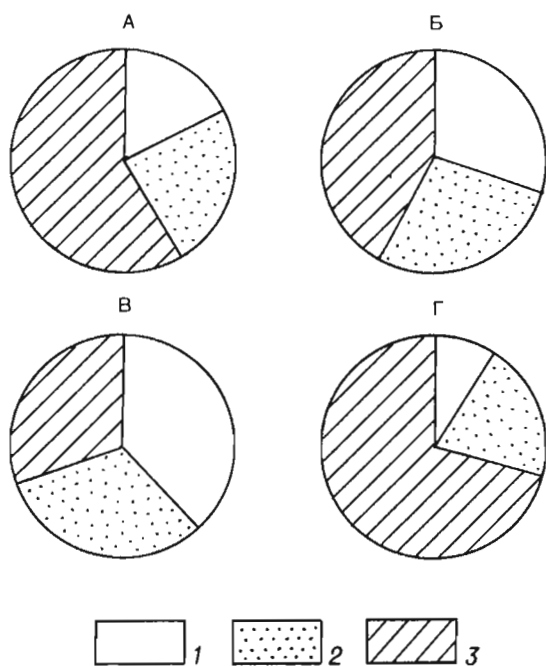


Рис. 17. Спектры широтных элементов в различных региональных флорах сосудистых растений.

А – п-ов Таймыр, Б – п-ов Ямал, В – Тазовский полуостров, Г – о-в Врангеля. Виды 1 – бореальные и полизональные, 2 – гилоарктические, 3 – арктические и арктоальпийские.

нию со всеми остальными территориями Евразийского Севера.

В южных тундрах на Таймыре наблюдается флористическое равновесие арктических *s. l.* элементов флоры, с одной стороны, и бореальных и гилоарктических – с другой (Матвеева, Заноха, 1986б; рис. 17). Во всех остальных секторах Евразийского Севера в южных тундрах в сумме преобладают виды бореального и гилоарктического элементов (Ребристая, 1977, 1990; Ребристая и др., 1989; Юрцев, 1978; Заславская, 1982, и др.).

Соотношение видов с разными ареалами во флоре зависит не только от зонального положения исследуемого района, но и прямо от широты. Это связано с тем, что общий тепловой режим, особенно летних месяцев, в южных тундрах разных частей зоны близок (судя по среднемесячным температурам июля и августа), 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). Выше уже упоминалось, что режимы солнечной радиации и радиационного баланса как европейских, так и чукотских южных тундр соответствуют таковым лесных территорий сибирского сектора (Гаврилова, 1981). Поэтому в интразональных частях ландшафта там может быть теплее, чем в аналогичных подзонах Таймыра. Особенности соотношения географических элементов во флоре 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 – это горные, разреженные лиственничники – «тундролесье» (Пармузин, 1979), с сильно обедненной лесной флорой, с высокой долей гилоарктических видов. На северо-востоке граница тундры опускается в столь низкие широты, что доля бореальных элементов там еще выше, чем на Европейском Се-

дов в подзоне южных тундр Европейского Севера заметно выше, чем в подзоне типичных (Ребристая, 1977). Вообще, конкретные флоры южных тундр в европейском секторе богаче, чем в центральносибирском. Объяснить такие различия можно тем, что в европейском регионе в южные тундры гораздо более интенсивно проникают бореальные и полизональные виды, но их число резко сокращается в типичных тундрах. В то же время в европейском секторе, где тундры расположены намного южнее, чем на Таймыре, резко снижается общее число арктических видов, многие из которых имеют западную границу ареала в районах Таймыра, Гыданского полуострова и Полярного Урала. Сходство богатства конкретных флор южных и типичных тундр Таймыра обусловлено менее интенсивной экспансией южных элементов вследствие более северного положения этого региона и более сурового континентального климата по сравнению

вере, не говоря уж о Таймыре. Отсюда – неизбежно, что видовой состав сибирских (и, в особенности, таймырских как наиболее северных) южных тундр должен быть более арктическим, чем европейских. То же самое относится и к типичным тундрам. В конкретных флорах этой подзоны доля видов арктической фракции составляет на Таймыре 66–75 %, на о-ве Колгуев – 50 % (Сафронова, 1990), в Большеземельской тундре – до 59 % (Ребристая, 1977), на Ямале – 49–55 % (Ребристая, 1990), на Тазовском полуострове – 24–33 % (Ребристая и др., 1989), на Чукотке – 45–55 % (Юрцев, 1978; Заславская, 1982).

Типичные тундры – центральная и самая широкая подзона – основная арена двух встречных процессов: очищения флоры от «чуждых» элементов и наполнения ее собственно арктическими видами при явном преобладании первого. Поэтому в пределах этой основной подзоны богатство конкретных флор сосудистых растений падает на Таймыре от 240 видов на юге до 170 на севере. Меняется и соотношение широтных элементов. У северной границы подзоны доля гипоарктических и полизональных видов сокращается (рис. 18).

В подзоне арктических тундр начинается принципиально иной процесс – обеднение собственно арктической флоры. Это качественно новое явление, которого не было в двух предыдущих подзонах, в результате чего у северной границы арктических тундр флора не только почти чиста от чуждых элементов, но и обеднена рядом арктических видов.

В полярных пустынях процесс обеднения арктической флоры резко усиливается. Во флоре остаются лишь виды арктической фракции. Но и эта группа обедняется, причем обеднение сильнее идет у собственно арктических *s. str.* (не арктоальпийских!) видов. Это интересный факт в свете представлений об адаптационных возможностях собственно арктических видов. Последние довольно узко адаптированы именно к условиям тундровой зоны (они не выходят за ее пределы на юг) в противоположность многим бореальным (по происхождению и основному распространению) видам, не только заходящим в тундровую зону у ее юж-

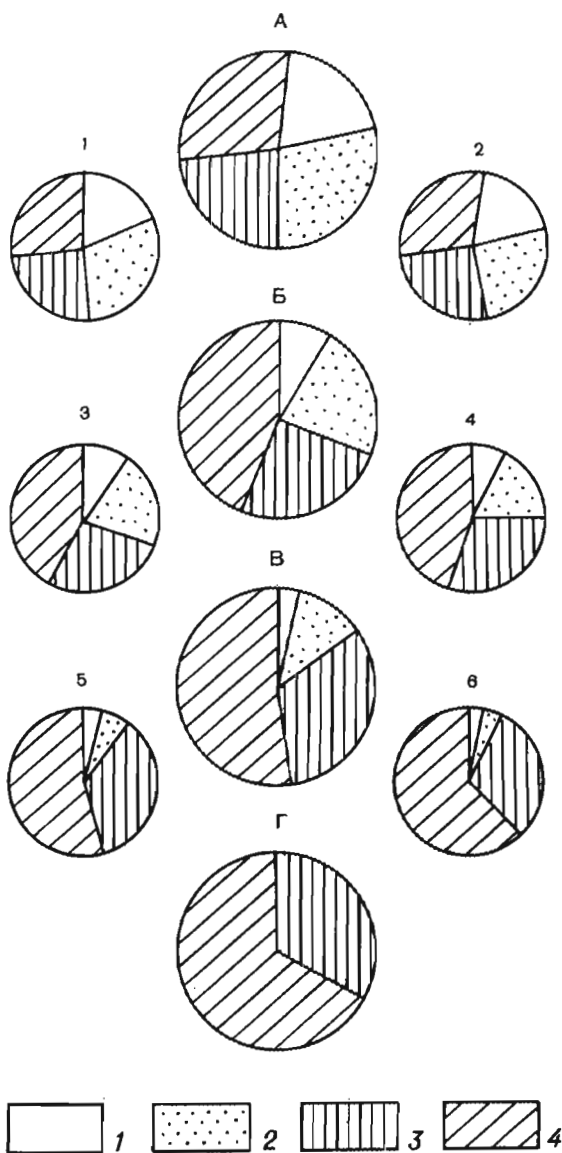


Рис. 18. Спектры широтных элементов в конкретных флорах Таймыра в подзонах южных (А), типичных (Б), арктических (В) тундр и в зоне полярных пустынь (Г).

А: 1 – урочище Ары-Мас, 2 – пос. Кресты; Б: 3 – пос. Тарей, 4 – р. Рагозинка; В: 3 – пос. Диксон, 6 – бухта Марии Прончишевой; Г – мыс Челюскин. Виды: 1 – бореальные и полизональные, 2 – гипоарктические, 3 – арктические, 4 – арктоальпийские

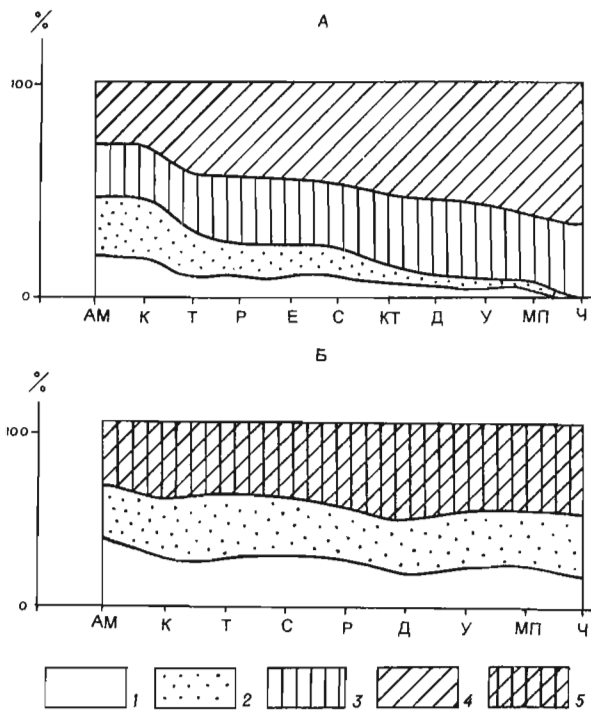


Рис. 19. Изменение соотношения широтных географических элементов в конкретных флорах сосудистых растений (А) и печеночных мхов (Б) на широтном градиенте Таймыра.

На оси ординат — % видов от конкретной флоры, на оси абсцисс — пункты исследований. 1-4 — то же, что на рис. 18, 5 — арктические и арктоальпийские виды в сумме.

Встречный процесс появления некоторых арктических форм слишком слаб, чтобы компенсировать прогрессирующее обеднение. Флора не просто обедняется, но она становится гомогенной по широтному составу элементов (рис. 19). Это объясняет и выравнивание распределения видов в ландшафте и в грациях активности в арктических тундрах и, особенно, в полярных пустынях. На рис. 20 хорошо видно, что выравнивание распределения видов по грациям активности хорошо коррелирует с широтным спектром флоры: чем гомогеннее она по соотношению широтных элементов, тем выше выравнивание распределения видов в ландшафте. Высказанное выше положение о принципе «перетасовки» видов в высокоарктических ландшафтах также находит объяснение в широтной гомогенности флоры, слагаемой видами со сходным адаптационным потенциалом.

Географический анализ флоры споровых, из-за того что нет устоявшихся общепринятых систем географических элементов, а для ряда видов, особенно редких, вообще неясно их распространение, менее определен. Но некоторые выводы можно попытаться сделать.

Согласно системе географических элементов листостебельных мхов Р. Н. Шлякова (1961), основу флоры мхов Таймыра (более 50 %) составляют виды с арктоальпийским распространением. Собственно арктических видов около 15 %. Полизональные виды, в том числе бореальные по основному ареалу, и космополиты составляют 20 % и гипоарктические — около 10 %. На остальные виды с преимущественно неморальным и аридным распространением приходится менее 5 %. Из-за того что часть бореальных видов присутствует только на юге, а некоторые арктические виды появляются лишь в подзоне арктических тундр, соотно-

ной границы, но и процветающим в ее южных частях, а иногда и в центре. Для некоторых из этих видов адаптационным рубежом являются только гиперэкстремальные условия полярных пустынь. Адаптивные особенности арктоальпийских видов, вероятно, выше, нежели арктических. В силу большей специфики зональных условий в тундре экологическая валентность типичных тундровых видов относительно узка и не позволяет им существовать в зональных ландшафтах других природных зон. Экспансия южных форм в пределы Заполярья гораздо более интенсивна, чем проникновение высокоарктических видов к северу. Чем «арктичнее» вид, тем уже его ареал и меньше экспансивные возможности.

Таким образом, основной процесс на широтном градиенте с юга на север — обеднение флоры за счет ее «очистения» от южных форм, а затем и от собственно арктических видов.

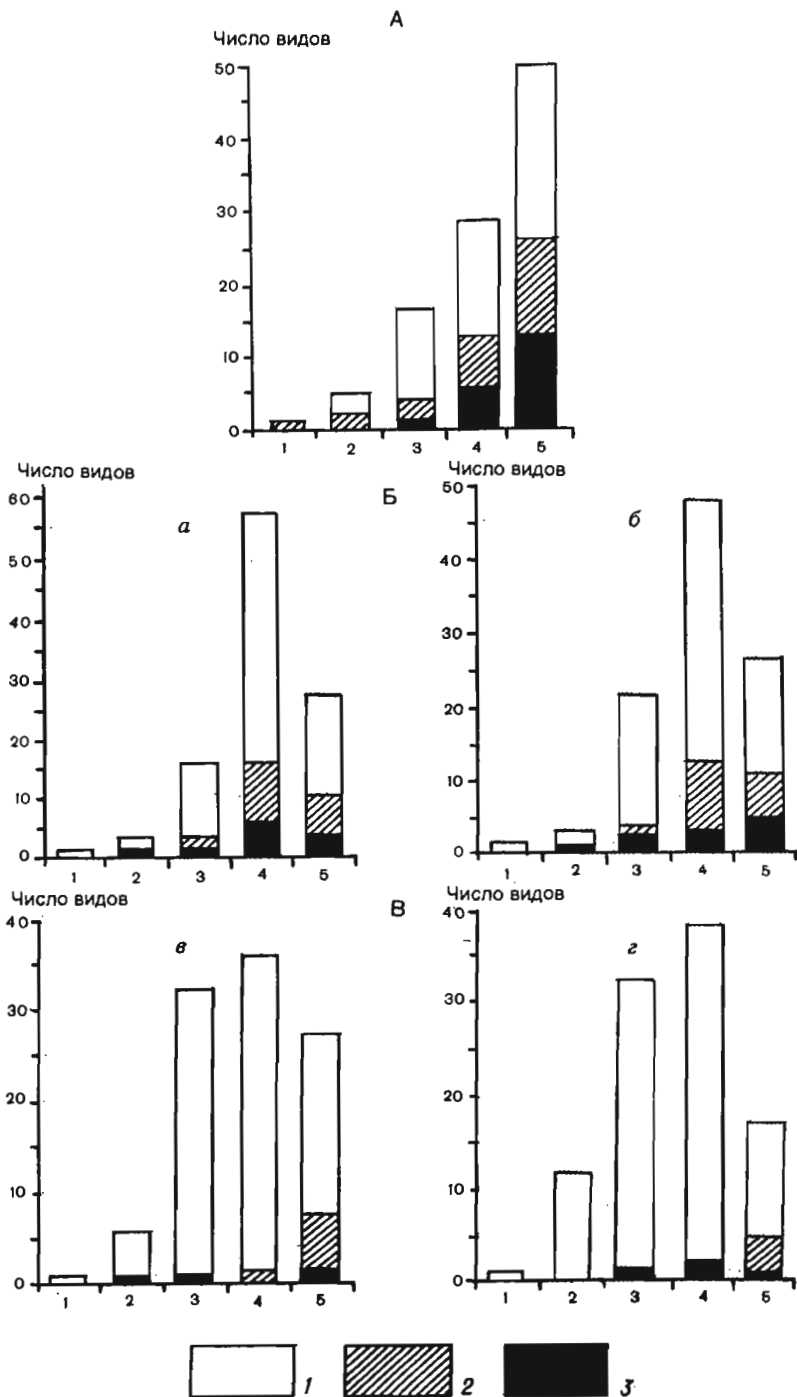


Рис. 20. Распределение видов разных широтных элементов в грациях активности в пределах тундровой зоны Таймыра.

На оси ординат – число видов, на оси абсцисс – активность. Тундры: А – южные (пос. Кресты), Б – типичные (а – пос. Тарся, б – р. Рагозинка), В – арктические (а – пос. Диксон, з – бухта М. Прончищевой). Виды: 1 – арктические и арктоальпийские, 2 – гилоарктические, 3 – бореальные и полизональные.

шение элементов на зональном градиенте несколько меняется. Но поскольку в абсолютных цифрах эти изменения невелики, то пропорции изменяются незначительно. В полярных пустынях резкое сокращение общего богатства происходит в наибольшей степени за счет того, что ряд гипоарктических и полизональных видов не идет так далеко на север. Но насколько отнесение мхов к разным географическим группам условно, говорит присутствие «гипоарктических», «бореальных» и «аридных» видов в полярных пустынях. Не случайно северные бриологи с осторожностью используют данную систему при сравнительных оценках ландшафтно-зональных позиций видов. По-видимому, для мхов, как и для группы в целом с очень широким распространением видов, для таких сравнений явно недостаточно информации об ареале как таковом, т. е. о простом присутствии вида в том или ином районе, а важно его количественное участие в растительном покрове.

Во флоре печеночных мхов доля видов арктической фракции составляет в сумме 42 % (около 16 % арктические и 26 % арктоальпийские), бореальных – около 20 % и гипоарктомонтанных – 30 %. Единично представлены неморальные виды. Несколько видов имеет голарктический ареал. Сокращение числа видов на широтном профиле происходит относительно равномерно во всех группах (см. рис. 19). Наиболее стабильна доля гипоарктомонтанного элемента. Доля видов арктической фракции в конкретных флорах возрастает с 28 до 53 %, а бореальных – снижается с 43 до 14 %, но даже в полярных пустынях представлены виды трех фракций. Из печеночников 95 % имеют циркумполярный или циркумбореальный ареал.

Во всех конкретных флорах лишайников (Пийн, Трасс, 1971; Пийн, Мартин, 1978; Пийн, 1979а, 1979б, 1984) как в тундровой зоне, так и в зоне полярных пустынь преобладают виды арктоальпийского распространения, их доля существенно не меняется: от 48 % на юге (Ары-Мас) до 53 % на севере (мыс Челюскин). Следующие по значению – виды с арктическим ареалом (14 % во всей флоре). Их доля несколько возрастает в пределах тундры, с максимумом (20 %) в арктических тундрах, и затем падает (до 17 %) в полярных пустынях. Доля бореальных видов (всего 5 % во флоре) стабильна в пределах тундры (по 8–10 % в конкретных флорах), но они еще есть (2 %) в полярных пустынях на мысе Челюскин. Так же стабильно количество видов гипоарктомонтанного элемента (5–8 %). Заметное участие в лишенофлоре принимают виды с голарктическим и мультирегиональным распространением. Хотя их количество также уменьшается к северу, их доля на мысе Челюскин в сумме почти такая же, как и арктических видов (14 %). По сравнению с флорой цветковых растений специфичность лишенофлоры в пределах тундровой зоны, и особенно в полярных пустынях, намного ниже: собственно арктические виды составляют лишь $\frac{1}{3}$ часть флоры, преобладают арктоальпийские виды.

Соотношение широтных географических элементов в составе флоры используется для разграничения подзон и проведения подзональных границ. Поскольку изменения географического спектра флоры на широтном профиле – очевидный факт, его, несомненно, можно использовать для зонального разграничения, но при этом есть определенные трудности и противоречия. При традиционных анализах флоры северными флористами используются элементы, основанные на ареале вида без учета зонально-ландшафтного распределения. Основных групп в этой схеме 3: арктическая (собственно арктические, метаарктические и арктоальпийские), гипоарктическая (собственно гипоарктические и гипоарктомонтанные) и бореальная (собственно бореальные, лишь заходящие в тундру, и арктобореальные, или полизональные). Соотношение этих трех групп практически и используется в качестве основного критерия для разграничения подзон (Ребристая, 1977; Петровский, Заславская, 1981; Заславская, 1982; Ребристая и др., 1989, и

др.). Хотя были предложения дополнительно учитывать активность видов (Юрцев, 1981; Соколова, 1985), но реального анализа роли видов в растительном покрове при этом не проводилось. Спектры географических элементов флоры внешне выглядят очень убедительным доказательством при обосновании отнесения территории к той или иной зональной категории. Но все же необходимо помнить, что спектр – это итог процедуры отнесения видов к тому или иному географическому элементу, а этот процесс далек от объективности. Во всех цитируемых выше работах нет единообразия. Один и тот же вид далеко не всегда попадает в одну и ту же группу. Соответственно даже для одной и той же территории результаты (суммарные цифры) могут быть различны (ср.: Соколова, 1985, и Матвеева, Заноха, 1986).

Как было показано выше, изменения в составе флоры по-разному коррелируют с изменениями в растительности. Так, при переходе из подзоны южных в подзону типичных тундр абсолютное число гилоарктических видов почти не изменяется, но их распределение в ландшафте меняется коренным образом: резко снижается обилие, они исчезают из зональных сообществ, что влияет на общий облик ландшафтов. В пределах подзоны типичных тундр идет постепенное и одновременное исчезновение из флоры гилоарктических и бореальных видов, поэтому на юге и севере этой подзоны состав и богатство указанных двух групп различны, но при этом нет заметных изменений в облике ландшафтов и в структуре основных, в том числе и зональных, сообществ. При переходе в подзону арктических тундр спектр флоры меняется слабо, но происходит очень заметное перераспределение видов в ландшафте, на этот раз в пределах группы арктических видов. Гемииаркты в большей части сообществ уступают свои позиции эварктам. У подавляющего большинства гемииарктов снижается обилие, некоторые остаются лишь в интразональных сообществах, а часть их исчезает из флоры. Зато эваркты растут повсеместно, что меняет состав и облик сообществ. Таким образом, изменения в растительном покрове значительно сильнее связаны с изменением распределения видов в ландшафте и их активности, нежели с их числом и соотношением географических элементов во флоре. Из двух основных показателей гамма-разнообразия более существенным для зонального разграничения, на мой взгляд, оказывается не богатство видов, а их распределение (характер выравниваемости) в ландшафте. Эти показатели меняются не всегда параллельно: выравниваемость может изменяться при неизменном богатстве видов и может оставаться постоянной при изменении числа видов. Позиция вида в ландшафте (активность) важнее для оценки зонального положения, нежели факт его присутствия во флоре. Отсюда при разграничении южных и типичных тундр один из хороших критериев – это позиции гилоарктов (число видов во флоре и степень участия в зональных сообществах), при разграничении типичных и арктических тундр – позиции гемииарктов и эварктов (активность и участие в зональных сообществах). Гемииаркты объединяют всю тундровую зону и определяют почти в чистом виде характер растительности ее центральной подзоны, гилоаркты дифференцируют южные, а эваркты – арктические тундры.

Подводя итоги анализа распределения видов на зональном профиле Таймыра, отметим следующие закономерности.

С юга на север возрастает равномерность распределения видов как в реальном пространстве, так и по грациям активности, происходит как бы «отсечение» редких и малообильных видов, выравнивание обилия и равномерности распределения видов в покрове. В северном направлении биотопические привязанности видов все более ослабевают, одни и те же виды заселяют все больший спектр биотопов, возрастает возможность встречи любого вида в любом месте. В самых

северных вариантах тундр, и особенно в полярных пустынях, разные биотопы имеют очень близкий состав, различаются лишь наиболее контрастные.

Широта экологической амплитуды вида меняется на зональном профиле в значительном диапазоне. Так, некоторые массовые на юге зоны гипоарктические виды у северной границы своего ареала становятся редкими и стенотопными. Многие стенотопные на юге виды превращаются на севере в эвритопные. Но эвритопность видов в высокоарктических районах, особенно в полярных пустынях, относительна, поскольку на разных элементах рельефа условия в целом уже настолько неблагоприятны, что различия становятся несущественными и виды, по сути, обитают в одинаково пессимальных условиях. Следствие этого – стирание различий в составе видов разных типов местообитания, в том числе между зональными и интразональными сообществами, до почти полного исчезновения в полярных пустынях явления интразональности.

Внешне меняется и экология видов. Так, есть виды, которые на юге растут на снежниках, а в арктических тундрах (*Salix polaris*) и в полярных пустынях (*Saxifraga hyperborea*, *S. tenuis*, *Seligeria polaris*, *Cetraria delisei*, *Stereocaulon rivulorum*) заселяют плакоры. То же можно сказать о некоторых гигрофильных видах, например о *Bryum tortifolium*, *Phippsia algida*, *Ranunculus sulphureus*, *Stellaria edwardsii* и *Cerastium regelii*. Некоторые эпилитные на юге (и только в горах) виды споровых растений в полярных пустынях растут на почве (мхи *Andreaea rupestris* и *Schistidium strictum*, лишайники *Stereocaulon botryosum* и *S. vesuvianum*), либо на остатках мхов (лишайники *Hypogymnia oroarctica*, *Cetraria commixta*, *C. hepatizon*, *Pseudophebe pubescens*). Есть виды (например, *Cetraria delisei*) – облигатные ацидофилы в тундровой зоне, которые процветают на основных породах в полярных пустынях. Напротив, почти облигатный на юге базифил *Saxifraga oppositifolia* в высоких широтах встречается почти повсеместно.

В общем плане все обсуждаемые в данной главе изменения в распределении видов на широтном градиенте Таймыра в северном направлении есть не что иное, как механизмы компенсации снижения биологического разнообразия в связи с нарастанием теплового пессимума.

Глава 3. ОСНОВНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ТАЙМЫРА И ИХ ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

ПРОБЛЕМА КЛАССИФИКАЦИИ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ

Основной объект исследования предлагаемой работы – растительные сообщества, или фитоценозы, тундровой зоны. Предмет исследования – состав и структура сообществ, их классификация, хронология и динамика.

Прежде чем перейти к анализу перечисленных аспектов организации сообществ, логично определить, что же, собственно, понимается под сообществом. В фитоценологии за многие годы существования этой науки периодически возникали дискуссии по поводу понимания и определения растительного сообщества, синоним ли это фитоценоза, каковы необходимые и неперенные атрибуты этих понятий. Одно перечисление публикаций заняло бы немало места. Поэтому сошлюсь лишь на некоторые сводки, в которых давались обзоры этих дискуссий (Ниценко, 1971; Миркин, Розенберг, 1978; Норин, 1979; Василевич, 1983, и др.). Несмотря на горячие споры, резкость суждений, внешнюю непримиримость оппонентов, на практике довольно редко возникают разногласия, как выбрать фитоценоз, как ограничить его в пространстве, картировать и т. д. И это характерно не только для опытных, но и для начинающих геоботаников. По-видимому, это вполне закономерно, поскольку при практической работе на помощь приходят здравый смысл и интуиция, в основе которой лежит коллективный опыт фитоценологов.

Вряд ли стоит давать еще одно (в ряду многих) определение фитоценоза. Целесообразнее привести очень простое и, по-видимому, самое короткое из них, предложенное авторами «Словаря понятий и терминов современной фитоценологии»: «Фитоценоз (син. сообщество растительное, от греч. *phyton* – растение, *koipos* – общий) – условно отграниченный и однородный (на глаз) контур растительности, часть континуума фитоценотического» (Миркин и др., 1989, с. 199). Принятие этого определения за основу означает, что в данной работе я признаю, что 1) существует континуум растительного покрова, но это не мешает различать в нем дискретные единицы, 2) внутренняя однородность таких единиц при работе в поле оценивается на глаз, 3) я не провожу различий между фитоценозами и группировками (участками с крайне разреженной растительностью). Остается добавить, что в тундровой зоне выделять фитоценозы в поле особой трудности не представляет, предметом спора такое выделение не является, границы, за редкими исключениями, довольно очевидны, несмотря на имеющуюся континуальность покрова (Александрова, 1971б). Но справедливости ради следует сказать, что в литературе по тундроведению все же высказывались мнения о трудностях выделения фитоценозов (Норин, 1979), что касалось главным образом сообществ со сложной горизонтальной структурой, и далее этот вопрос будет обсужден.

Один из способов познания структуры и динамики растительного покрова, выявления движущих факторов его становления и развития есть классификация растительных сообществ. Поскольку нельзя связно думать о большом количестве объектов, мысленно их не классифицируя, то классификация есть не что иное, как сведение необозримого числа явлений к обозримому, удобному для использования в разных целях (Webb, 1954). В интереснейшей работе Д. Вебба (Webb, 1954) сформулирован ряд положений, которые были для меня ведущими при классификации растительных сообществ Таймыра. Он считает, что, во-первых, классификация нужна, чтобы упорядочить огромную массу фактов, для чего необходимы согласованные техника описания, приемы для диагноза и разграничения единиц и классов, номенклатура и метод классификации. Во-вторых, если бы изменения в растительном покрове были непрерывны и была бы вероятность описать все возможные комбинации видов, существование фитосоциологии как науки было бы невозможно; если бы вариации были прерывны, границы между сообществами резкими, а число комбинаций видов конечным и обозримым, то классификация растительности Земли была бы давно создана и проблемы бы не было. На деле наблюдается следующее: варьирование растительности непрерывно, но имеются поразительные, хотя и несовершенные корреляции в распределении различных комбинаций видов, что и приводит к появлению в одних случаях резких, в других постепенных границ между определенными участками растительного покрова. В-третьих, имеются места состояния относительного экологического равновесия растительности (ассоциации) и относительного неравновесия (экотоны). Остановка для того, чтобы сделать описание, первый шаг в классификации, – это скромное признание, что перед нами относительно стабильный и повторяющийся, а не редкий или переходный тип.

Классификация растительных сообществ – в сущности, один из способов оценки бета-разнообразия, или степени дифференцированности распределения видов.

Общие принципы классификации растительности тундровой зоны излагались в немногих работах как в России (Городков, 1935; Самбук, 1937; Александрова, 1979; Матвеева, 1985), так и за рубежом (Viereck et al., 1994; Walker et al., 1994a). В ряде региональных работ наряду с обсуждением принципов классификации были приведены и конкретные классификационные схемы (Андреев, 1931, 1932, 1954; Дедов, 1956, 1958; Сочава, 1934; Богдановская-Гизнеф, 1938; Смирнова, 1938; Городков, 1956, 1958; Катенин, 1972а, 1972б, 1981; Матвеева, 1978, 1979б, 1994; Daniëls, 1982, 1994; Матвеева, Заноха, 1986а; Секретарева, 1989, 1990, 1991, 1992; Перфильева и др., 1991; Королева, 1994; Разживин, 1994; Elvebakk, 1994; Walker et al., 1994b, и др.). Но до сих пор классификация тундровой растительности – одна из наименее разработанных проблем. Причина этого – и реальный недостаток сведений о растительности, и плохая подача материалов, в том числе отсутствие хороших описаний с таблицами, а также согласованных подходов к классификации российских, европейских и американских тундроведов. Опубликованные классификационные схемы несравнимы между собой, многие из них плохо документированы, нет унификации в номенклатуре.

В отечественном тундроведении лишь в немногих работах результаты классификации можно критически оценить путем анализа конкретных данных геоботанических описаний, приведенных для каждой из ассоциаций в достаточной повторности, чтобы можно было судить о варьировании характеристик синтаксона. Таковы работа о растительности окрестностей Сивой Маски в европейской части Российского Севера (Катенин, 1972а, 1972б); публикации последних лет по ивовым сообществам Чукотки (Секретарева, 1989, 1990, 1991, 1992), монография по тундровой зоне Якутии (Перфильева и др., 1991), публикации по растительности Таймыра (Заноха, 1993, 1995а, 1995б; Матвеева, 1994). В очень немногих работах

приведены 1–2 описания для ассоциации, а в большинстве публикаций обычно даны произвольные названия синтаксонов с очень кратким описанием структуры сообществ и перечнем доминантов, которые, кстати, указаны и в названиях самих ассоциаций. Попытки дать классификационные схемы с изложением принципов классификации и перечнем наименований таксонов, которые до этого не были описаны и не опубликованы их диагнозы и таблицы, по сути дела, следует признать неудачными, хотя они, несомненно, содержат полезную информацию (Александрова, 1971а, 1979; Катенин, 1981; Матвеева, 1985).

Отсутствие в отечественной фитоценологии свода правил выделения, описания и наименования синтаксонов и жестких правил их валидной публикации сыграло отрицательную роль. В результате «во многих геоботанических работах, выходящих в нашей стране, зачастую приводятся только одни названия растительных ассоциаций и других синтаксономических единиц, да и в установлении этих названий царит полный произвол. У нас нет, по существу, никаких номенклатурных правил. Это в значительной степени обесценивает многие работы по классификации растительности» (Василевич, 1983, с. 282). Такая суровая оценка в целом в полной мере справедлива и для Крайнего Севера. Из-за того что не опубликованы диагнозы основных единиц классификации – ассоциаций, трудно, а часто и невозможно сравнивать растительность различных районов Арктики. Да это никто и не делает при описании растительности какого-либо конкретного района. Нет данных о распространении той или иной ассоциации, варьировании ее характеристик (состава видов, их обилия и константности). Построение иерархической системы на основе не описанных (по крайней мере, не опубликованных) и потому недоступных для других исследователей низших единиц сводит на нет ценность таких построений. Попытки создания ведомственных фитоценоариев не имели успеха.

Существующее положение с классификацией растительности северных территорий, по сути, делает невозможным их геоботаническое районирование. Районирование Арктики Александровой (1977) хотя и названо геоботаническим, не является таковым, поскольку для него использованы не синтаксоны, а таксоны (доминанты или редкие виды). На определенном этапе эта работа, несомненно, сыграла свою положительную роль для оценки неоднородности растительного покрова в пределах тундровой зоны. До сих пор это одна из самых цитируемых публикаций по северной тематике. Но все же следует признать, что районирование было флористическим, а не геоботаническим. Для последнего тогда, да и теперь нет фактического материала. Ни низшие, основные, единицы (ассоциации), ни все остальные пока еще не описаны либо отсутствуют в доступном для оценки и сравнения виде. Независимо от подходов к классификации, на данном этапе развития науки о растительном покрове Крайнего Севера абсолютно необходима публикация диагнозов и таблиц, по крайней мере основных, имеющих ландшафтное значение, ассоциаций.

Имея большой фактический материал по растительности Таймыра, я сделала попытку его систематизации (Матвеева, 1985) и предложила вариант классификации, в которой 116 ассоциаций были объединены в 32 формации и отнесены к 5 типам растительности. В предложенной классификации были использованы 4 уровня: тип растительности, формация, группа ассоциаций и ассоциация. Хотя в основе предложенной классификации и лежал большой фактический материал, он не был опубликован в виде диагнозов и таблиц низших единиц – ассоциаций. Сами принципы классификации не были оригинальными – это была определенная компиляция подходов скандинавской и прибалтийской школ (цит. по: Александрова, 1969), которые применительно к тундровой зоне в свое время рекомендовал использовать Ф. В. Самбук (19376) и использовал А. И. Лесков (1947). В самом широком смысле предложенная классификация была «доминантной».

Доминантный подход был наиболее популярен в отечественной фитоценологии практически на всем протяжении ее развития. Как и у всякого иного, у этого подхода есть как положительные, так и отрицательные стороны. К сожалению, сторонники этого метода не пришли к соглашению о необходимости единообразия в технике описания, приемах диагноза и разграничения единиц и в их номенклатуре. Поэтому предлагаемые классификации были индивидуально-авторскими и малосравнимыми между собой. Самым же главным недостатком было отсутствие в отечественной фитоценологии требования обязательной публикации диагнозов и таблиц низших единиц в открытой печати. Это привело к тому, что в шкафах исследователей пылятся тысячи никому не доступных описаний растительности, а опубликованные классификационные схемы имеют из-за этого весьма ограниченную ценность. Единственная доступная форма фитоценоариев – это публикация таблиц и диагнозов синтаксонов в открытой печати, как это давно делается в западноевропейской литературе.

Применение доминантного подхода при классификации растительности, в том числе и тундровой, обладает, по крайней мере, 2 крупными недостатками. В тех случаях когда доминирующие виды имеют широкую экологическую амплитуду, классификационные единицы крупнее ассоциации экологически неоднородны (это основная причина «кризиса» концепции формации в отечественной классификации). Наличие нескольких содоминантов в каждом из ярусов во многих типах сообществ делает искусственным применение данного подхода на всех уровнях классификации. Оба эти недостатка присутствовали в предложенной мной классификации растительности Таймыра (Матвеева, 1985). Неудовлетворение было также связано и с номенклатурой, которая, будучи индивидуально-авторской, не отвечала предполагаемой необходимости унификации названий синтаксонов для возможности успешного использования классификации сообществом северных фитоценологов. Все это заставило меня искать другие возможности для классификации собственных материалов.

Многие сомнения разрешило знакомство с известной флористической классификацией Браун-Бланке, широко используемой западноевропейскими исследователями. В настоящее время – это методически наиболее разработанная классификация, опробованная на самых разнообразных типах растительных сообществ, с продуманными и зафиксированными правилами наименований ассоциаций (Barkman et al., 1976, 1986). Кроме методических преимуществ, эта классификация по ряду признаков наиболее «естественная» из всего семейства иерархических классификаций растительности. Унификация приемов сбора данных, их обработки и наименования единиц этой классификационной системы повышает возможность сравнения сведений о растительности из разных районов. Обработка данных по растительности Таймыра согласно принципам флористической классификации принесла не только большое удовлетворение полученными результатами, но и открыла много нового в понимании организации растительных сообществ и закономерностей их пространственного размещения в системе ландшафтно-зональных координат. Наиболее общий вывод, который можно сделать при оценке двух подходов к классификации тундровой растительности, – тот, что основные единицы – ассоциации в системе флористической классификации крупнее, чем в доминантной, и имеют лучшую географическую и экологическую основу.

Проблеме классификации циркумполярной тундровой растительности было посвящено международное совещание в 1992 г. в Болдере, США. Результаты совещания были опубликованы в специальном выпуске «Circumpolar arctic vegetation» фитоценологического журнала «Journal of Vegetation Science» (1994. Vol. 5, № 6). На этом совещании предпочтение для будущей классификации растительности Арктики было отдано эколого-флористической школе Браун-Бланке.

При обработке данных, часть которых приведена в настоящей работе, я следовала принципам этой классификации, изложенным учениками и последователями Браун-Бланке, которые систематизировали в ряде публикаций методические приемы обработки данных (Becking, 1957; Barkman, 1958, 1989, 1990, 1991; Barkman et al., 1976, 1986; Westhoff, Maarel, 1978). Очень полезной оказалась работа Ф. Даниэльса (Daniëls, 1982) по растительности Гренландии, в которой предложены некоторые дополнительные подходы применительно к тундровой растительности.

Не останавливаясь на деталях, отмечу, что применялись апробированные приемы табличной обработки; для дифференциации единиц классификации использовались дифференцирующие и характерные виды, причем последние подразделялись на абсолютные, селективные и преферентные, а также опуленты (Becking, 1957). Дополнительно, в связи со спецификой тундровой растительности, привлекалось и понятие дифференцирующей комбинации таксонов (Daniëls, 1982).

МЕТОДИКА СБОРА И ОБРАБОТКИ ДАННЫХ

Данные по основным типам растительных сообществ в наиболее обычных типах местообитания из трех подзон тундровой зоны, а также зоны полярных пустынь были получены в течение 22 полевых сезонов (1965–1991 гг.), преимущественно в западной части полуострова. Около 2000 геоботанических описаний было сделано в растительных сообществах (фитоценозах), которые визуально выделялись в растительном покрове как относительно однородные по составу и структуре. В сообществах со сложной горизонтальной структурой и, предположительно, богатых видами пробные площадки (квадраты) были размером 100 м², в остальных – 25 м² (последний размер пробной площадки, как это было установлено специальной методической работой, достаточен, чтобы получить адекватное представление обо всех параметрах сообщества, см. гл. 4). Фиксировались все виды цветковых растений, листостебельных и печеночных мхов и наземных лишайников (без эпилитов и эпифитов). Большинство видов определяли непосредственно в поле. Критические образцы, особенно споровых, коллекционировали. В дальнейшем они были определены соответствующими специалистами. Коллекции цветковых растений хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова в С.-Петербурге, споровых – в Таллинском ботаническом саду, Эстония. Для оценки участия вида в покрове использовали 7-балльную шкалу обилия-встречаемости, применяемую в шкале Браун-Бланке (см.: Becking, 1957). Кроме того, для массовых видов на глаз (но на квадрате с сеткой, разбитой по 1 м²) определяли проективное покрытие в процентах. Дополнительно оценивали проективное покрытие покрова в целом и по основным группам: цветковые (иногда отдельно для кустарников, кустарничков и трав), мхи (вместе листостебельные и печеночные) и лишайники; высоту наземных ярусов, толщину мохово-лишайникового покрова; ряд показателей среды (экспозиция, крутизна поверхности, размер элементов нанорельефа, их соотношение, глубина протаивания мерзлоты).

Обработка описаний проведена на компьютере по оригинальной программе LISTEM, любезно предоставленной мне М. Уолкер (Walker, 1989). Названия синтаксонов даны в соответствии с «Кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Barkman et al., 1986).

ОСНОВНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА

По крайней мере 5 крупных типов растительных сообществ можно различать в пределах тундровой зоны Таймыра. Это сообщества, которые встречаются соответственно в 5 крупных типах местообитания: на водоразделах в плакорных

условиях: в депрессиях рельефа с повышенной влажностью почв; на высоких, выступающих частях рельефа, мало- или бесснежных зимой; на склонах южной ориентации с оптимальным прогревом летом и умеренным снегонакоплением зимой; на северных склонах с максимальным снегонакоплением и укороченным из-за длительного лежания снега вегетационным режимом. Растительные сообщества перечисленных типов местообитаний относятся как к известным в системе классификации Браун-Бланке классам, так и к новым. Перечисленные типы местообитаний и описанные ниже ассоциации не исчерпывают всего разнообразия как растительных сообществ Таймыра, так и среды их обитания. Полная классификация растительности Таймыра – это отдельное исследование, и оно еще не закончено. Цель настоящей работы – показать, как распределены в ландшафте основные ассоциации, как изменяется их набор и какие изменения в их составе происходят на широтном градиенте.

ЗОНАЛЬНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ АССОЦИИЦИИ

Зональная растительность включает сообщества, развитые в плакорных условиях, которые в наибольшей степени соответствует макроклимату и воплощают в себе черты собственно тундр, или в понимании ряда авторов – тундрового типа растительности. в отличие от представления, что вся растительность тундровой зоны относится к тундровому типу растительности. Характерной особенностью зональных тундр Таймыра является наибольшее, по сравнению со всеми интразональными, биологическое разнообразие. Оно выражается в том, что зональные сообщества – самые богатые флористически, в них представлен наиболее полный набор крупных таксономических групп и жизненных форм, они имеют наиболее сложную структуру сообществ. Так, в зональных тундрах представлены листостебельные и печеночные мхи, напочвенные лишайники разной формы роста, кустарники, кустарнички и травы разнообразных жизненных форм. Для зональных тундр характерно наличие хорошо развитого мохового покрова, являющегося органогенным горизонтом, в котором развиваются все остальные организмы. Он может быть сплошным или прерывистым за счет появления (или сохранения) в нем пятен голого грунта. На широтном градиенте в тундровой зоне сомкнутость покрова в зональных тундрах снижается от 100 до 50 % и далее, в полярных пустынях, до 1 %. Другое заметное изменение в структуре зональных сообществ – уменьшение вертикального профиля из-за уменьшения высоты кустарников, а затем их исчезновения и, далее, из-за сжимания всех ярусов.

Наряду с высоким внутренним биологическим разнообразием сообществ число зональных ассоциаций на порядок меньше, чем сумма интразональных. Так, в системе доминантной классификации (Матвеева, 1985) из 116 ассоциаций, распространенных на плакорах трех подзон тундр, зональных всего 23. В подзоне южных тундр (пос. Кресты) описано 7 зональных и более 70 интразональных ассоциаций (Матвеева, Заноха, 1986а). На Таймыре зональные сообщества имеют большую площадь как конкретных сообществ, так и в целом в ландшафте по сравнению со всеми интразональными. По набору синтаксонов зональных сообществ, присутствию или отсутствию тех или иных ассоциаций всего лучше можно судить о зональном положении территории.

Как было сказано выше, классификация растительности Таймыра еще не закончена. В данной работе приведены диагнозы нескольких ассоциаций, распространенных в тундровой зоне Таймыра. Некоторые из них были опубликованы (Матвеева, 1994). Но, поскольку публикация была хотя и в престижном, но малодоступном у нас международном журнале, приведены краткие варианты

диагнозов, а также сводные синоптические таблицы ассоциаций, чего не было в упомянутой работе.

Асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* Matveyeva 1994 (Прил.: табл. 10; рис. 10 в гл. 2).

С о с т а в. Дифференцирующая (диагностическая) группа: *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Psilidium ciliare*, *Toninia lobulata*. Первые 6 видов – самые обильные и имеют наиболее высокую встречаемость в сообществах и константность в ассоциации. Накипной лишайник *T. lobulata* – предположительно селективный характерный региональный вид ассоциации. В конкретных сообществах отмечается до 120–160 видов на 100 м², а всего в ассоциации около 200 видов.

Структура. Сообщества имеют сложную горизонтальную структуру регулярно-циклического типа (Матвеева, 1988б). В отечественной литературе их называют «пятнистые тундры». Модуль (или цикл), состоящий из пятна грунта, валика вокруг пятна и ложбинки между валиками соседних пятен, регулярно повторяется на площади сообщества. Соотношение элементов в среднем: пятно грунта – 20 %, валики – 50 % и ложбинки – 30 %, но оно варьирует в разных широтных вариантах. Поверхность грунта на 10–15 см выше, чем дно ложбинок, и на 10–15 см ниже верхушки валика. Толщина мохового покрова в ложбинках около 6–8 см, на валиках – 2–3 см. Высота трав и кустарничков (включая их генеративные побеги) не превышает 15–20 см. На пятнах грунта покрытие растительности около 20 %. На поверхности пятен грунта наиболее обычны лишайники, мелкие мхи, слоевцовые печеночники и крошечные цветковые (*Juncus biglimis*, *Minuartia rubella* и *Sagina intermedia*). На валиках и в ложбинках развит сплошной покров из мхов, осоки и дриады. Растительность валиков и ложбинок стабильна и устойчива. На пятнах грунта представлена сукцессионная серия от пионерных стадий до 30 % сомкнутости. Сообщества, таким образом, гетерогенны по структуре, но ассоциация имеет высокую степень гомотонности: почти не варьирует по составу и структуре, а потому безошибочно распознается визуально.

М е с т о о б и т а н и е. Сообщества ассоциации в наибольшей степени отвечают понятию зональной растительности. На Таймыре встречаются повсеместно в плакорных условиях на водоразделах на высотах от 50 до 100 м над ур. м. в наиболее усредненных по всем параметрам среды условиях: на пологих (1–2°) склонах любой ориентации или на почти горизонтальных поверхностях – на широких увалах между долинами рек и ручьев с умеренной влажностью почв летом и небольшим снежным покровом (около 40 см) зимой. Глубина сезонного протаивания мерзлоты в конце августа в зависимости от подзонального положения – 55–80 см. Почвы суглинистые, слабокислые до почти нейтральных.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ассоциация широко распространена по всему Таймыру в пределах тундровой зоны, за исключением ее самых северных территорий, к северу от 75° с. ш. Описания сделаны в следующих пунктах: поселки Кресты и Тарей, реки Осиповка, Рагозинка, Сырадасай и Убойная. Имеются также единичные описания из бассейнов рек Ленивая и Шренк, а также с островов Большой Бегичев и Сибирякова (Матвеева, 1980; Матвеева, Заноха, 1985). Предположительно ассоциация встречается к западу от Таймыра на п-ове Гыдан (устное сообщение Полозовой) и к востоку – по крайней мере до устья р. Лены. На крайнем северо-востоке замещается асс. *Carici lugentis* – *Hylocomietum alaskani* prov., описанной Н. А. Секретаревой (в печати), с которой имеет сходные доминанты, но *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* замещена близкородственной *C. lugens*.

На Таймыре из-за большой протяженности ареала ассоциации в широтном направлении неизбежно варьирование ее состава, связанное с пределами распространения ряда видов. Имеется группа видов, обычных в сообществах в подзонах южных и типичных тундр, и отсутствующих (либо вообще во флоре, либо крайне редких) в подзоне арктических тундр. Некоторые виды исчезают в данной ассоциации в середине подзоны типичных тундр, напротив, большая группа, отсутствующая в сообществах данной ассоциации на юге, появляется в типичных тундрах. Часть видов присутствуют в средней части ареала ассоциации в подзоне типичных тундр и отсутствуют в двух крайних подзонах. Другие присутствуют в ассоциации только в какой-либо одной подзоне. Сообщества ассоциации на всем ареале имеют сходные горизонтальную структуру и характер распределения видов. Но размеры элементов мозаики, а также число их модулей на единицу площади и соотношение их площадей меняются с юга на север, что позволяет выделить в пределах ассоциации 3 географических викарианта.

Викариант *typical Matveyeva* 1994 (Прил.: табл. 10).

Дифференцирующая группа по сравнению с другими викариантами включает: *Eutrema edwardsii*, *Novosiviersia glacialis*, *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxiria*, *Saxifraga cespitosa*, *Silene paucifolia* и *Senecio resedifolius*. Диаметр пятен грунта – 80 см, ширина валиков – 50, ложбинок – 30 см. Соотношение элементов мозаики: пятна грунта – 30 %, валики – 50 %, ложбинки – 20 %. Число пятен грунта (и соответственно модулей мозаики) на 100 м² – от 30 на юге до 60 на севере подзоны типичных тундр, в пределах которой распространен данный викариант.

Викариант *Pinguicula villosa Matveyeva* 1994 (Прил.: табл. 10).

Дифференцирующая группа по сравнению с вик. *typical* включает, с одной стороны, виды, широко распространенные во многих синтаксонах в подзоне южных тундр, где встречается данный викариант. Это преимущественно гипоарктические *Betula nana*, *Ledum decumbens*, *Polygonum bistorta*, *Salix pulchra* и *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*. Они достаточно обильны и потому заметны в покрове. С другой стороны, есть дифференцирующая группа из трех видов с низким обилием – *Carex vaginata*, *Pinguicula villosa* и *Tofieldia coccinea*, которые в южных тундрах растут только в данной ассоциации. Имеется и негативная дифференциация, заключающаяся в отсутствии многих эварктов и гемиарктов. Диаметр пятен грунта – 100–150 см, ширина валиков – 80, ложбинок – 100–150 см, соотношение элементов соответственно 30:20:50 %. Число пятен грунта и модулей на 100 м² около 17.

Викариант *Parmelia omphalodes* (Прил.: табл. 10).

Дифференцирующая группа по сравнению с вик. *typical* включает цветковые *Pedicularis sudetica* и *Ranunculus sulphureus*, мхи *Orthothecium chryseum* и *Pseudostereodon procerrimum* и лишайник *Parmelia omphalodes*. Южнее они присутствуют в конкретных флорах, но растут там только на снежниках или во влажных биотопах. В плакорных условиях все эти виды встречаются только в подзоне арктических тундр (где и распространен данный викариант). Негативная дифференциация – отсутствие группы гипоарктов и гемиарктов. В подзоне арктических тундр некоторые из них, например *Eriophorum vaginatum*, *Salix lanata* и *Pyrola grandiflora*, отсутствуют в конкретных флорах, другие (*Valeriana capitata*, *Lagotis minor* и *Polygonum viviparum*) изредка еще встречаются, но только в интразональных условиях. Диаметр пятен грунта – 40–60 см, ширина валиков – 10, ложбинок – 10–20 см, соотношение элементов мозаики соответственно 40 : 30 : 30 %. Число пятен грунта и модулей мозаики на 100 м² – 90–100.

З а м е ч а н и я . Данная ассоциация была описана ранее под следующими названиями: дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра для викарианта *typical* (Матвеева, 1968; Матвеева и др., 1973) и ерниково-осоково-моховая ассоциация для викарианта *Pinguicula villosa* (Матвеева, Заноха, 1986а). В цитируемых ра-

ботах для этих синтаксонов было приведено по одному описанию. По правилам флористической классификации Браун-Бланке (Barkman et al., 1986), только наша публикация (Матвеева, 1994) может считаться валидной для описываемого синтаксона.

Возникает вопрос, почему, несмотря на значительные различия в составе, проявляющиеся на широтно-климатическом градиенте, предлагается 1 ассоциация, а не 3. Причины для этого следующие. Все различия в составе сообществ обусловлены широтным положением, а не экологическими различиями местообитания. Поэтому концепция географических рас (Becking, 1957) или викариантов (Barkman, 1958) представляется наиболее подходящей в данном случае. Сообщества встречаются в аналогичных условиях среды: тот же тип почвы, сходные условия увлажнения и глубина снежного покрова. Они похожи внешне, имеют сходный характер структуры покрова, одинаковый набор доминантов и большое число общих константных видов. Они к тому же занимают сходное положение в сукцессионном ряду: субклимаксовая стадия, предшествующая формированию сплошного покрова в плакорных условиях. Различия в составе связаны с тем, что ряд видов имеет северные границы ареала в пределах ареала ассоциации. Часть же видов, находясь у южных границ распространения в подзоне южных тундр, встречается там лишь в интразональных условиях. Наиболее полный и богатый состав ассоциация имеет в центре своего ареала в подзоне типичных тундр и «теряет» ряд видов у своих широтных пределов. Налицо континуум в распространении видов в пределах ассоциации. Поэтому границы между викариантами плавные. Так, кроме названных выше дифференцирующих групп, есть виды, общие для вик. *Pinguicula villosa* и только для северной части вик. typical (*Cassiope tetragona*, *Ornithilia obtusata*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* и *Cladina rangiferina*). Лишайник *Sticta arctica* встречается в северной части вик. typical и в вик. *Parmelia omphalodes*. Такие виды были бы более многочисленны, если бы места исследований на широтном градиенте располагались ближе друг к другу.

Ассоциация в предложенном объеме, с тремя географическими викариантами, хорошо узнаваема в поле, имеет большой ареал и хорошую экологическую основу. В каждом конкретном районе, особенно в подзоне типичных тундр, где ассоциация представлена лучше всего, имеется некоторое варьирование в обилии доминирующих и константных видов, связанное главным образом с различиями в увлажнении почвы. Например, в окрестностях пос. Тарей были описаны сообщества с более высоким (по сравнению с самым усредненным вариантом) покрытием *Cassiope tetragona*. В традициях доминантной классификации (Матвеева, 1978) кроме асс. *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* + *Tomenthypnum nitens* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* – *Dryas punctata* (что соответствует *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* vic. typical) была выделена еще и асс. *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* + *Tomenthypnum nitens* – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* – *Dryas punctata* + *Cassiope tetragona*. Во флористической классификации эта группа сообществ если и заслуживает выделения, то всего лишь в ранге фации. В том же районе, кроме описанных выше сообществ с несомкнутым покровом (пятнистые тундры с регулярно-циклической структурой), в близких экологических условиях встречаются сообщества с тем же составом доминантов и сходным набором высококонстантных видов, но со сплошным покровом и мелкобугорковым рельефом. В свое время я рассматривала мелкобугорковые и пятнистые тундры в пределах одной ассоциации именно на основании общности доминантов (Матвеева, 1968, 1978). Во флористической классификации, вероятно, нужно выделить хотя бы субассоциации, поскольку между этими типами сообществ имеются заметные различия в общем составе: пятнистые тундры значительно богаче, чем бугорковые, хотя преимущественно за счет мало-

обильных видов с низкой константностью. Эти сообщества составляют еще и пару в динамическом ряду.

На этих примерах я хотела показать, что система организации растительного покрова в тундровой зоне очень сложна: имеется варьирование синтаксона, с одной стороны, связанное с экологическими различиями в ландшафте, с другой – с географическими на широтном профиле. При таком подходе ассоциация представляется основной, но далеко не низшей единицей в иерархической классификационной системе. Выделение ассоциации целесообразно проводить на основе тщательного анализа варьирования состава и структуры сообществ на всем ее ареале. Пока что это было сделано только для нескольких ассоциаций на Таймыре.

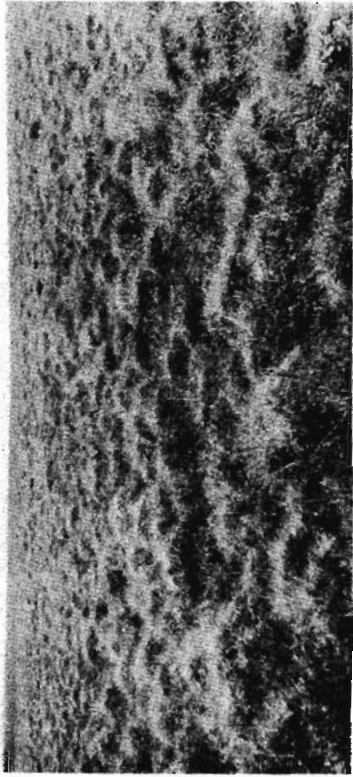
Из-за отсутствия данных по сходным типам сообществ из других районов Арктики я воздерживаюсь пока предлагать и полную иерархию высших единиц для данного синтаксона, но полагаю, что это будет новый класс сообществ, распространение которых ограничено азиатским и аляскинским секторами.

Описанная ассоциация распространена на плакорах всей тундровой зоны Таймыра и представлена в разных подзонах широтными викариантами. Но имеются ассоциации, ограниченные в своем распространении какой-либо одной подзоной.

В южных тундрах это в первую очередь – ассоциация, объединяющая сообщества с доминированием пушицы *Eriophorum vaginatum*. Это – западные «форпосты» кочкарных тундр, которые широко распространены в тундровой зоне в Восточной Сибири, на Чукотке и Аляске, где они занимают огромные пространства, и представляют собой зональную растительность южных тундр. Этот тип сообществ – благодатный объект для сравнительной синтаксономии. Именно на нем можно установить закономерности варьирования состава и структуры зонального типа сообществ на долготном градиенте. Информацию для такого анализа можно получить из описания формации *E. vaginatum* в русской литературе (Крючков, 1968; Катенин, 1988; Перфильева и др., 1991) и, в особенности, из первой валидной публикации по асс. *Sphagno-Eriophoretum vaginati* Walker et al., 1994 Аляски. Самый предварительный анализ показал, что в каждом долготном секторе в составе данного типа сообществ имеются виды, дифференцирующие географическое положение района, по которым можно выделять долготные викарианты ассоциации. Но иерархия синтаксонов обещает быть достаточно сложной. Не исключено, что целесообразнее будет различать несколько ассоциаций. Покажем это на примере кочкарников Таймыра, которые соответствуют субассоциации *typicum* упомянутой выше ассоциации на Аляске, но имеют небольшие отличия в составе и пока рассматриваются в ранге географического викарианта.

Асс. *Sphagno-Eriophoretum vaginati* subass. *typicum* Walker et al., 1994, викариант *Salix lanata* vic. nova (Прил.: табл. 11, рис. 21, А).

С о с т а в. В диагностическую группу входят доминанты: пушица *Eriophorum vaginatum* (на Таймыре – характерный преферентный вид) и сфагновые мхи *Sphagnum fimbriatum* и *S. squarrosum*. Содоминанты: *Betula nana*, *Ledum decumbens* и *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*; виды со значимым покрытием и высокой константностью – *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*; предположительно региональные характерные (селективные) виды с низким обилием: *E. subholarcticum* и *Pedicularis labradorica*. Большая группа видов, широко распространенных и в других зональных ассоциациях, имеет высокую константность: цветковые *Arctagrostis latifolia*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Salix pulchra* и *S. reptans*, мхи *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum* и *Polytrichum juniperinum*, печеночники *Ptilidium ciliare* и *Sphenobolus minutus*, лишайники *Cetraria cucullata*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *C. uncialis* и *Dactylina arctica*. Число видов в сообществах варьирует от 33 до 55, всего в ассоциации отмечено 100 видов, 27 из них встречены 1–3 раза.



В



Г

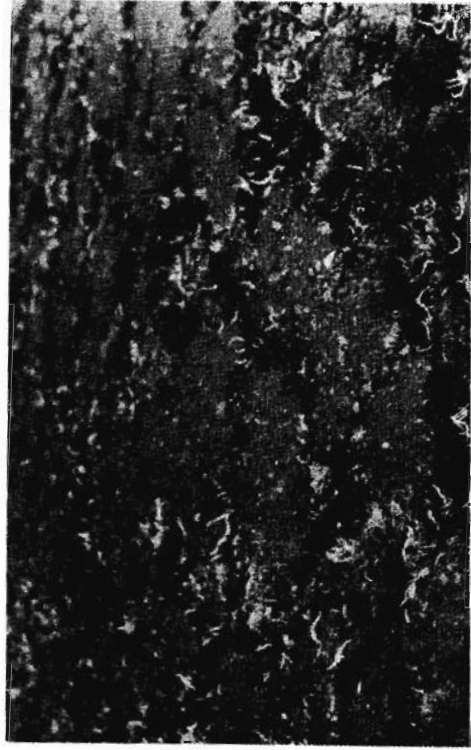
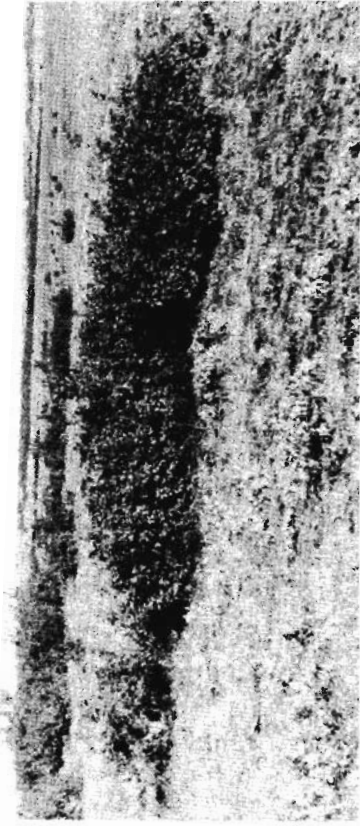


Рис. 21. Зональные растительные сообщества на Таймыре.

А - ас. *Sphalno-Egrophoretum vaginifolii* в ползоне южных тундр (пос. Кресты), В - ас. *Salix agrostiifoliae* - *Hudsonium alaskanum* с кустами *Alnus fruticosa* (пос. Кресты), Г - ас. *Salix agrostiifoliae* - *Hudsonium alaskanum* в ползоне южных тундр (пос. Диксон), Г - полигональное сообщество с доминированием *Artemisia frigida* в ползоне пустынных (мыс Челюскин)

Высокую константность имеет группа видов, отсутствующих в сообществах данного синтаксона на Аляске (Прил.: табл. 11), что и позволяет выделять, по крайней мере, географический викариант *Salix lanata* var. *nova*. Эти виды малообильны, и их присутствие не влияет на внешний облик сообществ.

Структура. Доминант *Eriophorum vaginatum* – плотнодерновинная пушица формирует кочки высотой 10–20 см и 20–30 см диаметром, которые занимают 40–50 % площади сообщества. Межкочечные понижения заняты моховой дерниной, преимущественно из сфагновых мхов. Имеются пятна голого грунта общей площадью не более 5 %. Пятна небольшие, неправильной формы, обычно не задернованы, нет даже корки накипных лишайников. Кочки пушицы играют особую роль в структуре кочкарных тундр. Другие растения используют их как субстрат и, поселяясь на них, образуют микрогруппировки фитогенного происхождения (Полозова, 1970). Сообщества гетерогенны по структуре, но ассоциация имеет высокую степень гомотонности и безошибочно распознается визуально.

Местообитание. Сообщества ассоциации на Таймыре встречаются на высокой пойменной и первой надпойменной (на невысоких округлых холмах, низких увалах, окаймляющих или разделяющих обширные болотные депрессии, перемычках между увалами типа седловин) террасах. На основании некоторых различий в составе выделены 2 варианта.

Распространение. На Таймыре ассоциация имеет ограниченное распространение в подзоне южных тундр (Матвеева, Заноха, 1986а) и еще более редка в типичных тундрах (Матвеева, 1978).

Вариант *Dicranum angustum* var. *nova*. Высокая константность и заметное обилие *Dicranum angustum*, а также *Sphagnum rubellum* и *Rubus chamaemorus* дифференцируют этот вариант, который встречается на высокой пойменной террасе. Характерный признак местообитания – торфянистость и высокая влажность почвы.

Вариант *Pedicularis capitata* var. *nova*. В состав дифференцирующей группы входят *Dryas punctata*, *Luzula nivalis*, *Pedicularis capitata*, *P. lapponica*, *Salix reptans*, *Valeriana capitata*, *Polygonum viviparum*, которые, за исключением мытников, встречаются в других синтаксонах. Вариант описан на 1-й надпойменной террасе на низких холмах и увалах с тяжелосуглинистыми почвами без торфянистого горизонта.

Замечания. Сравнение данных только из двух районов показывает сложность проблемы классификации синтаксонов, имеющих обширный ареал. Но одновременно это говорит о необходимости сравнительного анализа состава сообществ на всем ареале для адекватного отражения различий в иерархии синтаксонов.

В подзоне южных тундр, где ассоциации *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* и *Sphagno-Eriophoretum vaginati* являются зональными типами, они занимают разные элементы ландшафта и имеют своеобразный облик, а потому хорошо распознаются визуально. Но значительные пространства на самых плоских частях относительно низких увалов заняты своеобразными сообществами – переходными между ними по структуре и составу. В таких сообществах пятна голого грунта – обязательный и регулярный компонент горизонтального расчленения покрова. В центре пятен, а также по их краям располагаются кочки пушицы. К ним, как и в типичных кочкарниках, приурочены кустарнички *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* и *Ledum decumbens*. Валик вокруг пятна грунта образован осоково-моховой группировкой из *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и другими сопутствующими видами, как в *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*, но также и кочками пушицы. В моховом покрове нет сфагновых мхов или они единичны, а среди цветко-

вых растений отсутствуют столь характерные для кочкарников *Hierochloë alpina*, *Ranunculus lapponicus* и *Empetrum subholarcticum*. С нашей точки зрения (Матвеева, Заноха, 1986а), это явный случай состояния динамического перехода от одной ассоциации к другой. В зависимости от того, на какой стадии перехода находится конкретное сообщество, в нем сильнее проявляются черты структуры и состава того типа, к которому оно ближе. Если принять точку зрения Городкова (1935), который рассматривал пушицевые кочкарные сообщества в тундровой зоне как заключительный этап болотного ряда сообществ, то сообщества обсуждаемого типа представляют собой переходную стадию от болотной гидросерии к элювиальной мезосерии (Разумовский, 1981). Подобные переходные сообщества были описаны в подзонах южных (пос. Кресты) и типичных (пос. Тарей) тундр (Матвеева, 1978; Матвеева, Заноха, 1986а). На Аляске М. Уолкер с соавторами (Walker et al., 1994b) выделяют в составе асс. *Sphagno-Eriophoretum vaginati* фацию с доминированием *Carex bigelowii*, в которой *Eriophorum vaginatum* имеет низкое обилие и даже может отсутствовать.

Особое положение в ландшафте южных тундр занимают сообщества с высоким обилием *Alnaster fruticosa*. Это самый высокий кустарник, который не только растет на плакорах, но и формирует на них густые заросли. Хотя его активность в ландшафте несколько ниже, чем у *Betula nana*, именно ольховник и образуемые им сообщества в наибольшей степени дифференцируют подзону южных тундр на Таймыре, поскольку этот вид на севере не выходит за пределы южных тундр. Сообщества с его доминированием наиболее продвинуты в сукцессионном ряду по сравнению со всеми остальными. Это последняя, кустарниковая, стадия покрова, предшествующая формированию древесных сообществ. В окрестностях пос. Кресты только в сообществах с доминированием *A. fruticosa* на плакорах единично встречается единственный представитель деревьев *Larix sibirica*.

На начальных стадиях ольховник – это чужак, внедрившийся в виде одиночных кустов в сообщество с уже сформировавшимся составом и структурой покрова. Вместе с ним в травяно-кустарничковом ярусе не появляются новые растения. Единственный вид, который можно зачислить в свиту *A. fruticosa* – борельный кустарник *Salix hastata*. В результате расселения кустов ольховника и постепенно возрастающей сомкнутости кустарничкового яруса меняются обилие и проективное покрытие приземных ярусов при сохранении их состава. Легко прослеживаются все стадии – от поселения одиночных кустов через редкие скопления до почти сомкнутых, труднопроходимых зарослей. *A. fruticosa* – мощный эдификатор, в сравнение с которым не идет ни один из остальных видов в южных тундрах. Конечный итог этой сукцессии – образование мертвопокровных ольшаников. Они не занимают больших площадей, поскольку этот тип сообщества не соответствует макроклимату. Плотный слой опада из неразложившихся листьев ольховника препятствует оттаиванию мерзлоты. В августе в центре густых зарослей оттаивает около 10 см грунта, в то время как на открытых участках уровень мерзлоты в это время опускается на 80–90 см (Матвеева, Заноха, 1986а). Ухудшение гидротермического режима приводит к отмиранию кустов и деградации кустарничкового яруса.

Самую большую площадь в районе наших исследований в окрестностях пос. Кресты занимают сообщества, находящиеся на промежуточной стадии, когда первоначальное сообщество еще не утратило свойственных ему черт состава и структуры, а конечное – мертвопокровный ольшаник – еще не сформировалось (рис. 21, Б). Заросли ольховника встречены, по крайней мере, в трех разных типах местообитания. Состав и структура нижних ярусов определяются тем, в какие сообщества (которые, кстати, в их первоначальном виде обычно располагаются тут же, за пределами кустарничковых зарослей) внедрился этот вид.

Наиболее часто ольховник расселяется на плакорах в сообществах *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* vic. *Pinguicula villosa*. Но его заросли были описаны в сырых лощинах с доминированием в моховом покрове *Tomenthypnum nitens* и *Drepanocladus revolvens* и значительным участием *Equisetum arvense*, а также на щелнистых выходах алевролитов и на песчаных холмах (см.: Матвеева, Заноха, 1986а).

Пока еще не проводилось полного анализа сообществ с доминированием *A. fruticosa*. Предварительно можно сказать, что в доминантной системе они объединяются в одну экологически неоднородную формацию (Матвеева, 1985), а во флористической – будут выделены в фации или варианты соответствующих ассоциаций. Какова бы ни была иерархия сообществ с *A. fruticosa*, они – хороший диагностический признак подзоны южных тундр.

Следующая ассоциация, замещающая на плакорах асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*, хорошо дифференцирует подзону арктических тундр.

Асс. *Salici polaris* – *Hylocomietum alaskani* ass. nova (Прил.: табл. 12, рис. 21, В).

Состав. Диагностическая группа – кустарничковые ивы *Salix arctica* и *S. polaris* (в некоторых районах только последний вид) и доминирующий мох *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Высокие обилие и встречаемость имеют общие с асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* мхи *Tomenthypnum nitens* и *Aulacomnium turgidum*. В дифференцирующую группу входят травы: *Alopecurus alpinus*, *Cerastium bialynickii*, *Draba alpina*, *Luzula nivalis* и *Saxifraga hirculus*, мхи *Drepanocladus uncinatus*, *Pseudostereodon procerrimum* и *Thuidium abietinum* и лишайники *Ochrolechia frigida* и *Rinodina turfacea*.

Структура. Характерен регулярно-циклический тип горизонтальной структуры упрощенного 2-членного вида (Матвеева, 1988б, см. рис. 30 в гл. 4). В отечественной литературе такие сообщества называют полигональными тундрами. Модуль состоит из полигона и окружающей его трещины. На поверхности полигона голый грунт занимает до 95 % (или 55 % площади сообщества). Преимущественно моховая дернина заполняет трещины. Ширина моховых полос 20–25, а в стыках трещин – 30–40 см. Диаметр пятен грунта 50–70 см. Число полигонов на 100 м² – около 100. На поверхности полигона единичные растения приурочены к мелким трещинкам усыхания, в летнее время покрывающим поверхность грунта. Реже вдоль таких трещинок образуются небольшие скопления мхов, накипных лишайников и иногда трав, но сплошной органогенной корки нет. Толщина моховой дернины в трещинах между полигонами 7–10 см.

В разрезе моховая дернина имеет вид воронки. Она зависит над глубокой трещиной: под живой и омертвевшей частями дернины – пустота. По краям она «наползает» на края полигона, где ее толщина не более 1–2 см. Моховая дернина пронизана корнями и стеблями карликовых ив, доминантов надмохового яруса. Их проективное покрытие на поверхности мхов достигает 30 %. Почти все остальные виды цветковых растений, а также листоватые и кустистые лишайники селятся на краю тонкой моховой дернины. Виды разнотравья, поселяясь на границе моховой дернины, образуют красочную кайму вокруг голого грунта. Нанорельеф почти не выражен, но иногда есть небольшая выпуклость поверхности грунта на полигонах и слабая вдавленность поверхности моховой дернины в трещинах. Растительность в трещинах вполне устойчива, а на поверхности полигонов развита пионерная группировка.

Местообитание. На Таймыре ассоциация встречается на водоразделах в плакорных условиях на очень пологих склонах (1–2°) любой ориентации или почти горизонтальных поверхностях на широких увалах между долинами рек и ручьев с умеренной влажностью почв летом и небольшим (около 20 см) снежным покровом зимой. Глубина сезонного протаивания мерзлоты в конце августа

около 50 см. Почвы суглинистые, реакция среды почти нейтральная. Как и асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*, она занимает территории, наиболее усредненные по всем параметрам среды и отвечает понятию зональной растительности в соответствующей подзоне.

Распространение. Ассоциация широко распространена по всему Таймыру в подзоне арктических тундр. Приведенные описания сделаны в районе р. Убойной. Имеются еще описания из окрестностей пос. Диксон и бухты Марии Прончищевой (Матвеева, 1979б). За пределами Таймыра ассоциация встречается на Новосибирских островах (Городков, 1956; Александрова, 1963), на о-ве Четырехстолбовом (Заславская, Плиева, 1983) и, вероятно, вдоль всего побережья арктической Сибири.

Замечания. Ранее описывалась, но без достаточной документированности, под названием «ивково-моховая полигонально-пятнистая тундра» (Городков, 1956; Александрова, 1963; Матвеева, 1979б). Данная ассоциация замещает асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* на северном пределе в подзоне арктических тундр. В южной части этой подзоны (пос. Диксон и р. Убойная) распространены сообщества обеих ассоциаций, в северной (бухта Марии Прончищевой) остается лишь описываемая ассоциация. В тех районах, где они еще встречаются вместе, *Salici polaris* – *Hylocomietum alaskani* занимает более дренированные, открытые ветру, малоснежные участки по сравнению с *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* *vic.* *Parmelia omphalodes*. Специальное исследование, проведенное в бассейне р. Убойной (Щербакова, 1989), убедительно показало, что сообщества этих ассоциаций представляют собой сукцессионный хронохорологический ряд. Они имеют сходные флористический состав и структуру. Основное различие состоит в том, что в асс. *Salici polaris* – *Hylocomietum alaskani* (I) отсутствуют 2 ведущих доминанта асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* (II): осока *Carex ensifolia* *ssp. arctisibirica* и кустарничек *Dryas punctata*. В более раннем сукцессионном варианте (I) выше доля голого грунта и нет валика, который формируют названные доминанты в более продвинутом варианте (II). Ассоциация *Salici polaris* – *Hylocomietum alaskani* – стадия, предшествующая конечной в растительном покрове в южной части подзоны арктических тундр и конечная в условиях экстремального климата ее северной части.

Описанные зональные ассоциации не исчерпывают полного набора сообществ на водоразделах Таймыра в пределах тундровой зоны. Но именно они занимают наибольшие площади в ландшафтах и в наилучшем виде диагностируют подзоны. На них хорошо видно, какие изменения в составе и структуре сообществ происходят на широтном профиле.

ИНТРАЗОНАЛЬНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ АССОЦИАЦИИ

Класс *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* R. Тх. 1937.

Данный класс объединяет богатые видами мхов сообщества мочажин верховых и низинных болот, олиго-эуτροφных водоемов и маршей, в основном с кислой реакцией среды, но, возможно, и кальцефитных местообитаний; обычно наличие торфа, но вероятно и сильная минерализация; вода застойная или поверхностно текущая.

На Таймыре в этот класс входят сообщества переувлажненных эуτροφных и мезотрофных местообитаний в приозерных, межувальных и долинных депрессиях рельефа, на заливаемых поймах и надпойменных террасах, окрайках мелководных озер и мелких термокарстовых мочажин.

В отечественной литературе по тундроведению к этому типу сообществ относят низинную растительность мочажин и центральных частей полигонов полигональных болот в подзоне типичных тундр, мочажины плоскобугристых болот в южных тундрах, гомогенную растительность в ложбинах стока на севере типичных и в арктических тундрах. Для них характерно близкое залегание минеральных горизонтов при толщине торфяного и/или торфянистого слоев 10–15 см. Корни большинства цветковых растений достигают минерального субстрата. Мерзлота оттаивает примерно на 40 см. Растительный покров гомогенен, с 2- или 3-ярусной вертикальной структурой – моховой ярус толщиной 5–8 см и травяной ярус, иногда с примесью кустарников, высотой до 20 см.

Из характерных видов этого класса, который описан в Европе, во флоре Таймыра присутствуют *Carex rariflora*, *Eriophorum angustifolium*, *Juncus castaneus*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Comarum palustre*, *Calamagrostis neglecta*, *Drepanocladus revolvens*, *D. exannulatus* и *Tomenthypnum nitens*. Не все из них имеют дифференцирующее значение для сообществ данного класса. Так, *T. nitens* более характерен для минеральных субстратов с умеренным увлажнением, включая и зональные сообщества на плакорах. *C. neglecta* и *P. sceptrum-carolinum* – редкие виды в южной части тундровой зоны, растущие в умеренно влажных условиях.

Описанные ассоциации могут быть помещены в порядок Tofieldialia Preising in Oberdorfer 1950. Для них был предложен союз Caricion stantis Matveyeva 1994. Дифференцирующая группа этого союза включает цветковые растения *Caltha arctica*, *Carex stans*, *Dupontia fisheri*, *Pedicularis sudetica*, *Salix reptans*, мхи *Calliergon giganteum*, *Campylium zemliae* и *Drepanocladus revolvens* и печеночники *Leiocolea rutheana* и *Chiloscyphus* sp.

Асс. Meesio triquetris – Caricetum stantis Matveyeva 1994 (Прил.: табл. 13).

С о с т а в. Характерные (селективные и преферентные) виды – пушица *Eriophorum russeolum*, мхи *Meesia triquetra*, *Cinclidium latifolium*, *Polytrichum jensenii* и *Drepanocladus revolvens*. Доминанты и константные виды: травы *Carex stans* и *Pedicularis sudetica* и мхи *Calliergon giganteum*, *Campylium zemliae* и *Drepanocladus vernicosus*.

С т р у к т у р а. Растительный покров обычно 2-ярусный. Гомогенный травяной ярус сложен *Carex stans* 20–25 см высотой и до 80 % сомкнутости, часто с заметным участием кустарника *Salix reptans* той же высоты, что и осока. Моховой ярус 6–8 см толщины иногда мозаичен, но чаще мхи образуют смесь. Местами низкие осоки *Carex rariflora* и *C. chordorrhiza* формируют густой ярус высотой 10 см. Число видов в сообществе варьирует от 15 до 35. Все они представлены на площади 9 м², а виды с высокой встречаемостью (2–4-й классы) – на 1 м². Всего для ассоциации найдено 37 видов. Сообщества гомогенны по составу, а ассоциация отличается высокой гомотонностью.

М е с т о о б и т а н и е. Ассоциация характерна для мочажин низинного типа в полигональных и плоскобугристых болотах, занимает слабовогнутые депрессии между водораздельными увалами, берега мелких термокарстовых озер и пойменные террасы. Увлажнение относительно застойное, постоянное в течение всего вегетационного периода. Весной и осенью высота воды достигает 5–10 см. В очень сухое лето воды над поверхностью мохового покрова может не быть.

Р а с п р о с т р а н е н и е. На Таймыре встречается от юга тундровой зоны до юга подзоны арктических тундр. В южных тундрах приурочена к низинам плоскобугристых болот, в средней части типичных – к центральным частям полигонов и ложбинам между ними в полигональных болотах и болотно-тундровых комплексах, на севере подзоны типичных тундр и самом юге арктических – в гомогенных низинных болотах в приозерных депрессиях и поймах рек. Вероятно, не менее широко распространена и за пределами Таймыра, в сибирском секторе

от Ямала до Чукотки, но из-за недостатка сведений утверждать это с полной уверенностью пока нельзя. В тундровой части Якутии, в том числе в низовьях р. Лены, эта ассоциация, во всяком случае, представлена (Петровский, 1959; Перфильева и др., 1991).

В ассоциации выделены 2 викарианта, которые являются широтными варранциями и замещают друг друга на зональном профиле. Они имеют сходный облик, а также состав доминантов и одинаковую экологию. Сообщества викарианта *Salix myrtilloides* распространены в подзоне южных тундр, а викарианта *typical* – в типичных тундрах. Разное широтное положение – причина различий во флористическом составе, связанных с географическим распространением видов.

Викариант *Salix myrtilloides* Matveyeva 1994.

Характерные виды – *Carex rotundata* и *Salix myrtilloides*. Распространен только или преимущественно в южной части тундровой зоны. Виды, дифференцирующие данный викариант от *typical* – *Betula nana* и *Salix pulchra*, – очень часто встречаются в различных синтаксонах в подзоне южных тундр. Присутствие редких сфагновых мхов (*Sphagnum obtusum*, *S. subsecundum*, *S. balticum* и *S. aöngstroemii*), а также красивого (и заметного!) лютика с белыми цветками *Ranunculus pallasii* также отличает данный викариант.

Викариант *typical* Matveyeva 1994.

Дифференцирующие виды по сравнению с предыдущим викариантом – *Calliergon giganteum*, *Campylium zemliae*, *Cinclidium latifolium* и *Dupontia fisheri*. Присутствуют в ассоциации в подзоне типичных тундр. Осоки *Carex rariflora* и *C. chordorrhiza* могут быть иногда обильны и иметь высокую константность (но всегда в разных сообществах данного викарианта) либо отсутствовать. Присутствие любого из этих двух видов не связано с изменениями в составе синтаксона, но меняет вертикальную структуру, поскольку они формируют третий ярус. *Eriophorum angustifolium* имеет более высокую константность там, где много *Carex chordorrhiza*. (Южнее, в викарианте *Salix myrtilloides*, эти 2 вида растут вместе.) В пределах викарианта *typical* можно выделить 3 варианта: *var. typicum*, *var. Carex rariflora* и *var. Carex chordorrhiza*, которые встречаются во внешне одинаковых условиях и часто соседствуют.

З а м е ч а н и я. На Таймыре ассоциация описывалась под названием «осоково-моховые болота» (Матвеева и др., 1973; Ары-Мас..., 1978; Боч, 1980; Матвеева, Заноха, 1986а; Пospelова, 1994), но приводились списки стационарных участков без повторности описаний либо давалось краткое описание без таблиц. В арктической Якутии описан очень похожий, но обедненный тип под названием «прямостоящеосоково-гигрофитно-зеленомошное болото» (Перфильева и др., 1991).

Ассоциация *Poa arcticae* – *Dupontietum fisheri* Matveyeva 1994 (Прил.: табл. 14).

С о с т а в. Группа видов, включающая травы с широкой экологической амплитудой и по отдельности растущие в широком спектре биотопов и синтаксонов, дифференцирует данную ассоциацию от асс. *Meesio triquetris* – *Caricetum stantis*. Дифференцирующая комбинация – *Calamagrostis holmii*, *Cardamine pratensis*, *Cerastium regelii*, *Equisetum arvense*, *Poa arctica*, *Polemonium acutiflorum*, *Rumex arcticus*, *Ranunculus borealis*, *Saxifraga cernua*, *S. hirculus* и *Stellaria edwardsii*. Мхи *Bryum pseudotriquetris* и *B. tortifolium* имеют здесь более высокую, чем в предыдущей ассоциации, константность. *Mnium rugicum* – хороший дифференцирующий, предположительно характерный, вид на Таймыре. Большинство видов имеет константность выше 80 %. Редких мало. Число видов в сообществе варьирует от 14 до 24. Самые обильные из них – *Carex stans* и *Dupontia fisheri* – дифференцирующие таксоны единиц выше союза. В 42 описаниях синтаксона имеется континуум в обилии этих двух видов от абсолютного доминирования

Carex stans через постепенное уменьшение его обилия до абсолютного доминирования *Dupontia fisheri* (Матвеева, 1994, табл. 4). На концах этого градиента есть небольшие различия в составе.

Структура. Двухъярусные сообщества имеют гомогенную горизонтальную структуру. Почти сплошной полидоминантный моховой ярус 6–8 см толщиной и густой травяной ярус 20 см высотой слагаются 2 доминантами. Иногда есть еще один травяной ярус до 10 см высотой из *Cardamine pratensis*, *Cerastium regelii* и *Saxifraga cernua*.

Местообитание. Сообщества ассоциации характерны для U-образных долин ручьев, в которых весной после таяния снега и осенью во время дождей идет мощный поверхностный сток воды.

Распространение. Ассоциация, вероятно, имеет широкое распространение в северной части подзоны типичных тундр Таймыра, но пока описана только в бассейне р. Рагозинки.

Различаются 2 варианта (фации) с преобладанием одного из двух доминантов: var. *Carex stans* и var. *Dupontia fisheri* – и континуум между ними.

Замечания. Две ассоциации – *Meesio triquetris* – *Caricetum stantis* и *Poo arcticae* – *Dupontietum fisheri* – были описаны в бассейне р. Рагозинки, в 80 км южнее Диксона. Они имели хорошие дифференцирующие группы видов, и не возникало проблемы при различении сообществ этих синтаксонов в поле. Когда позднее были получены данные из более северного района бассейна р. Убойной, ожидалось, что растительные сообщества U-образных долин будут относиться ко второй из названных ассоциаций. Однако оказалось, что они занимают промежуточное положение между двумя ассоциациями. В них имеются виды из группы дифференцирующих как асс. *Meesio triquetris* – *Caricetum stantis* (мхи *Meesia triquetra*, *Cinclidium arcticum*, *C. latifolium* и *Drepanocladus revolvens*), так и асс. *Poo arcticae* – *Dupontietum fisheri*: травы *Alopecurus alpinus*, *Cardamine pratensis*, *Cerastium regelii*, *Eriophorum angustifolium* и *Saxifraga cernua* и мхи *Bryum pseudo-triquetris*, *Mnium rugicum* и *Brachythecium mildeanum*. Но есть также группа видов, которую можно встретить только в сообществах этого северного района. По крайней мере, 2 из них (*Calliergon sarmentosum* и *Chryso-splenium alternifolium*) имеют высокие обилие и константность. Было предложено (Матвеева, 1994) рассматривать сообщества из бассейна р. Убойной как географический викариант *Calliergon sarmentosum* в асс. *Poo arcticae* – *Dupontietum fisheri*, поскольку они распространены в тех же экологических условиях, что и данная ассоциация, но только в подзоне арктических тундр.

Две описанные ассоциации, конечно, не исчерпывают всего разнообразия растительности переувлажненных местообитаний, но являются наиболее обычными и ландшафтообразующими типами сообществ этого крупного класса местообитаний, занимающими большие площади во всех подзонах тундровой зоны.

Очень обычны на Таймыре сообщества с доминированием *Dryas punctata*. Они распространены по всей тундровой зоне и встречаются на разных субстратах (пески, супеси или щебнистые выходы коренных пород), но в сходных условиях, а именно на выступающих участках рельефа, мало- или бесснежных зимой. Сообщества могут иметь разную структуру: от предельно разреженного покрова с редкими куртинами дриады до полигонально-сетчатого с остаточными пятнами грунта или даже до почти сплошного. Это монодоминантные сообщества, в которых доминант *D. punctata* растет в форме шпалеры, прижатой к земле. Состав остальных видов даже на разном субстрате варьирует слабо, различия бывают вызваны скорее подзональным положением. За исключением небольшого числа видов, входящих в диагностическую группу, остальные малоспецифичны и растут в широком диапазоне условий.

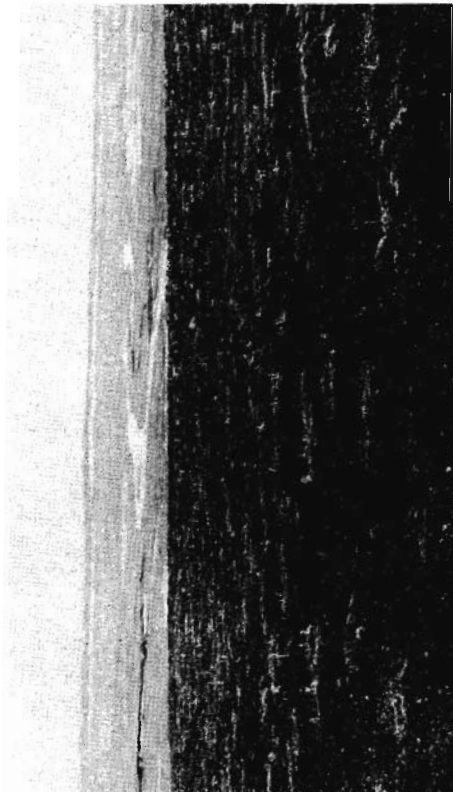
Данные сообщества относятся к классу *Carici rupestris* – *Kobresietea* Ohba 1974. Из группы характерных видов этого класса на Таймыре в описанной ниже ассоциации встречены *Androsace chamaejasme*, *Astragalus subpolaris*, *Carex rupestris*, *Lloydia serotina*, *Pedicularis oederi* и *Tofieldia coccinea*. Все виды, за исключением астрагала, дифференцируют широтные викарианты и варианты внутри ассоциации. Для арктической Сибири был предварительно предложен (Ohba, 1974) союз *Oxytropidion nigrescentis* prov. в составе порядка *Kobresio-Dryadetalia* Ohba 1974. Полагаю, что можно признать предложенный союз, для которого предлагаемая ассоциация будет первым валидным синтаксоном. Характерные преферентные виды этого союза на Таймыре – *Dryas punctata* и *Oxytropis nigrescens*. Описанные в разные годы и в разных районах Таймыра дриадовые сообщества отнесены к одной ассоциации.

Асс. *Rhytidio rugosi* – *Dryadetum punctatae* ass. nova (Прил.: табл. 15, рис. 22, А).

Состав. В диагностическую группу входит прежде всего *Dryas punctata* – вид с широкой экологической амплитудой на Таймыре, но только в сообществах данной и близких к ней ассоциаций он является абсолютным доминантом, выполняющим важную средообразующую функцию. Именно в данной ассоциации дриада имеет наилучшую жизненность, образует огромные куртины и обильно плодоносит, что позволяет считать ее видом-опуленом (характерный таксон не только по константности и обилию, но и по жизненности). Еще несколько видов образуют комбинацию, которая позволяет легко определить принадлежность сообщества к ассоциации. Среди них кустарничек *Salix nummularia*, бобовые *Astragalus subpolaris* и *Oxytropis nigrescens*, а также *Minuartia arctica*. Из споровых – это прежде всего характерный вид – мох *Rhytidium rugosum*, менее заметные, но довольно легко узнаваемые в поле *Pogonatum urnigerum*, *Polytrichum piliferum* и *Tortula ruralis*, а также лишайники *Bryoria nitidula*, *Cetraria nivalis*, *Hypogymnia subobscura* и *Pertusaria coriacea*. Большая группа видов, широко распространенных в зональных ассоциациях, и здесь имеет высокую константность. Из цветковых это *Festuca brachyphylla*, *Luzula confusa*, *Minuartia macrocarpa*, *M. rubella*, *Parrya nudicaulis*, из мхов – *Aulacomnium turgidum* и *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Довольно большая группа лишайников, как кустистых (*Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cetraria cucullata*, *Cornicularia divergens*, *Dactylina arctica*, *Stereocaulon alpinum*, *Thamnotia vermicularis*), так и накипных (*Lecanora epibryon*, *Ochrolechia frigida*, *Pachyospora verrucosa*, *Rinodina turfacea*), – постоянный, а иногда достаточно заметный компонент покрова (до 10 % покрытия). Число видов в сообществах варьирует от 51 до 78. В ассоциации отмечено около 220 видов, из которых $\frac{1}{4}$ встречена 1–3 раза.

Структура. Сообщества имеют 3 типа горизонтальной структуры. На выходах коренных пород наиболее обычны куртинные тундры со спорадично-пятнистым типом (см. гл. 5). Куртины дриады имеют вид шпалеры толщиной 2–3 см. сложной конфигурации, площадью 1–2 м². Они разбросаны в сообществе без видимой регулярности. Расстояние между куртинами варьирует от 0.5 до 1 м. Проективное покрытие в разных сообществах меняется от 10 до 60 %. В куртинах дриады поселяются многие виды, особенно бокоплодные мхи и кустистые и листоватые лишайники. Но значительная часть видов растет между ними, а некоторые (*Astragalus subpolaris*, *Novosieversia glacialis*, *Oxytropis nigrescens*) сами образуют куртины, хотя и значительно меньших размеров (рис. 22, А). На щебнистом, с примесью мелкозема грунте довольно обильными бывают накипные лишайники родов *Ochrolechia*, *Pertusaria* и *Rinodina* (в сумме 5–10 %), а также поселяются пионерные мхи (*Polytrichum piliferum*, *Racomitrium canescens*, *Tortula ruralis*).

А



Б



В



Г

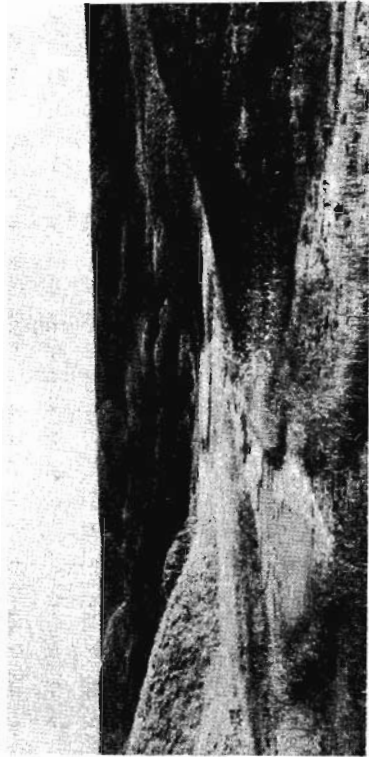


Рис. 22. Интразональные растительные сообщества на Таймыре.

А - асс *Rubus rugosus* - *Dryas octopetala* на щебнистых выходах алевролитов (р. Сирадзевей); Б - асс *Fedicularia verticillata* - *Aspidagrostis* на южных склонах (р. Рагозинка); В - асс *Siumolopis* - *Phippietum* сопяппае на эродированных буграх; Г - асс *Deschampsia* - *Sclerostichum* гедеи в верховьях ручья (р. Рагозинка)

На супесях и песках с полигональным растрескиванием грунта покров имеет регулярно-циклический тип структуры (см. гл. 5). Трещины в таких сообществах узкие (1–2 см), а полигоны маленькие (до 50 см в поперечнике). Дриада образует кайму по периферии полигонов, мхи заполняют трещины между ними, а накипные лишайники образуют корочку на грунте в центре полигонов. Проективное покрытие 30–60 %.

На всех типах субстрата изредка можно встретить сообщества с почти сплошным покровом дриады и остаточными пятнами грунта. Они несколько беднее по составу, в основном за счет редких и необильных видов.

Место обитание. Самые обычные местообитания – это кромки высокого коренного берега долины реки, высокие холмы с плоской вершиной или выходы коренной породы с мелким щебнем на выровненной поверхности. Условия, определяющие длительность существования ассоциации, – хороший дренаж, малоснежность зимой, снежная и ветровая коррозия.

Распространение. В пределах тундровой зоны ассоциация распространена по всему Таймыру. Это обычный интрастенозональный элемент растительного покрова, хотя и не занимающий значительных площадей. Вероятно, она имеется как к западу, так и к востоку от полуострова в пределах ареала *Dryas punctata*.

Из-за обширности ареала в широтном направлении в ассоциации выделены 2 викарианта, поскольку в ее составе, так же как и в зональной асс. *Carici arctisibiricae* – *Nyctocomietum alaskani*, есть различия, связанные с распространением видов на широтном градиенте.

Викариант *Tofieldia coccinea* var. *nova* (Прил.: табл. 15, оп. 1–6).

Дифференцирующая группа состоит преимущественно из видов, широко распространенных во многих синтаксонах в подзоне южных тундр (*Betula nana*, *Pedicularis capitata*, *Polygonum bistorta*, *Vaccinium uliginosum*) и имеющих более ограниченное распространение, но не только в данной ассоциации (*Arctous alpina*, *Claytonia joanneana*, *Dianthus repens*, *Hedysarum arcticum*, *Koeleria asiatica*, *Valeriana capitata*). Большую верность именно данной ассоциации имеют введенный в название *Tofieldia coccinea*, а также *Pedicularis dasyantha*. Характерно, что в сообществах на разных субстратах (оп. 1–3, 5, 6 на супесях и оп. 4 на щебнистых выходах алевролитов) различий в составе нет. Викариант встречается только в подзоне южных тундр. Описания сделаны в окрестностях пос. Кресты.

Викариант *Eritrichium villosum* var. *nova* (Прил.: табл. 15, оп. 7–34).

Это основной викариант, распространенный в подзонах типичных и арктических тундр. Для него характерно присутствие с высокой константностью многих гемиарктов (*Gastrolychnis affinis*, *Pedicularis oederi*, *Saussurea tilesii*), эварктов (*Draba alpina*, *Eritrichium villosum*, *Lloydia serotina*, *Novosieversia glacialis*, *Salix polaris*) и даже гиперарктов (*Draba subcapitata*), появляющихся в данной ассоциации только в середине зоны. Викариант описан в подзоне типичных тундр (реки Рагозинка и Сырадасай), но имеющиеся у нас описания из бухты Марии Прончищевой (Матвеева, 1979б) и бассейна р. Убойной (неопубликованные данные) свидетельствуют, что он распространен и в подзоне арктических тундр.

В пределах викарианта выделены 2 варианта.

Вариант *typical* var. *nova* (Прил.: табл. 15, оп. 7–25).

Основной вариант представлен на субстратах со слабокислой реакцией (на супесях и щебнистых выходах алевролитов). В нем имеются виды (травы *Luzula tundricola*, *Poa alpigena*, *Saxifraga hieracifolia*; мхи *Cirriphyllum cirrosum*, *Pseudostereodon procerimum*, печеночник *Gymnomitrium corallioides*; лишайники *Cladonia coccifera*, *Dactylina ramulosa*, *Lobaria linita*, *Pertusaria panyrga*), которые можно отнести к дифференцирующей группе всего викарианта, но они отсутствуют на основных субстратах. Различия в составе на супесях (оп. 7–17) и выходах

алевролитов (оп. 18–25) в одном районе (р. Рагозинка) состоят в более низкой константности видов дифференцирующей группы этого варианта на щебнистом субстрате.

Вариант *Androsace chamaejasme* s. l. var. nova (Прил.: табл. 15, оп. 26–34).

Описан в западных отрогах хребта Бырранга в бассейне р. Сырадасай на основных, кальцийсодержащих, щебнистых субстратах. Дифференцирующая группа включает относительно редкие для Таймыра виды: *Androsace chamaejasme* s. l., *Braya purpurascens*, *Carex rupestris*, *Oxytropis arctica*, *O. tichomirovii*, *Pedicularis amoena*. Относительно обилен мох *Drepanocladus uncinatus*, более характерный для нивальных местообитаний.

З а м е ч а н и я. Ранее для Таймыра ассоциация описывалась под следующими названиями: разнотравно-лишайниково-дриадовые, разнотравно-дриадовые сообщества (Матвеева, 1978), лишайниково-дриадовая куртинная тундра (Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1979б), лишайниково-кустарничково-дриадовые и дриадовые куртинные сообщества с несомкнутым покровом (Матвеева, Заноха, 1986а).

Луговая растительность Таймыра была объектом специального исследования, которое выполнила Л. Л. Заноха (1993, 1995а, 1995б). Классификация была проведена только до уровня ассоциаций, поскольку пока еще слишком мало сведений из других регионов, в связи с чем выделение синтаксонов более высокого ранга было признано преждевременным. Разнотравно-злаковые сообщества южных склонов отнесены к трем ассоциациям. Основная ассоциация – *Pediculari verticillatae* – *Astragaletum arcticum* Заноха 1993 с тремя викариантами (*Campanula langsdorffiana* в южных тундрах, typical в типичных тундрах и *Potentilla hyperarctica* в арктических тундрах) – распространена по всей зоне в пределах Таймыра (рис. 22, Б). Различия в видовом составе имеют ту же причину, что и в сообществах плакоров, дренированных бесснежных и заболоченных местообитаний и связаны с изменениями распространения видов вдоль широтного климатического градиента.

Две другие ассоциации имеют более ограниченное распространение.

Ассоциация *Sanguisorbo officinalis* – *Allietum shoenoprasii* Заноха 1995 известна пока только из одного района в западной части Таймыра, в низовьях р. Рагозинки. Сообщества приурочены к скалистому южному берегу реки. По мнению Занохи (1995а), к ней, вероятно, близки сообщества, описанные Городковым (1926) и Игошиной (1931) с Полярного Урала, а также и сообщества из подзоны южных тундр Таймыра в окрестностях пос. Кресты на р. Пясины, описанные под условным названием асс. *Veratrum lobelianum* – *Sanguisorba officinalis* (Матвеева, Заноха, 1986а). Однако недостаток материалов не позволяет достоверно судить об ареале ассоциации.

Ассоциация *Saxifraga hirculi* – *Poetum alpigenum* Заноха 1995 встречается в основном в подзоне арктических тундр (вик. *Saxifraga cespitosa*) и ограниченно – в северной части типичных (вик. *Equisetum boreale*). Она замещает асс. *Pediculari verticillatae* – *Astragaletum arcticum* на широтном профиле и представляет собой самый северный тип луговых сообществ северного полушария (Заноха, 1995б).

Три выделенные ассоциации луговых сообществ в центральной части своих ареалов хорошо различаются физиономически и узнаваемы в поле.

Один из наиболее специфических типов местообитаний в Арктике – ложе снежников. Там развиты сообщества, которые являются в целом интрастенотональным типом (Чернов, 1975) сообществ, присущим только тундровой зоне. В ее разных частях они столь разнообразны (см., например, Разживин, 1994), что вряд ли составят один класс. Видовой состав нивальных сообществ на Таймыре значительно варьирует как в пределах одного ландшафта, так и, особенно, в разных

подзонах. Основные доминанты и константные виды – кустарничек *Salix polaris*, травы *Phippsia concinna* и *Cerastium regelii*, мох *Drepanocladus uncinatus* и лишайник *Cetraria delisei*. Две ассоциации, описанные на Таймыре и относимые к классу *Salicetea herbaceae* Br.-Bl., Emb. et Mol., 1947, не отражают всего разнообразия нивальных сообществ, но представляют собой наиболее частые типы в северной части тундровой зоны, где этот класс развит лучше всего.

В отличие от ассоциаций, рассмотренных выше, которые были охарактеризованы на широтном градиенте, нивальные сообщества были описаны из одного района Таймыра, а именно – из бассейна р. Рагозинки в северной полосе подзоны типичных тундр. Естественно, что в них не могли быть зафиксированы различия в видовом составе, обусловленные макроклиматом. Несомненно, такие различия, связанные с ареалами видов, имеются и будут найдены, когда появятся данные из других подзон.

Асс. *Gymnomitrio-Phippsietum concinnae* Matveyeva 1994 (Прил., табл. 16; рис. 22, В).

С о с т а в. Дифференцирующая комбинация – злак-эвартк *Phippsia concinna* и печеночники *Gymnomitrium corallioides* и *Preissia quadrata*. Высокую константность имеют виды, которые входят в состав дифференцирующей комбинации единиц более высокого (не ниже порядка) ранга: травы *Cerastium regelii*, *Draba glacialis*, *Poa arctica* и *Saxifraga cernua* и мхи *Campylium polygamum* и *Drepanocladus uncinatus*. Число видов в конкретном сообществе варьирует от 16 до 34. Всего в синтаксоне – 51.

С т р у к т у р а. Самый обильный вид – печеночник *Gymnomitrium corallioides* иногда сплошь покрывает почву тонкой «щеточкой». Нередко относительно обильными бывают *Campylium polygamum*, *Distichium capillaceum* и *Drepanocladus uncinatus*. Злак *Phippsia concinna* образует разреженный (10–15 % покрытия) травяной ярус. Остальные виды редки и не обильны. В сукцессионном плане – это перманентно пионерная стадия.

М е с т о о б и т а н и е. Ассоциация занимает эродированные бугры в верхних частях глубоких узких долин ручьев с толщиной снежного покрова зимой 1–2 м, который сохраняется до первой декады августа. Вегетационный период продолжается около одного месяца. Суглинистый грунт долго остается мокрым и вязким и подсыхает лишь в конце августа.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ассоциация распространена в северной части подзоны типичных и в подзоне арктических тундр Таймыра. Данные из других районов сибирской Арктики отсутствуют. Наиболее близка к асс. *Phippsietum algidae-concinnae* Nordhagen 1943 (cf. Dierßen 1992).

Асс. *Deschampsio-Cerastietum regelii* Matveyeva 1994 (Прил., табл. 15; рис. 22, Г).

С о с т а в. Дифференцирующая группа видов по сравнению с асс. *Gymnomitrio-Phippsietum concinnae* – травы *Cardamine pratensis*, *Ranunculus borealis*, *R. pygmaeus*, *Saxifraga nivalis*, *Lagotis minor* и *Rumex arcticus*, лишайник *Cladonia symphycarpa* и мох *Racomitrium ericoides*. Высокую константность имеют травы *Cerastium regelii*, *Deschampsia borealis*, *Draba glacialis*, *Poa arctica* и *Saxifraga cernua*, кустарничек *Salix polaris* и мхи *Campylium polygamum* и *Drepanocladus uncinatus*. Обилие и встречаемость большинства видов низкие. Число видов в конкретном сообществе варьирует от 21 до 41. Всего в синтаксоне – 95.

С т р у к т у р а. Формируют покров *Cerastium regelii* и *Deschampsia borealis*. При высоком обилии одного, другой имеет низкие обилие и встречаемость. *C. regelii* образует тонкий наземный покров, а *D. borealis*, дерновинный злак, рассеян по площади. Сообщества с доминированием одного или другого вида физиономически хорошо различаются даже на большом расстоянии, поэтому выде-

лены 2 варианта. Остальные травы не обильны и распределены равномерно. Мхи образуют тонкий прерывистый покров.

Место обитания. Ассоциация приурочена к пологим склонам ручьев в их верховьях. Снежный покров, зимой более 2 м, стает в середине июля. Суглинистая почва влажная в течение всего вегетационного периода, который здесь короче, чем в зональных тундрах на плакорах, но длиннее, чем в асс. *Gymnomitrio-Phippisetum concinnae*.

Распространение. Ассоциация встречается в северной части подзоны арктических тундр Таймыра. Два описания (здесь не приведены) из бассейна р. Убойной в подзоне арктических тундр имеют большое сходство, но содержат группу дифференцирующих видов, появление которых в данном типе сообществ связано с климатическими различиями, что позволит в дальнейшем описать широтный викариант.

Вариант *typical Matveyeva 1994* встречается в нижних частях склонов по берегам ручьев непосредственно у воды. Доминирует *Cerastium regelii*. Несколько видов, хотя и с низкой константностью, образуют дифференцирующую, хотя и со слабым диагностическим значением, группу: *Cochlearia arctica*, *Peltigera rufescens*, *Minuartia biflora* и *Poa alpina*.

Вариант *Deschampsia borealis Matveyeva 1994* встречается в верхних частях пологих склонов по берегам ручьев. *Deschampsia borealis* имеет высокие обилие и встречаемость. Мхи *Campylopus polygamus* и *Drepanocladus uncinatus* покрывают почву на 75 %. По сравнению с вар. *typical* у некоторых видов выше покрытие (*Poa arctica*, *Salix polaris*) или константность (*Arctagrostis latifolia*, *Epilobium davuricum*, *Eutrema edwardsii*, *Gastrolychnis apetala*, *Juncus biglumis*, *Sagina intermedia*, *Saxifraga hirculus*). Единично в этом варианте попадают виды из соседствующих сообществ, расположенных выше или ниже по склону. Поэтому группа видов, дифференцирующая эти 2 варианта, довольно многочисленна. Но основное различие между ними – в обилии доминантов.

В данной работе не приводятся диагнозы ассоциаций, распространенных в полярных пустынях на северной оконечности Таймыра – мысе Челюскин. Для этого недостаточно данных. Но и по тем описаниям, что опубликованы по мысу Челюскин (Матвеева, 1979а), и по данным Александровой (1983) по Земле Франца-Иосифа, а также личным наблюдениям на о-ве Большевик очевидно, что в полярных пустынях Таймыра и Северной Земли нет одинаковых с распространенными в тундровой зоне не только ассоциаций, но и многих единиц более высоких рангов, вплоть до классов. Это связано прежде всего с отсутствием (или редкостью) в полярных пустынях важнейших видов цветковых, формирующих растительный покров тундровой зоны. К ним в первую очередь относятся все кустарники и кустарнички и некоторые травы. Среди последних наиболее заметны низкая встречаемость *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и отсутствие *C. stans*.

Не менее важно, что общие с тундровой зоной виды имеют иные обилие, экологию и распределение в ландшафте (Матвеева, 1979а; Чернов, Матвеева, 1979). Из тундровых мхов только *Aulacomnium turgidum* сохраняет позиции доминанта, а *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* полностью утрачивает ведущую роль в покрове. Резко снижается обилие *Tomenthypnum nitens* и почти исчезает печеночник *Ptilidium ciliare*. Одновременно значительно увеличивается роль таких мхов, как *Ditrichum flexicaule*, *Orthothecium chryseum* и *Racomitrium lanuginosum*, а также лишайников *Thamnotia subuliformis*, *Cetraria islandica* s. l. и *C. cucullata*. На плакорных позициях обильными становятся ряд видов нивальных и гигрофильных биотопов тундровой зоны, например *Phippisia algida*, *Saxifraga hyperborea*, *Stellaria edwardsii* и *Cerastium regelii*, мох *Bryum tortifolium* и лишайники *Cetraria delisei* и *Stereocaulon rivulorum*. Местами очень обильна камнеломка *Saxifraga*

oppositifolia. Повсеместно растут маки. Меняется не только набор доминантов, но и композиции произрастающих вместе видов. Поэтому, хотя все виды полярных пустынь – общие с тундрами, сочетания, образуемые ими по составу и обилию, уникальны. Явное преобладание споровых, высокий процент голого грунта (до 70–95 %), сетчатая (рис. 21, Г) или куртинная горизонтальная структура, отсутствие деления на ярусы – все эти признаки даже физиономически отличают сообщества полярных пустынь и тундр. Особенно это относится к сообществам с высоким обилием лишайников. За исключением нивальных сообществ с *Cetraria delisei*, лишайники в тундровой зоне Таймыра нигде не доминируют.

Характерная черта полярнопустынных сообществ – высокое сходство флористического состава при различных доминантах и горизонтальной структуре покрова. Варьирует в основном обилие видов. Только четверть флоры сосудистых растений бывает хотя бы относительно обильна и имеет высокую встречаемость. Большинство же видов редкие. Еще меньше видов с заметным обилием среди мхов и лишайников. Все это – причина низкого разнообразия растительных сообществ на всех уровнях иерархии. Наиболее разнообразны ассоциации в плакорных условиях. Но и они, по всей видимости, относятся к одному классу и даже порядку. В интразональных условиях ряд типов (луга на южных склонах, болота и кустарничковые сообщества на выходах коренных пород), столь характерных для тундровой зоны, отсутствует. Таким образом, в полярных пустынях иной, чем в тундровой зоне, набор как видов доминантов, так и всех синтаксонов.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСНОВНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ В ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНЫХ КООРДИНАТАХ

Растительность Таймыра намного более разнообразна, чем это представлено в предыдущей части. В системе доминантной классификации было с разной степенью подробности описано в подзоне южных тундр (пос. Кресты) 80 ассоциаций (Матвеева, Заноха, 1986а), в подзоне типичных тундр (пос. Тарей) – 40 (Матвеева, 1978), в подзоне арктических (бухта Марии Прончишевой) – 25 (Матвеева, 1979б) и для всего полуострова приводилось 116 ассоциаций (Матвеева, 1985). О разнообразии растительных сообществ Таймыра можно получить представление из специальной работы (Матвеева, 1985), в которой приведена типология сообществ и схема распределения всех ассоциаций в ландшафте и на широтном градиенте. Используемые материалы, итогом анализа которых была эта типология, в той или иной степени подробности приводились в ряде статей, посвященных растительности разных районов из всех подзон тундровой зоны Таймыра (Матвеева, 1968, 1978, 1979а, 1979б; Матвеева и др., 1973; Матвеева, Заноха, 1986а). Но пока еще лишь немногие из них описаны в соответствии с Кодексом фитосоциологической номенклатуры (Barkman et al., 1986). Уже сейчас несомненно, что в системе школы Браун-Бланке объем основной единицы – ассоциации – будет выше, чем в доминантной системе, а их число соответственно меньше.

Основная цель настоящей монографии – показать, каковы наиболее общие изменения в разнообразии сообществ на широтном профиле. Они могут быть сведены к следующему.

В каждом крупном классе местообитаний и соответствующем ему классе растительности имеются ассоциации, которые распространены по всей тундровой зоне, но отсутствуют в зоне полярных пустынь. В трех подзонах эти ассоциации представлены соответствующими географическими вариантами. Таковы асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskanii* с 3 вариантами, развитая в зональ-

ных условиях на плакорах, а также асс. *Pediculari verticillatae* – *Astragalietum arcticum* с 3 викариантами, характерная для южных склонов. Есть ассоциации, которые встречаются в соседних подзонах. Это асс. *Meesio triquetris* – *Caricetum stantis* с 2 викариантами в заболоченных местообитаниях в подзонах южных и типичных тундр и асс. *Poa arcticae* – *Dupontietum fisheri* с 2 викариантами в подзонах типичных и арктических тундр. Но имеются ассоциации, распространение которых ограничено преимущественно только одной из краевых подзон. Таковы асс. *Sphagno-Eriophoretum vaginati* и ценоны с доминированием в верхнем ярусе *Alnaster fruticosus*, которые характерны для подзоны южных тундр, а также асс. *Salici polaris* – *Hylocomietum alaskanum*, занимающая плакоры в подзоне арктических тундр.

Эти различия в составе как зональных, так и интразональных ассоциаций связаны с распространением видов. Исчезновение или снижение обилия на широтном профиле в северном направлении многих бореальных и гипоарктических видов приводит к отсутствию уже в подзоне типичных тундр многих ассоциаций, связанных с доминированием кустарников *Alnaster fruticosus*, *Salix lanata* и *Betula nana*, кустарничков *Ledum decumbens*, *Empetrum subholarcticum*, *Vaccinium uliginosum* s. l. и пушицы *Eriophorum vaginatum*. Выход на плакоры эвартков и исчезновение многих гемиартков приводит к смене зональных ассоциаций в подзоне арктических тундр. Резкое обеднение флоры в зоне полярных пустынь и выравнивание распределения оставшихся видов коренным образом меняет состав растительных ассоциаций, которые все присущи только этой зоне.

Из-за общей бедности флоры и преобладающего процесса ее прогрессирующего обеднения к северу, который очень слабо и лишь в южной половине компенсируется появлением новых видов, общее разнообразие сообществ относительно невелико. Так же как и богатство флоры, число синтаксонов существенно уменьшается на широтном градиенте. Причем синтаксономическое обеднение происходит на уровне не только ассоциаций, но и единиц более высокого ранга, включая классы. Особенно это заметно в зоне полярных пустынь, где отсутствуют луга, предварительно относимые к 2 классам, болотные сообщества класса *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* и кустарничковые – класса *Carici rupestris*–*Kobresietea*.

Благодаря широкой экологической амплитуде многих видов они встречаются в широком диапазоне сообществ. Одни и те же из них в разных комбинациях сопутствуют немногим доминантам. Принцип перетасовки видов, отмеченный в наиболее высоких широтах (Матвеева, Чернов, 1976), в целом справедлив и для всей тундровой зоны. Поэтому трудно ожидать, что будут найдены хорошие характерные виды на разных уровнях флористической классификации, особенно на уровне ассоциаций. Более вероятный путь – использовать при классификации диагностические группы, дифференцирующие комбинации, применять метод многосторонней дифференциации (Jurko, 1973), когда синтаксон выделяется по комбинации нескольких диагностических групп видов, причем равно важно как присутствие, так и отсутствие видов той или иной группы.

В данной главе речь шла об относительно устойчивых, закономерно повторяющихся в пространстве типах растительных сообществ. Но в Арктике вообще, в том числе и на Таймыре, нередки разнообразные комбинации видов растений, которые трудно или даже невозможно отнести к какому-либо типу. Уникальное сочетание видов может быть вызвано разными причинами. Одна из них – действительная редкость типа: при расширении исследований такие сообщества хорошо объединяются в ассоциацию. Подобные случаи встречались в нашей практике. Это было связано главным образом с тем, что сначала были описаны южные или северные форпосты ассоциаций, основной ареал которых находился в других подзонах. Вторая причина – неоднородность экологических условий, топографи-

ческий континуум, пограничные ситуации, дающие эффект наложения черт состава и структуры соседних типов. Последний случай крайне важно иметь в виду, если площадь сообществ близка к пространственному биологическому минимум-ареалу (Barkman, 1993). Такие небольшие сообщества характерны, например, для асс. *Pediculari verticillatae* – *Astragaletum arctici* Заноха 1993 на южных склонах, где чуждые растения из соседних сообществ могут расселяться не только по периферии фрагмента данной ассоциации, но и в любой его точке. Влияние «соседства» характерно и для многих дриадовых сообществ в тех случаях, когда их площадь мала и они окружены контрастными типами, вследствие чего в их маргинальной зоне присутствуют нетипичные виды. Поэтому при геоботанических описаниях важно располагать пробную площадь стандартного размера (см. гл. 4) ближе к центру фитоценоза.

В момент относительно устойчивого состояния тундровые растительные сообщества довольно легко объединяются в типы – ассоциации. В период, когда растительность из одного устойчивого состояния переходит в другое, образуются уникальные комбинации. Чем ближе растительность к климаксовому состоянию, тем устойчивее состав и структура сообществ. В тундровой зоне на плакорах ассоциации выделяются довольно легко, а уникальные комбинации встречаются редко. На более ранних стадиях сукцессии обычны сообщества, находящиеся в состоянии перехода из одного относительно устойчивого состояния в другое. Выделять четко очерченные единицы, каковыми по идее являются ассоциации, возможно в том случае, если имеются достаточно протяженные территории с гомотонными составом и структурой растительности и достаточно длительные отрезки времени, в течение которых они остаются стабильными. Характерная черта растительного покрова Арктики – его хроническая пионерность в локальных участках (например, на пятнах грунта среди вполне стабильного покрова), на оползневых и осыпных склонах, на ложах снежников. В результате имеется множество серийных сообществ. Растительность полярных пустынь – вообще пример хронической пионерности покрова, климатогенной в своей основе.

В тундровой синтаксономии, таким образом, мы постоянно имеем дело с континуумами – таксономическими (экологическим и географическим), топографическим и динамическим. Все это говорит о том, что сообщества тундровой зоны – весьма сложный объект для выделения устойчивых в пространстве и времени единиц, но тем не менее и они поддаются типизации.

Глава 4. ВИДОВАЯ СТРУКТУРА АРКТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ (АНАЛИЗ АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЯ)

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Приступая к изучению любых вопросов синэкологической организации, прежде всего необходимо иметь в виду представление об имманентной структуре сообществ, чему соответствуют такие параметры, как число видов, видовое разнообразие (распределение видов по величинам обилия, встречаемости), доминантность, полночленность или дефектность состава. В геоботанике этому аспекту анализа сообществ соответствует понятие альфа-разнообразия (Whittaker, 1965, 1977; см. также: Миркин и др., 1989). Показатели имманентной структуры выражаются прежде всего через состав и соотношение видов. Поэтому в экологии широко используется понятие видовой структуры.

Строго говоря, конкретное растительное сообщество состоит не из набора видов, а из набора особей со своим горизонтальным, вертикальным и временным распределением (Barkman, 1979). Эти особи могут быть объединены в абстрактные группы согласно различным категориям, среди которых принадлежность к таксону – только одна из многих характеристик сообщества, относимая к категории флористического состава. Виды можно группировать по жизненным формам, формам роста, классам высоты, размеров и типов листьев, характеру корневой системы и т. д. Баркман (Barkman, 1979) предложил различать текстуру сообщества, которая определяется как качественный и количественный состав морфологических элементов (в самом широком смысле) независимо от их взаиморасположения, и структуру, которая имеет отношение к пространственному (горизонтальному и вертикальному) расположению этих элементов.

В русской фитоценологической литературе предлагалось различать понятия конституционной (флористический состав и видовая структура) и морфологической (горизонтальное и вертикальное пространственное строение и текстура) структуры сообществ (Мазинг, 1969; Миркин и др., 1989). Предмет анализа данной главы – видовая структура, следующей – пространственная.

Видовой структуре тундровых сообществ свойственны многие особенности, связанные прежде всего с качественным обеднением состава, т. е. уменьшением общего числа видов, участвующих в образовании ценологических комплексов. Своеобразие варьирования видовой структуры сообществ тундровой зоны обусловлено и тем, что на ее территории наблюдаются градиенты общего таксономического богатства от относительно высокого на юге зоны до сильно обедненного на северном пределе жизни.

Приступая к анализу видовой структуры, в качестве отправного положения можно принять то, что в большинстве ландшафтов Земли общее богатство и экологическое разнообразие видов значительно превышают возможности их сосуществования в конкретных сообществах. Поэтому многие виды в каждом месте и в каждый момент времени относятся к категории редких, не имеющих существенного значения в сложении биоценозов. В высоких широтах относительное

количество таких видов уменьшается. Многие виды имеют широкую экологическую амплитуду, причем их число увеличивается к северу и достигает максимума в полярных пустынях. Это приводит, с одной стороны, к высокому сходству видового состава синтаксонов в различных биотопах, с другой – к значительному богатству видов конкретных сообществ, как абсолютному, так и относительному (как доля от всей флоры).

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО СООБЩЕСТВ

Самой простой и предпочтительной (хотя и имеющей некоторые недостатки) мерой оценки видового разнообразия сообщества является число видов на площадке стандартного размера. Эта величина может быть также названа видовым богатством, или «плотностью видов».

Каково же видовое богатство сообществ тундровой зоны? Расхожим представлением, вошедшим и во многие руководства по фитоценологии, является мнение о видовой бедности тундровых сообществ. Р. Уиттекер (Whittaker, 1965) высказал точку зрения, что имеется главный глобальный градиент разнообразия: увеличение видового богатства сообществ от высоких широт Арктики к тропикам и от высокогорий к равнинам. Наиболее богатые видами в этом ряду тропические леса и саванны, самые бедные – альпийские и полярные пустыни.

Такому представлению в немалой степени способствовали довольно бедные списки видов, приводимые в описаниях растительности как евразийской, так и североамериканской Арктики. Пожалуй, только начиная с работ Городкова (1956, 1958) это представление начало меняться. Но до сих пор из-за трудности выявления споровых растений информация о них явно недостаточна, что и дает искаженную картину о видовом богатстве тундровых сообществ.

Наши работы на Таймыре убедительно показали, что число видов в разных сообществах тундровой зоны достаточно велико. В северной полосе подзоны типичных тундр на Таймыре (нижнее течение р. Рагозинки) отмечены следующие цифры для одного конкретного сообщества соответствующей ассоциации: пятнистая тундра на плакоре (асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*) – 132, дриадовое куртинное сообщество на щебнистых выходах (асс. *Rhytidio rugosi* – *Dryadetum punctatae*) – 78, разнотравно-злаковый луг на южном склоне (асс. *Pediculari verticillatae* – *Astragaletum arctici*) – 69, заболоченный осоково-моховой ивняк в ложине (асс. *Salici reptans* – *Drepanocladetum vernicosus*, prov.) – 59, нивальное сообщество (асс. *Deschampsio-Cerastietum regelii*) – 50, осоково-моховое болото (асс. *Meesio triquetris* – *Caricetum stantis*) – 37, приморский марш с доминированием *Puccinellia phryganodes* – 7.

На Таймыре наиболее богатыми по сравнению не только с арктическими, но и любыми другими типами в бореальной области оказались зональные сообщества асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*. В них на пробной площадке 10×10 м в разных подзонах выявляется от 110 до 182 видов (при условии очень тщательного анализа!): около 50–60 цветковых растений, столько же лишайников и около 40–60 листостебельных и печеночных мхов (Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1979б; Матвеева, Заноха, 1986а). На площади 1 м² растет до 40–50 видов, и даже на 1 дм² отмечается до 25 видов. Эти цифры превышают аналогичные показатели для различных типов сообществ других природных зон с более благоприятными общими условиями произрастания. До сих пор данный факт остается не только не объясненным, но и не осознанным, что явствует из литературы, посвященной обсуждению закономерностей биологического разнообразия ландшафтов Земли. А тундровые сообщества традиционно считаются бедными (Chapin,

Кörner, 1995). Наши работы на Таймыре в различных подзонах тундр и даже в полярных пустынях убедительно демонстрируют обратное.

Число видов в зональных тундрах велико на всем широтном градиенте, хотя и снижается в северном направлении (табл. 23), но даже в зоне полярных пустынь в лишайниково-моховых сообществах на плакорах на площади 100 м² растет около 50 видов (Матвеева, 1979а).

Т а б л и ц а 23

Число видов в зональных сообществах на широтном профиле от южных тундр до полярных пустынь на Таймыре (площадка 10×10 м)

Подзона / зона	Местоположение	Число видов
Южные тундры Типичные тундры	Пос. Кресты	176
	Пос. Таря	182
Арктические тундры	Р. Рагозинка	132
	Пос. Диксон	130
	Р. Убойная	114
Полярные пустыни	Бухта М. Прончищевой	110
	Мыс Челюскин	50

Безусловно, такое большое видовое богатство зональных тундровых сообществ – отчасти результат значительной доли споровых растений, имеющих небольшие размеры. Но мхи и лишайники – обычный компонент многих лесных и болотных сообществ таежной зоны, а столь высокой плотности видов там нет.

Величины видового богатства конкретных сообществ порядка 130–180 видов неизвестны даже для наиболее богатых в умеренном поясе северного полушария лесостепных сообществ (в принятых размерах пробных площадей). Конечно, тундровые сообщества отличаются по текстуре от лесостепных. Их богатство формируется в большой степени за счет спорового компонента. Но даже число видов сосудистых растений в зональных тундрах достигает 50 видов. Если сравнить видовое богатство других типов сообществ, то и они никак не беднее, чем аналогичные сообщества бореальной области. Так, на суходольных лугах там растет от 20 до 50–60 видов. В тундровой зоне в луговых сообществах, площадь которых значительно меньше, отмечается до 70 видов, из них цветковых растений – около 50. Не беднее бореальных и тундровые болота: в болотных сообществах класса *Scheuchzerio-Caricetea* на Северо-Западе Европейской части России отмечают 20–30 видов, на Таймыре – в среднем 30 (до 37).

В высшей степени интересно, что наиболее богаты видами именно зональные сообщества на плакорах, занимающие по всем параметрам среды центральное место в ландшафте. Любые интразональные сообщества беднее по числу видов: на лугах почти нет лишайников и очень мало мхов; в болотах отсутствуют лишайники; в нивальных биотопах редуцированы все группы, но особенно лишайники; на щебнистых выходах мало мхов; самые бедные – приморские марши, где к общей климатической экстремальности добавляется засоленность. Другими словами, при увеличении специфичности среды видовое богатство уменьшается. Наибольшее соответствие макроклиматическим условиям, характерное для зональных сообществ, позволяет сообщать наибольшее число видов.

Приведенные значения числа видов в сообществах Таймыра самые высокие из известных для тундровой зоны. К сожалению, сравнивать эти данные с показателями для других регионов трудно, поскольку из приводимых списков очевидно, что состав выявлен не полностью. Но в тех случаях, когда полнота спи-

сков удовлетворительна (Городков, 1956; Петровский, 1962; Walker, 1990; Заноха, 1993, 1995а, 1995б; Walker et al., 1994b, и др.), высказанное положение о видовом богатстве сообществ тундровой зоны подтверждается. Просматривается и определенная закономерность, отмеченная Уиттекером (Whittaker, 1965): богатство сообществ выше в континентальных районах по сравнению с территориями, находящимися в зонах с океаническим влиянием. Например, на Европейском Севере России в Большеземельской тундре в окрестностях ж-д. станции Сивая Маска число видов в зональных сообществах не превышает 40 видов (Катенин, 1972б).

ЧИСЛО ВИДОВ И ПЛОЩАДЬ

Проблема видовой насыщенности растительных сообществ (плотность видов, или их число на единице площади) чрезвычайно тесно связана с проблемой гомогенности их покрова. Число видов на единице площади непосредственно зависит от размеров особей, их обилия, встречаемости и характера размещения. Чем меньше площадь, на которой присутствуют все виды, произрастающие в исследуемом сообществе, тем более однороден его покров. Видовая насыщенность, таким образом, может быть одной из количественных оценок степени гомогенности сообществ.

Число видов – хороший показатель оценки биоразнообразия, но он зависит от площади. Поэтому всегда возникает вопрос о площади выявления, или минимум-ареале, т. е. площади, которая может дать адекватное представление о составе (и структуре) всего сообщества.

Проблема минимум-ареала постоянно находилась и находится в поле зрения фитоценологов (см.: Arrhenius, 1921; Раменский, 1925, 1938; Williams, 1943; Уранов, 1966; Грейг-Смит, 1967; Moravec, 1973; May, 1975, 1976; Connor, McCoy, 1979; Dietvorst et al., 1982; Barkman, 1989, и мн. др.). Прекрасный обзор данной проблемы на русском языке дан в последней работе известного голландского ученого Баркмана (Barkman, 1993).

Специальных работ по данному вопросу в тундровой зоне, насколько мне известно, ранее не проводилось, хотя тундровые сообщества из-за ряда особенностей своего строения заслуживают внимания в этом смысле. С одной стороны, в глаза бросается их ярко выраженная мозаичность (имеются в виду собственно тундровые зональные сообщества, особенно пятнистые тундры), о которой упоминают многие тундроведы (Городков, 1956; Тихомиров, 1957; Александрова, 1958, 1970; Drury, 1962; Матвеева, 1968, 1969, 1979а; Катенин, 1972б; Матвеева, Заноха, 1986а, и др.). С другой стороны, очевидна повторяемость элементов мозаики, их упорядоченность и характерное однообразие покрова, т. е. его гомотонность (Dahl, Nadač, 1941). Сближенность ярусов и мозаичное сложение мохового покрова создают представление о повышенной гетерогенности сообществ. Насколько это так, отчасти может дать ответ анализ характера распределения видов по площади и данных о числе видов на единице площади.

Помимо теоретического интереса, проблема минимум-ареала всегда имела и методическое значение, поскольку она напрямую связана с размерами пробной площади, на которой делают описание в растительных сообществах с целью их классификации или для получения данных о структуре и составе. По поводу размера пробных площадей в умеренном поясе существует негласное соглашение (основанное на большой практике и ряде методических работ), что он в лесах равен 20×20 м, на лугах – 10×10 м. Для тундровой зоны таких прищепок не давалось, но традиционно в Российской Арктике тундроведы делают описания на площадках 10×10 м. То, что этот размер достаточен для получения необходимой

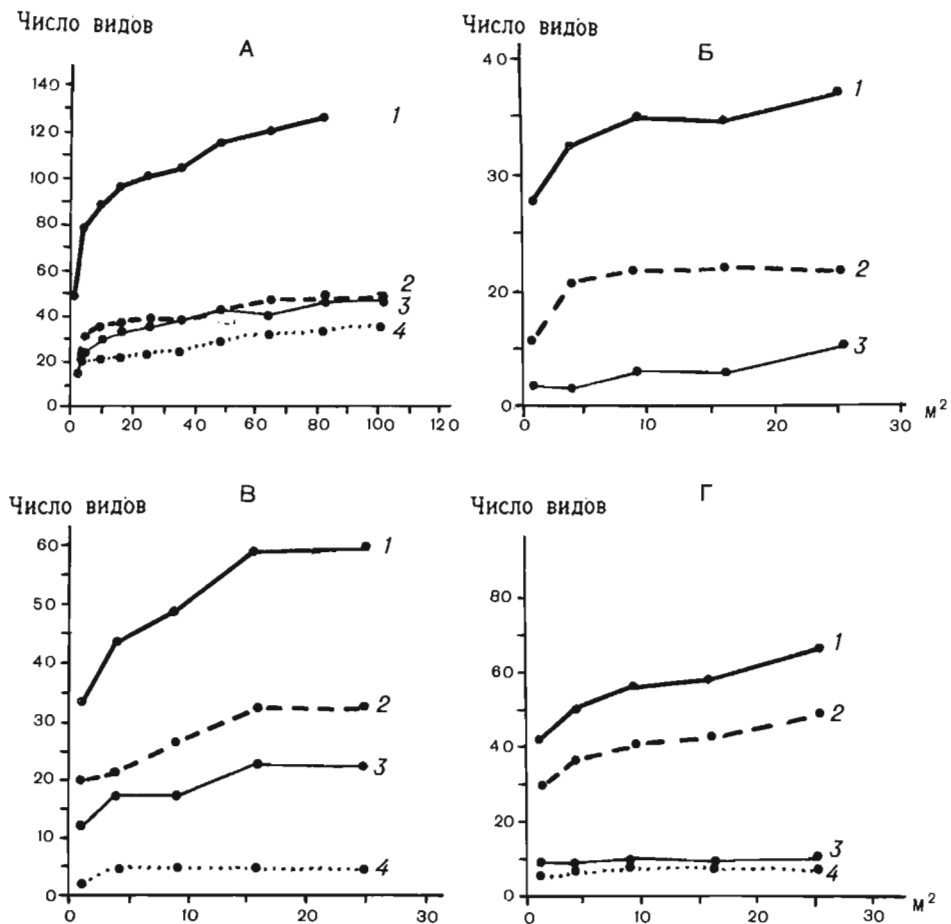


Рис. 23. Зависимость числа видов от площади в разных сообществах на Таймыре в подзоне типичных тундр (р. Рагозинка, 1985 г.).

A – дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, *B* – осоково-моховое болото, *B* – осоково-моховой ивняк, *Г* – разнотравно-злаковый луг. 1 – в целом, 2 – цветковые, 3 – мхи, 4 – лишайники. Данные по «нарастающим» квадратам.

информации о строении и составе фитоценоза в тундровой зоне, не вызывало сомнения. Но было заманчиво посмотреть, не слишком ли он преувеличен, поскольку процесс геоботанического описания в тундрах очень трудоемок из-за большого числа споровых растений, многие из которых очень малы и незаметны. Исходя скорее из практической задачи определения размера пробной площади, было выполнено исследование по установлению зависимости числа видов от площади.

Работа проводилась в 1985 г. на западном Таймыре в низовьях р. Рагозинки в 4 сообществах: в зональной дриадово-осоково-моховой пятнистой тундре и в осоково-моховом болоте (мои данные), а также на лугу на южном склоне и в заболоченном ивняке в лощине стока [данные Л. Л. Занохи (1989)]. Отмечались сосудистые растения, листостебельные и печеночные мхи и лишайники на площадках размером 1 м², в первом из перечисленных сообществ – на общей площади 100 м², в трех остальных – на 25 м². Дополнительно были получены данные о числе видов на более мелких площадках (10×10, 25×25 и 50×50 см). Затем, путем суммирования числа видов, были получены данные об их количестве на площади разного размера (рис. 23).

На графике для дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры (рис. 23, *A*), видно, что прирост видов, хотя и очень незначительный, продолжается до са-

мого конца приращения площади. На площадке 10×10 м было отмечено 129 видов, за ее пределами еще 3 (причем не мелкие споровые, а заметные, но очень редкие в данном типе цветковые: *Delphinium middendorffii*, *Deschampsia borealis* и *Silene paucifolia*). Такое видовое богатство не выявляется при обычном геоботаническом описании. В данном районе в конкретных сообществах отмечалось от 74 до 100, а всего в ассоциации – 135 видов. Отсюда можно заключить, что состав исследуемого сообщества на площадке 100 м² был выявлен почти полностью. На площадке 6×6 м встречается 80 % видов [это тот порог, который часто предлагается рассматривать достаточным для характеристики состава сообщества (Werger, 1973; Миркин, Розенберг, 1978; Barkman, 1984, 1993)], на площадке 7×7 м – 90 %. Важно отметить, что 15 видов было найдено по одному разу и еще 7 видов – по 2 раза, что вместе дает 17 % от общего состава. Причем многие редкие виды имеют крошечные размеры, например накипные лишайники (*Lopadium pezizoideum*, *Pertusaria octomela*, *Rinodina roscida* и др.) или печеночные и листостебельные мхи, растущие в виде единичных стебельков (*Anthelia juratzkana*, *Aloina brevirostre*, *Brachytecium turgidum*, *Mnium curvatulum*, *Oncophorus wahlenbergii* и др.). Или это – виды, чуждые для данного типа тундры, такие как цветковые *Festuca cryophila* и *Corthusa mathioli*. Все виды с встречаемостью в сообществе выше 80 % и с высокой константностью в ассоциации (2–5-й классы), доминанты и виды, имеющие хотя бы относительно значимое обилие (выше «г»), были зарегистрированы на площадке 4×4 м.

Таким образом, в данном типе сообществ с наиболее сложной горизонтальной структурой площадь выявления – 4×4 м. При общем высоком богатстве виды распределены равномерно, и видовая насыщенность и плотность видов очень высоки.

В болоте (рис. 23. Б) на площади 25 м² было найдено 37 видов. Это почти исчерпывающий список ассоциации в данном районе (всего в 30 описаниях – 39 видов). Уже на площади 3×3 м выявляется 95 % всех видов (100 % мхов и 87 % цветковых) и даже на площадке 2×2 м – 92 % видов (95 % мхов и 84 % цветковых). Все виды с встречаемостью в сообществе и константностью в ассоциации выше 80 % и обилием выше, чем «г», есть на площади 2×2 м. Из этих результатов следует, что: 1) распределение видов по площади в осоково-моховых болотах крайне равномерно, а сложение их покрова гомогенно; 2) размер 2×2 м может быть рекомендован в качестве пробной площадки для описания этого типа сообществ.

Сходные результаты были получены и для заболоченных ивняков (рис. 23, В), что неудивительно, поскольку они являются производными от осоково-моховых болот (следующая стадия в сукцессионной серии и экологическом ряду) и занимают сходные местообитания. Здесь также достигнуто насыщение видов в пределах сообщества, уже на площади 4×4 м выявлены все 59 видов, а всего в соответствующей ассоциации в 10 сообществах – 77 видов.

Характер зависимости числа видов от площади в луговых сообществах на южных склонах был проанализирован Л. Л. Занохой (1989) в том же районе по сходной методике (рис. 23, Г). Прирост числа видов продолжается до конца приращения площади. На площадке 5×5 м выявлено 67 видов (включая все группы), а всего в данной ассоциации – 78 видов. Уже на площади 2×2 м выявляются все виды с встречаемостью выше 80 %, в том числе все доминанты и хотя бы относительно обильные виды.

Луговые сообщества, в отличие от трех остальных типов, где проводилась эта работа, обычно имеют очень маленькую площадь – около 25 м². Поэтому пробные площадки почти достигали границ сообществ, что и было причиной продолжающегося прироста видов. При увеличении площади от 16 до 25 м² из 29 видов

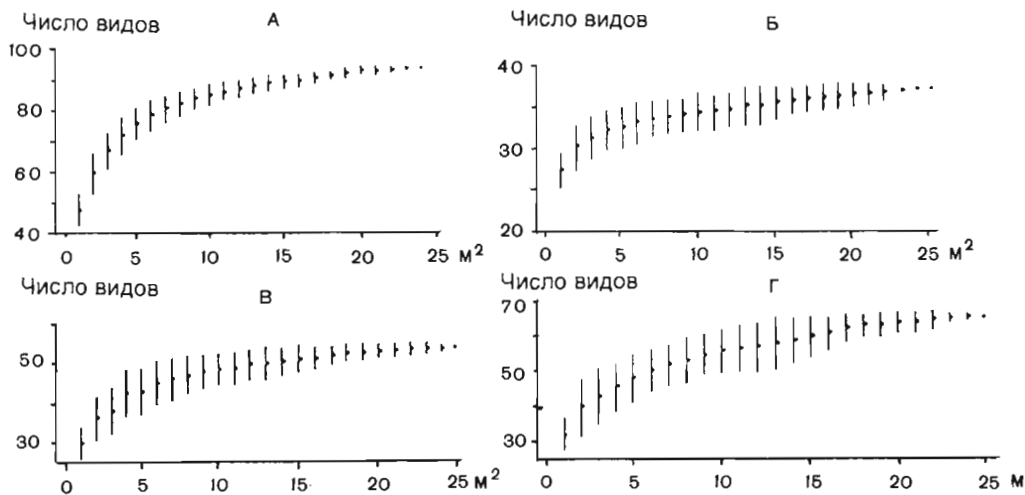


Рис. 24. Зависимость числа видов от площади в разных сообществах на Таймыре в подзоне типичных тундр (р. Рагозинка, 1985 г.).

Данные по «независимым» квадратам. Среднее число видов и пределы варьирования ($\pm 2\sigma$). Остальные обозначения те же, что на рис. 23.

с встречаемостью ниже 20 % всего одной особью было представлено 23 вида. Эти виды, по мнению Занохи (1989), приурочены к слабосомкнутому покрову, наиболее характерному для разреженных группировок на осыпях, оползнях, выходах песков и перегибах склонов. В сомкнутом покрове они обычно не растут. Присутствие их в исследованном сообществе – результат его малых размеров и пограничного эффекта: они найдены в буферной зоне, граничащей с другими сообществами, а не на площади пространственного минимума фитоценоза (см.: Barkman, 1993), и, по сути, чужды данному синтаксону. Если согласиться с этим, на мой взгляд обоснованным, мнением, то верное представление о составе лугов дает площадка 2×2 м. Использование пробной площади такого размера предпочтительнее, чем описание всего сообщества в его визуальных границах, поскольку в последнем случае в список попадают чуждые виды из буферной зоны. Заноха (1989) выполнила работу по выявлению зависимости числа видов от площади в 3 луговых ассоциациях в 5-кратной повторности. Во всех случаях результаты были сходны.

При установлении площади выявления и минимум-ареала всегда большое значение придавалось методике. Особенно сильно критике подвергался метод «вкладываемых квадратов» (т. е. когда каждый последующий квадрат большего размера включает в себя предыдущий), поскольку возникает опасность, что форма кривой типа «вид–площадь» будет разной в зависимости от числа видов на первом квадрате и цифры будут завышены, так как все виды, даже очень редкие, автоматически включаются в большие квадраты. Кривые на рис. 23 построены именно таким образом. Но на рис. 24, где показаны пределы варьирования числа видов на «независимых» площадках (полученных суммированием данных по площадкам размером 1 м^2), видно, что характер кривой принципиально не меняется.

Насколько результаты, полученные в одном районе, не являются случайными, демонстрируют данные из других частей Таймыра. Аналогичная работа была выполнена в подзоне арктических тундр в устье р. Убойной: в ивово-моховой пятнистой тундре – асс. *Salici polaris* – *Hylocomietum alaskani* на пологом склоне (мои данные) и в осоково-моховом болоте – асс. *Poa arcticae* – *Dupontietum fisheri* (данные Занохи, любезно предоставленные мне для анализа). Результаты сходны с полученными в подзоне типичных тундр, несмотря на разное число видов (рис. 25).

За многие годы работы на Таймыре проблема минимум-ареала и площади выявления привлекала мое внимание постоянно. В разные годы я сделала серию работ с использованием нескольких различающихся методик (Матвеева, 1968, 1970). В подзоне типичных тундр в окрестностях пос. Тарей (работа выполнена в 1967 г., неопубликованные данные) в дриадово-осоково-моховой мелкобугорковой тундре со сплошным покровом, где было заложено 12 площадок (независимо друг от друга, начиная с размера 0.1×0.1 до 15×15 м), все виды мхов и лишайников были выявлены на площади 5×5 м, а цветковые – на 10×10 м; если же исключить виды с очень низкой встречаемостью (ниже 5%), то все остальные цветковые отмечены на площади 5×5 м, мхи и печеночники – на 2×2 м, лишайники – на 3×3 м. В пятнистой тундре с тем же составом доминантов, но иной горизонтальной структурой и более богатым составом была применена другая методика. За единицу площади был взят комплексный элемент: пятно грунта + окружающий его валик + ложбинка между валиками соседних пятен, т. е. повторяющийся цикл, или модуль, элементов горизонтальной структуры (подробнее см. гл. 5). Такие модули закладывались независимо друг от друга и не вплотную. Все виды были отмечены по мере описания на 81 модулях (всего описано 100). Раньше всего были найдены мхи (на 35 модулях), затем лишайники (на 80) и цветковые (на 81). Без очень редких видов с ничтожным обилием все остальные были обнаружены на 43 модулях (соответственно на 21, 43 и 22; причем высокую цифру для лишайников дали редкие в районе *Biatora tornioënsis* и *Cladonia alpicola*, остальные были найдены на 24 модулях. В данном сообществе на площади 100 м^2 помещается 32 таких модуля (Матвеева, 1968). Отсюда, практически все виды в данном сообществе были найдены на площади 80 м^2 .

В бассейне р. Рагозинки в 1985 г. в асс. *Carici artisibiricae* – *Nylocomietum alaskani*, где на площади 100 м^2 помещается около 60 естественных модулей, уже на 10 площадках были зарегистрированы все 48 видов цветковых растений, отмеченных в сообществе. Несколько более высокая плотность распределения видов по площади в этом районе может быть следствием большей гомогенности распределения видов, которая, по визуальным наблюдениям, возрастает к северу.

В той же ассоциации в 1986 г. А. Л. Жукова (неопубликованные данные, любезно предоставленные в мое распоряжение) выполнила очень трудоемкую работу по выявлению печеночных мхов. Была заложена площадка размером 5×5 м в пределах пробной площади 10×10 м, на которой я сделала стандартное геоботаническое описание. Виды последовательно выявляли на площадках размером 1, 4, 9, 16 и 25 м^2 начиная с 1 м^2 путем увеличения стороны каждой последующей площадки на 1 м таким образом, что каждый больший квадрат включал в себя меньший.

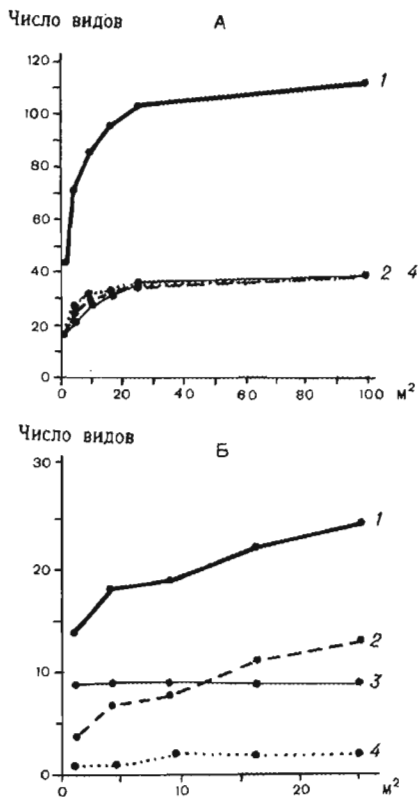


Рис. 25. Зависимость числа видов от площади в разных сообществах на Таймыре в подзоне арктических тундр (р. Убойная, 1988 г.).

А – осоково-лишайниково-моховая пятнистая тундра, Б – осоково-моховое болото. Остальные обозначения те же, что на рис. 23

Моховая дернина на исследованной площади была содрана, разобрана в полевой лаборатории и рассмотрена под бинокляром. Результаты этой работы превосходили все ожидания: на площади 25 м² в зональном сообществе было найдено 25 видов, что составляет почти треть конкретной флоры печеночников в данном районе, которая насчитывает 71 вид. Результаты, полученные мною при тщательном (все встреченные образцы были взяты на определение), но все же визуальном просмотре в поле каждого квадратного метра на площади 100 м², оказались намного скромнее.

Этот результат важен для более объективной оценки данных геоботанических описаний и константности таксонов в синтаксоне, которая может быть заниженной из-за низкой встречаемости в сообществе, а также из-за крайне малых размеров споровых растений, что затрудняет их выявление. Причем это справедливо не только для печеночных мхов, но и для остальных споровых, особенно накипных лишайников.

Все приведенные данные, полученные в разное время, в разных районах и подзонах, с применением разных методик и потому не всегда строго сравнимых, тем не менее говорят об одном, а именно: в сообществах тундровой зоны (по крайней мере, на Таймыре) очень высока плотность видов и равномерность их распределения по площади, что косвенным образом указывает на высокую гомогенность покрова.

Итак, распределение видов по площади в сообществах тундровой зоны отличается высокой степенью гомогенности, что приводит к высокой плотности видов на единице площади. Тундровые сообщества вопреки широко распространенному мнению об их бедности богаты видами. Самые богатые по числу видов – зональные тундры на плакорах, где в равных количествах представлены 3 основные группы организмов: цветковые, мхи и лишайники. Наиболее обеднены сообщества сырых биотопов, где отсутствуют лишайники; самые бедные – приморские марши. Между этими крайними типами в ряду нарастания видового богатства располагаются нивальные сообщества (редукция всех групп), луга на южных склонах (мало мхов и почти нет лишайников) и дриадовые сообщества бесснежных местообитаний (мало мхов).

В качестве пробной площадки при геоботаническом описании можно рекомендовать квадрат размером 5×5 м в наиболее богатых сообществах со сложной горизонтальной структурой и 3×3 м во всех остальных. На этих площадях выявляются все виды с высокой и вообще значимой встречаемостью (более 80 %) в сообществе и такой же константностью в соответствующем синтаксоне, все доминанты и виды, имеющие обилие более высокое, чем «г», а также все признаки горизонтальной структуры. Указанные размеры меньше в сравнении с таковыми площадями выявления в сообществах бореальной области (лугами и лесами). Интересно, что это укладывается в оригинальное правило, что размер площади выявления в квадратных метрах соответствует высоте растений в дециметрах (Barkman, 1993).

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ПО ВСТРЕЧАЕМОСТИ

Число видов на единице площади – это простейший показатель альфа-разнообразия. Для характеристики видовой структуры не менее важно знать соотношение количественного участия видов в покрове сообщества. Относительная выравненность величин важности видов (англ. evenness или equitability) в пробе (в случае растительных сообществ – на пробной площадке) может быть отнесена к любой характеристике количества вида. Рассмотрим, как распределяются виды по грациям встречаемости (рис. 26) в тех же сообществах, для которых была установлена зависимость числа видов от площади.

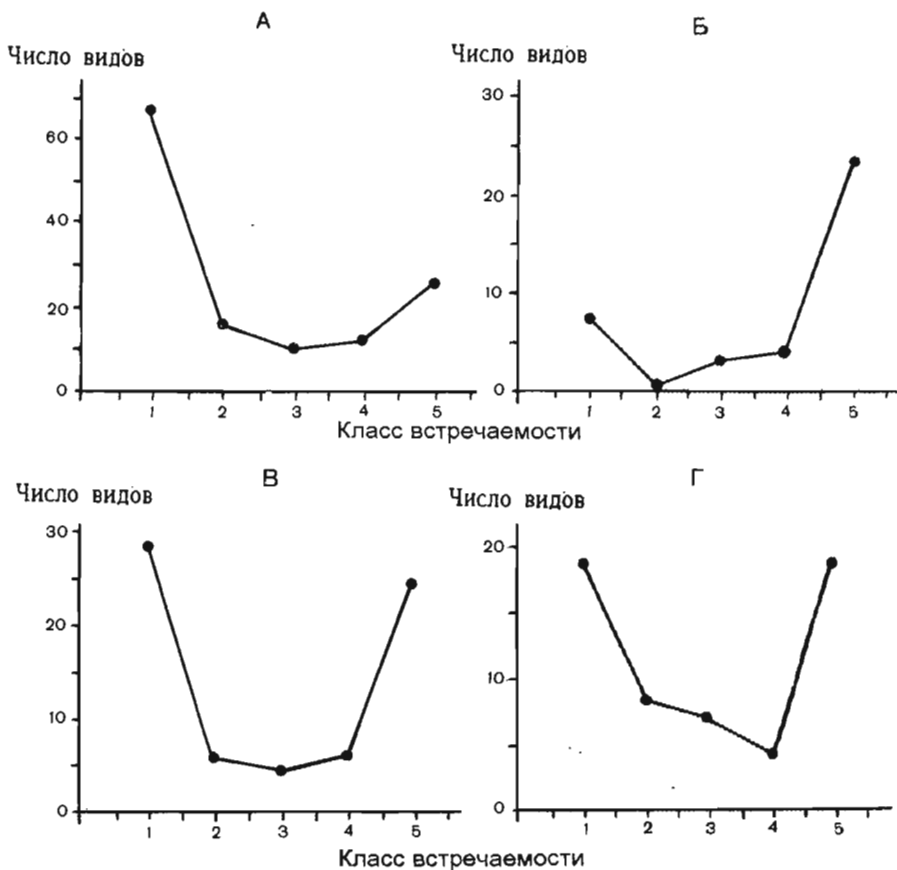


Рис. 26. Распределение видов по классам встречаемости в разных сообществах в подзоне типичных тундр на Таймыре (р. Рагозинка, 1985 г.).

А – дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, *Б* – осоково-моховое болото, *В* – разнотравно-злаковый луг на южном склоне, *Г* – осоково-моховой ивняк.

Распределение по грациям встречаемости описывается тремя типами кривых. Для всех них характерно преобладание редких (1-й класс, менее 20 %) и обычных (5-й класс, более 80 %) видов над видами с умеренной встречаемостью (2–4-й классы). Это вообще типично для распределения видов в любых наземных растительных сообществах. Но соотношение редких и обычных видов оказалось различным. В дриадово-осоково-моховой пятнистой тундре число редких видов очень велико (66, или почти 52 % всех видов) и почти втрое превышает число видов с высокой встречаемостью (их 25, или 19 %). Аналогичный характер распределения видов по классам встречаемости был получен и ранее в той же ассоциации в окрестностях пос. Тарей (Матвеева, 1968).

Противоположная картина в осоково-моховом болоте, где больше всего как раз видов с высокой встречаемостью (23, или 62 %), а редких видов мало (7, или 19 %). Третий тип кривой оказался близким для довольно различных сообществ – разнотравно-злакового луга и заболоченного ивняка. В обоих случаях редкие и обычные виды имеют близкое число: на лугу 29 и 21 (43 и 31 %) вид и в ивняке – по 18 (33 %) видов.

Но на лугах 23 вида были встречены всего по одному экземпляру по периферии сообщества. Если исключить их из анализа, как явно заходящие и чуждые, то кривая будет иметь вид, близкий к тому, что мы имеем для болота. Это вернее отражает характер распределения видов по встречаемости в луговых сообществах (Заноха, 1989).

На рис. 27 показано ранжирование видов по их абсолютной встречаемости. Это иная, чем на рис. 26, форма демонстрации того, что высокое богатство обеспечивается преимущественно за счет редких видов.

Приведенные данные с очевидностью демонстрируют, что высокое видовое богатство создается в основном за счет редких видов. Что это именно так, подтверждает еще одно наблюдение: абсолютное число видов с высокой встречаемостью во всех 4 сообществах, столь разных по общему богатству видов и условиям местообитания, оказалось близким: 28, 23, 24 и 28. Это косвенно свидетельствует о некоей единой экологической емкости различных биотопов в данном макроклимате в пределах ландшафта. При возрастании специфичности среды уменьшается абсолютное и относительное число редких малочисленных видов, в результате чего снижается общее богатство. При этом возрастает доля (но не абсолютное число!) массовых и обычных видов. Пятнистые тундры, самые богатые видами, занимают срединное положение на градиенте условий среды; болота, самые бедные (в данном исследовании) видами, развиваются в наиболее специфичном (из сравниваемых) биотопе: луга и ивняки, имеющие промежуточные (между этими двумя вариантами) показатели видового богатства, формируются в умеренных условиях.

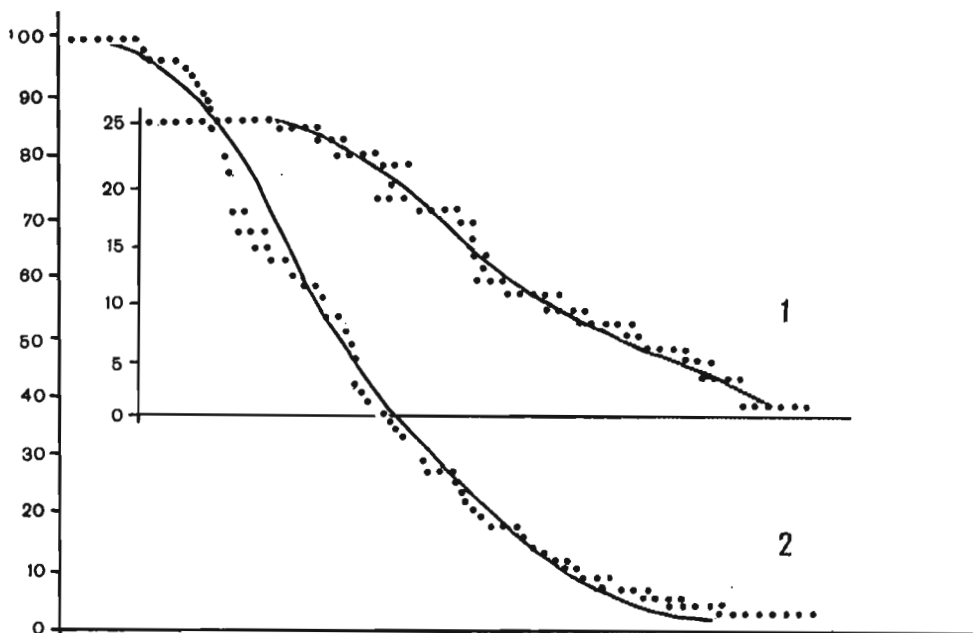
Итак, высокое богатство видов в сообществах создается за счет редких видов. Чем меньше их доля, тем беднее сообщество. Абсолютное число видов с высокой встречаемостью примерно одинаково в различных сообществах, в том числе и на противоположных концах градиента среды, что косвенно свидетельствует о некотором общем объеме экологической емкости местообитаний в условиях данного макроклимата.

Необходимо всегда иметь в виду, что малые размеры споровых растений создают определенные трудности их выявления. Это ведет к тому, что при обычных геоботанических описаниях, выполняемых, например, с целью классификации растительности, их легко пропустить. Последнее надо помнить при сравнении таблиц и оценке константности видов в синтаксоне. Работа на стационарных участках, где в результате исследований, проводимых в течение всего сезона, а часто и не один год, состав выявляли наиболее тщательно, всегда давала самые высокие показатели видового богатства. При этом видовой состав растений одного стационарного участка почти полностью включал виды соответствующей ассоциации в районе исследования. Низкая константность многих видов в таблицах геоботанических описаний может быть результатом их пропуска при стандартном описании. Мой личный опыт в этом отношении таков: в сообществах пятнистых тундр при обычном описании, которое я делаю не менее 2 часов, я отмечаю 90–100 видов, в то время как их число на стационарном участке превышает 130. Очевидно, распределение видов в синтаксоне более стабильно, чем это может представляться из таблиц описаний.

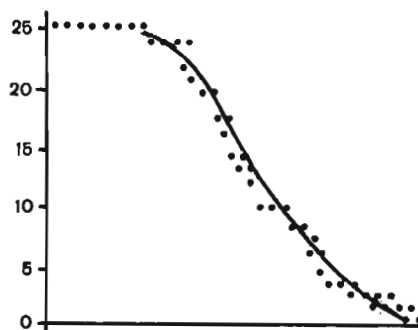
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ПО ОБИЛИЮ

Двух показателей, рассмотренных выше, а именно богатства видов и их распределения по встречаемости, еще недостаточно, чтобы судить о видовом разнообразии сообществ. Не менее важно распределение видов по их относительной значимости, или обилию каждого вида. Именно это в конечном итоге определяет структуру сообщества.

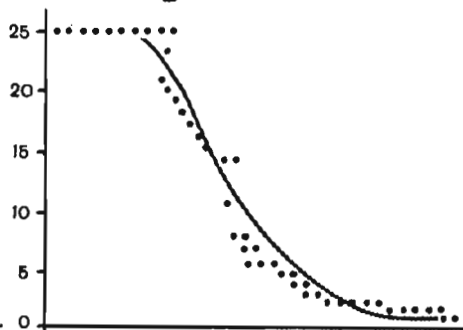
Определение значимости вида не столь простая процедура, как оценка богатства видов. Относительное обилие вида у растений можно оценить несколькими способами: определить плотность популяции, т. е. численность особей, измерить площадь основания всех особей или их проективное покрытие, получить данные



Б



В



Г

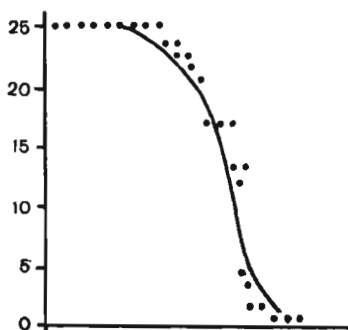


Рис. 27. Ранжирование видов по встречаемости в подзоне типичных тундр на Таймыре (р. Рагозинка, 1985 г.).

А - дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра (1 - на 25 м² и 2 - на 100 м²), Б - разнотравно-злаковый луг на южном склоне, В - осоково-моховой ивняк, Г - осоково-моховое болото. По оси ординат - абсолютная встречаемость.

по биомассе на единицу площади. Наиболее точную оценку значимости вида в функционировании сообщества дают сведения о биомассе. К сожалению, получение массовых данных настолько трудо- и времяемко, что оно выполняется крайне редко и обычно не для всех видов. Численность особей – также прекрасный показатель, но его использование осложнено идентификацией единицы счета у многих вегетативно подвижных видов. Поэтому до сих пор в геоботанике наиболее распространена оценка проективного покрытия видов в сообществе. Этот показатель на порядок менее точен, нежели 2 предыдущих, особенно если он получается глазомерным способом при массовом описании растительных сообществ. Все перечисленные ограничения относятся и к сообществам высоких широт.

Для обсуждения проблемы распределения вида по обилию в моем распоряжении массовые данные имеются лишь по визуальным оценкам проективного покрытия видов при геоботанических описаниях. Принимая во внимание возможные погрешности в оценке, полагаю, что тем не менее эти данные могут быть вполне показательны в сравнительном аспекте.

На рис. 28 и 29 приведены примеры ранжирования видов по проективному покрытию в различных сообществах на ландшафтном профиле и зональном градиенте.

Из приведенных данных, а также на основании других материалов выявляются следующие общие черты распределения обилий видов.

1. Независимо от географического и экологического местоположения сообщества: а) число видов с проективным покрытием выше 5 % (доминанты и содоминанты) невелико (1–6) и снижается в северном направлении; б) преобладают виды с низким обилием («+» и «г»).

2. Имеется сильная зависимость между общим богатством видов в сообществе и числом видов с низким обилием.

3. Число видов с низким покрытием максимально в зональных тундрах, ниже во всех интразональных сообществах, в том числе минимально в водных и околородных.

4. Число видов с высоким покрытием (>5 %) наибольшее в средних условиях в зональных тундрах, наименьшее – на краевых позициях экологических градиентов (здесь – в бесснежных и нивальных биотопах, а также в воде, на засоленных приморских маршах и оползнях).

5. Если имеется несколько видов с высоким покрытием, то, за исключением лугов, они разделены между цветковыми (травы, кустарнички и кустарники) и мхами и иногда лишайниками (на снежниках). Поэтому в пределах одного яруса число содоминантов – 1–2 в верхнем и 1–4 в нижнем ярусе.

6. На широтном градиенте в зональных сообществах общее видовое богатство снижается в северном направлении, преимущественно за счет видов с низким обилием. Число видов с покрытием >5 % почти не меняется. Лишь в полярных пустынях оно снижается до 1–2.

7. В ходе сукцессии увеличение видового богатства происходит за счет видов с низким обилием (Матвеева, 1994; см. также гл. 6).

Приведенные данные и выводы, сделанные на основе их анализа, позволяют более широко обсудить проблему доминирования в сообществах высоких широт.

ДОМИНИРОВАНИЕ

Доминирование – сложившаяся в процессе эволюции способность некоторых видов занимать в сообществах главенствующее положение и оказывать заметное влияние на образование в них фитоценотической среды.

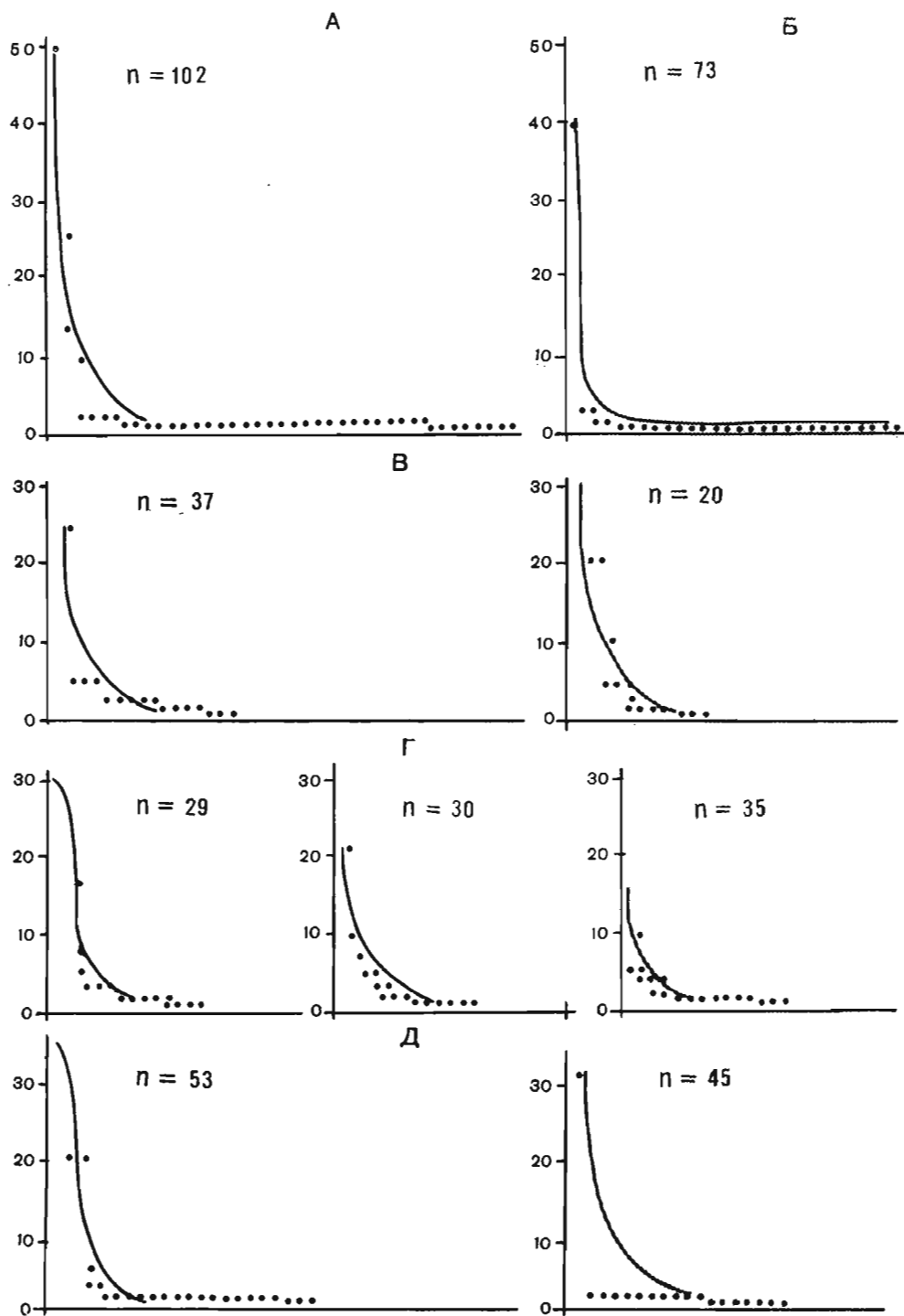


Рис. 28. Ранжирование видов по проективному покрытию в различных типах сообществ с разным числом видов.

Сообщества: *A* – зональные, *B* – дриадовые, *B* – болотные, *C* – луговые, *D* – нивальные *n* – число видов. Остальные обозначения те же, что на рис. 27.

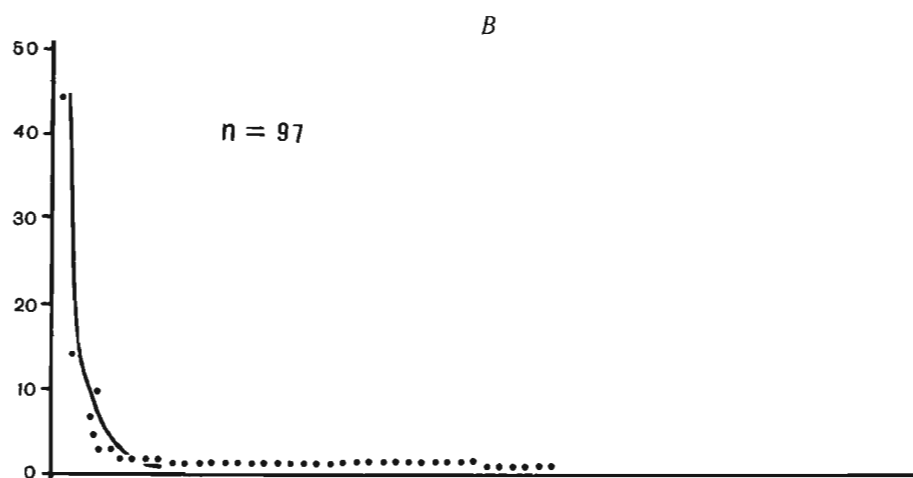
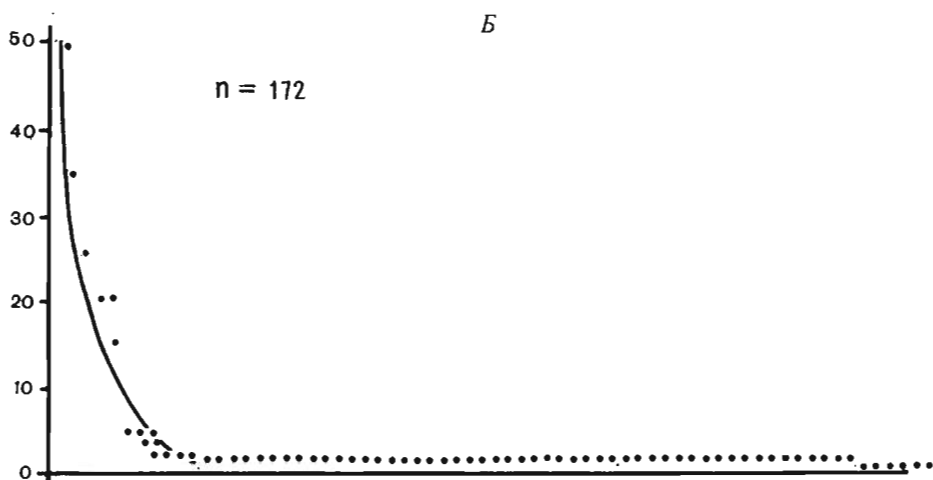
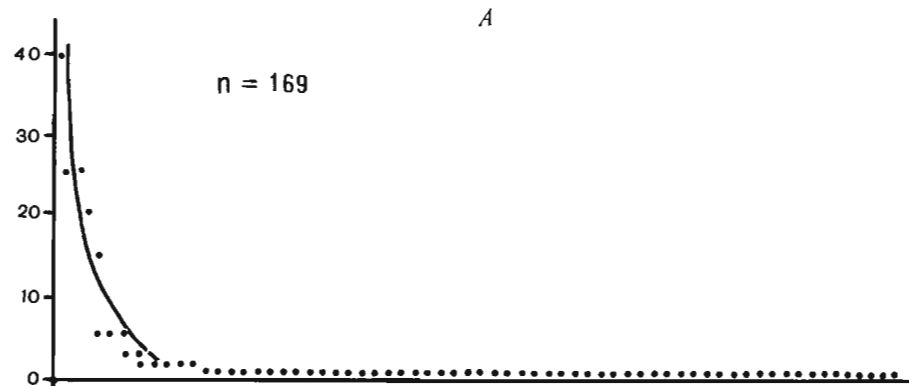


Рис. 29. Ранжирование видов по проективному покрытию в зональных сообществах (с разным числом видов) на широтном градиенте.

Тундры: А – южные, Б – типичные, В – арктические. Остальные обозначения те же, что на рис. 28.

Среди геоботаников-тундроведов популярно представление о полидоминантности тундровых сообществ (Городков, 1956, 1958; Александрова, 1971а; Катенин, 1972а). Этому способствует очевидная пестрота покрова многих тундровых сообществ, связанная с неоднородностью среды (нанорельеф, трещиноватость грунта, структурные грунты) и формой роста многих видов, образующих скопления, подушки, шпалеры и т. п. При более детальном анализе феномена, называемого доминированием, приходишь к выводу, что представление о полидоминантности тундровых сообществ связано с не вполне точным использованием этого термина.

Различают поли-, олиго- и монодоминантные сообщества. Полидоминантность – признак сообщества, в котором нет четко выраженного доминанта и преобладают сразу многие виды (Миркин. и др., 1989). Соответственно олигодоминантные фитоценозы – растительные сообщества с несколькими или даже многими кондоминантами [т. е. доминантами главного слоя (Быков, 1967)], а монодоминантные – с одним доминантом и соответственно одним ярусом.

К полидоминантным сообществам относят тропические леса, а в умеренном поясе северного полушария полидоминантность в наибольшей степени свойственна суходольным лугам и луговым степям. В тундровой зоне под определение полидоминантных сообществ подходят, и то с некоторой натяжкой, только тундровые луга на южных склонах (Заноха, 1993, 1995а, 1995б). Но этот тип сообществ составляет ничтожную долю растительного покрова в высоких широтах.

В подавляющем большинстве тундровых сообществ в каждом из ярусов всегда легко выделяются 2–4 доминанта. В этом отношении они близки к бореальным лесам, зарослям кустарников в поймах рек и к верховым болотам. Если использовать терминологию, довольно популярную в отечественной геоботанике в 50–60-е годы, но почти забытую в современных публикациях, то надо признать, что для многих сообществ тундровой зоны, в том числе и зональных, характерно наличие нескольких кондоминантов и субкондоминантов (видов, совместно доминирующих во второстепенных слоях). В тундре сложность, а часто и спорность вопроса состоит лишь в том, что считать основным, а что второстепенными ярусами.

Сжатость вертикальной структуры и сближенность ярусов затрудняют выделение ведущего слоя, как это обычно делают, например, в лесах. При описании тундровой растительности один и тот же тип сообщества с доминированием, например, в верхнем ярусе кустарничка *Dryas punctata* и хорошо развитым моховым покровом могут называть и дриадовыми, и дриадово-моховыми, и мохово-дриадовыми тундрами (Ары-Мас..., 1987).

При небольших и сходных по размерам растениях даже разных жизненных форм отдать предпочтение какому-либо из видов с близкими величинами обилия действительно трудно. Вероятно, в сравнении с сообществами умеренного пояса в тундрах меньше эдификаторов (см., например, Норин, 1979), т. е. видов, способных так трансформировать среду, чтобы опосредованно влиять на состав всех остальных видов. Но это заключение, на мой взгляд, в большой степени умозрительно. Чтобы его доказать или опровергнуть, необходимы длительные экспериментальные исследования. А визуально обильные виды представляются равноценными по возможности трансформировать среду и по степени их влияния друг на друга. Разделить кондоминанты и субкондоминанты бывает трудно, но выделить в каждом из ярусов явные содоминанты трудности не представляет.

В противоположность полидоминантным большинство тундровых сообществ имеют 2–3(4) содоминирующих вида в каждом из ярусов (по 15–20 % проективного покрытия) при очень низком покрытии (обычно «+» или «г» по шкале, используемой в школе Браун-Бланке) остальных видов, что отвечает определению олигодоминантных сообществ.

Наиболее характерна олигодоминантность именно для зональных сообществ, или собственно тундр. Так, в основной зональной ассоциации на Таймыре примерно равное обилие (15–20 %) имеют 6 видов: 2 сосудистых растения – осока *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и кустарничек *Dryas punctata* и 4 мха – листостебельные *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens* и *Aulacomnium turgidum* и печеночный *Ptilidium ciliare*. А дополнительно либо вместо какого-либо вида в разных подзонах (и соответственно в разных вариантах ассоциации) близкое обилие могут иметь то *Salix reptans* или *S. polaris*, то *Betula nana* или *Vaccinium vitis-idaea* и *Cassiope tetragona*.

На сырых пологих склонах в южных тундрах при равном обилии тех же бриофитов могут содоминировать *Betula nana*, *Eriophorum angustifolium* и *Salix pulchra* или вместо последнего вида *Carex stans*.

На торфяных буграх в плоскобугристых болотах моховой покров образован смесью *Polytrichum strictum*, *Dicranum elongatum*, *D. angustum* и *Aulacomnium turgidum*, а травяно-кустарничковый – *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum* и *Rubus chamaemorus*. Для осоково-моховых болот, обычно с 2 (реже с 3) ярусами типично содоминирование в травяном ярусе *Carex stans* и *Eriophorum angustifolium* (либо еще *Carex chordorrhiza*, *C. rariflora* и *C. rotundata*), а в моховом – гомогенная смесь из *Drepanocladus revolvens*, *D. intermedius*, *Meesia triquetra*, *Calliergon giganteum* и *Cinclidium arcticum*.

В южных тундрах на выходах песков в одном сообществе близкие величины обилия могут иметь кустарнички *Cassiope tetragona*, *Dryas punctata*, *Salix nummularia*, *S. polaris* и *Vaccinium vitis-idaea*.

Более всего под определение полидоминантных сообществ подходят злаково-разнотравные луга на южных склонах, где в одном ярусе могут содоминировать по 8 и более видов: *Arnica iljinii*, *Astragalus subpolaris*, *Campanula langsdorffiana*, *Festuca cryophila*, *Hedysarum hedysaroides*, *Myosotis asiatica*, *Poa alpigena* и *Valeriana capitata*. Но как показали детальные исследования Заноха (1989), все же 2–3 вида среди них всегда заметно обильнее, чем остальные.

Не менее характерны и двухъярусные сообщества с доминированием одного (иногда 2 видов) в каждом ярусе, как, например, в нивальных биотопах – *Drepanocladus uncinatus* и *Salix polaris* (либо еще *Cassiope tetragona*); по днищам распадков – *Calliergon richardsonii* и *Carex stans* (либо *Eriophorum angustifolium*, *Equisetum arvense* ssp. *boreale* или *Comarum palustre*); в долинах рек – *Salix lanata* и *Drepanocladus uncinatus*, *Salix reptans* и *Tomenthypnum nitens*.

Но в тундровой зоне немало и монодоминантных сообществ. Таковы: почти чистые заросли *Arctophila fulva*, *Eriophorum scheuchzeri*, *E. angustifolium* и *Dupontia fisheri* на отмелях рек, по берегам озер и в долинах ручьев; *Puccinellia phryganodes* – на засоленных маршах; *Poa alpigena*, *Deschampsia sukatschevii*, *Arctagrostis arundinacea*, *Chamaerion angustifolium* и *Tripleurospermum phaeocephalum* – в антропогенных условиях на территории тундровых поселков; *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia glauca*, *Puccinellia angustata* и *Phippsia concinna* – на оползнях. Несомненным доминантом в сообществах на щебнистых выходах является *Dryas punctata*.

Интересна закономерность, что монодоминантных сообществ больше в специфических условиях на краевых позициях гидротермического градиента среды, т. е. при дополнительном усилении общеклиматической экстремальности. Это коррелирует со снижением видового богатства, что укладывается в известное правило Тинеманна (см.: Чернов, 1975): при снижении общего видового разнообразия повышается плотность населения сохраняющихся видов. Обычно монодоминантные сообщества находятся на начальных стадиях сукцессионных серий.

Краткое описание типов доминирования в сообществах тундровой зоны демонстрирует, что в ней представлены самые разные комбинации и сочетания до-

минантов: от монодоминантных до полидоминантных. Но для собственно тундр (сообществ в плакорных условиях) характерна олигодоминантность, т. е. четкое доминирование нескольких видов в каждом из ярусов при низком обилии большого числа остальных.

На зональном профиле, например в разных викариантах одной ассоциации, прослеживается тенденция к уменьшению числа содоминантов в пределах каждого яруса. Так, если в основной ассоциации *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskanum* в средней части зоны содоминируют 6 видов (*Carex ensifolia* spp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum* и *Ptilidium ciliare*), а в южный тундрах и еще 2–3 (*Betula nana*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Cassiope tetragona*) имеют заметное (1–3 %) обилие, то на севере зоны число содоминантов сокращается до 3 (*Carex ensifolia* spp. *arctisibirica*, *Salix polaris* и *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*). В полярных пустынях чаще всего бывает не более 2 содоминантов.

Рассмотренные соотношения обилия видов относятся к категориям, связанным с альфа-разнообразием тундровых сообществ. В тундровой зоне они вполне специфичны, если к тому же принимать во внимание не просто соотношения видов с разным обилием, но и соотношение разных групп видов, а именно спорового компонента и сосудистых растений.

СУПЕРДОМИНАНТНОСТЬ

Интересно рассмотреть еще один аспект доминирования на уровне гамма-разнообразия. Общее снижение видового богатства флоры ландшафта в арктических регионах приводит как к уменьшению числа возможных доминантов, т. е. видов, вообще по своим биологическим особенностям способных к доминированию, так и видов, реально доминирующих в сообществах. Именно в высоких широтах наиболее четко выражен феномен, который может быть назван супердоминантностью – доминированием одного вида в различных сообществах и ценотических звеньях (Чернов, 1978, 1985).

Супердоминантность – это следствие общего снижения биологического разнообразия и результат недостатка видов, способных занимать разные экологические ниши. В тундровой зоне последние в значительной мере заполняются за счет пластичности наиболее активных видов. Это наблюдается как в растительном, так и в животном мире, и даже на уровне микроорганизмов (Чернов, 1978; Чернов, Матвеева, 1979; И. Ю. Чернов, 1985; Паринкина, 1989).

В пределах тундровой зоны такая тенденция усиливается к северу, и особенно проявляется в арктических тундрах, где в формировании разнообразных элементов мозаики живого покрова вообще принимает участие относительно небольшое число одних и тех же видов путем их «перетасовки» (Матвеева, Чернов, 1978). Еще более характерно это явление для полярных пустынь (Матвеева, Чернов, 1976; Чернов и др., 1977, 1979; Матвеева, 1979а; Чернов, Матвеева, 1979).

Качественное обеднение биоты по мере нарастания пессимума условий в высоких широтах «опережает» снижение количества возможных экологических ниш и потенциального разнообразия сообщества. Именно это – причина расширения экологической амплитуды многих видов эвартков на северном пределе их ареала. Подобное явление – характерное следствие обеднения видового состава и отсюда – снижения конкуренции. Именно оно служит одним из важнейших механизмов формирования сообществ в экстремальных условиях в целом, в том числе и в высоких широтах.

Ниже приведен список основных доминантов в растительном покрове Таймыра (табл. 24). Он не является исчерпывающим, а включает виды, доминирующие в

Список основных доминантов в растительных сообществах Таймыра

Южные тундры	Типичные тундры	Арктические тундры	Полярные пустыни
Зональные сообщества			
<i>Alnaster fruticosus</i> , <i>Betula nana</i> , <i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i> , <i>Dryas punctata</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> ; <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Dicranum congestum</i> , <i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i> , <i>Tomenthypnum nitens</i> , <i>Ptilidium ciliare</i>	<i>Dryas punctata</i> , <i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i> ; <i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i> , <i>Tomenthypnum nitens</i> , <i>Ptilidium ciliare</i>	<i>Luzula confusa</i> , <i>Salix arctica</i> , <i>S. polaris</i> ; <i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i> , <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Tomenthypnum nitens</i>	<i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Cerastium regelii</i> , <i>Deschampsia glauca</i> , <i>Saxifraga oppositifolia</i> , <i>Stellaria edwardsii</i> ; <i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Bryum tortifolium</i> , <i>Ditrichum flexicaule</i> , <i>Orthothecium chryseum</i> , <i>Racomitrium lanuginosum</i> ; <i>Cetraria cucullata</i> , <i>C. delisei</i> , <i>C. islandica</i> s. l., <i>Stereocaulon rivulorum</i> , <i>Thamnia subuliformis</i>
Интразональные сообщества в заболоченных и влажных биотопах (болота, отмели, долины ручьев, марши)			
<i>Arctophila fulva</i> , <i>Betula nana</i> , <i>Carex chordorrhiza</i> , <i>C. rotundata</i> , <i>C. stans</i> , <i>Equisetum arvense</i> s. l., <i>Eriophorum angustifolium</i> , <i>E. scheuchzeri</i> , <i>Rubus chamaemorus</i> , <i>Salix lanata</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> s. l., <i>V. uliginosum</i> s. l.; <i>Calliergon giganteum</i> , <i>C. richardsonii</i> , <i>Drepanocladus revolvens</i> , <i>Meesia triquetra</i>	<i>Arctophila fulva</i> , <i>Betula nana</i> , <i>Carex chordorrhiza</i> , <i>C. variflora</i> , <i>C. stans</i> , <i>Dupontia fisheri</i> , <i>Equisetum arvense</i> s. l., <i>Eriophorum angustifolium</i> , <i>E. scheuchzeri</i> , <i>Salix reptans</i> ; <i>Calliergon giganteum</i> , <i>C. sarmentosum</i> , <i>Cinclidium arcticum</i> , <i>Drepanocladus revolvens</i> , <i>Meesia triquetra</i>	<i>Arctophila fulva</i> , <i>Carex stans</i> , <i>Dupontia fisheri</i> , <i>Puccinellia phryganodes</i> ; <i>Calliergon giganteum</i> , <i>C. sarmentosum</i> , <i>Cinclidium arcticum</i> , <i>Drepanocladus vernicosus</i> , <i>D. revolvens</i>	<i>Aulacomnium turgidum</i> , <i>Calliergon sarmentosum</i>
Интразональные сообщества в дренированных, относительно сухих биотопах (южные склоны, щелбнистые и песчаные выходы)			
<i>Astragalus subpolaris</i> , <i>Cassiope tetragona</i> , <i>Dryas punctata</i> , <i>Festuca cryophila</i> , <i>Hedysarum hedyсарoides</i> , <i>Salix nummularia</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> s. l., <i>V. vitis-idaea</i> s. l.	<i>Astragalus subpolaris</i> , <i>A. umbellatus</i> , <i>Cassiope tetragona</i> , <i>Dryas punctata</i> , <i>Festuca cryophila</i> , <i>Hedysarum hedyсарoides</i> , <i>Poa alpigena</i> , <i>Salix nummularia</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> s. l.	<i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Astragalus umbellatus</i> , <i>Dryas punctata</i> , <i>Poa alpigena</i>	<i>Racomitrium lanuginosum</i>
Нивальные биотопы			
<i>Cassiope tetragona</i> , <i>Salix polaris</i> ; <i>Drepanocladus uncinatus</i> ; <i>Cetraria delisei</i> , <i>Stereocaulon rivulorum</i>	<i>Cassiope tetragona</i> , <i>Cerastium regelii</i> , <i>Phippisia concinna</i> , <i>Salix polaris</i> ; <i>Drepanocladus uncinatus</i> , <i>Gymnomitrium corallioides</i> ; <i>Cetraria delisei</i> , <i>Stereocaulon rivulorum</i>	<i>Cerastium regelii</i> , <i>Phippisia concinna</i> , <i>Salix polaris</i> ; <i>Drepanocladus uncinatus</i> , <i>Gymnomitrium corallioides</i> , <i>Cetraria delisei</i> , <i>Stereocaulon rivulorum</i>	<i>Gymnomitrium corallioides</i> , <i>Cetraria delisei</i>

Примечание. Подчеркнуты виды-доминанты, общие в соседних подзональных подразделениях.

наиболее широко распространенных сообществах, занимающих наибольшую площадь. Образно их можно назвать «стратегическими» доминантами, т. е. видами, которые в естественных условиях устойчиво проявляют способность к доминированию.

Кроме них имеются виды, которые могут доминировать при определенных, статистически случайных, условиях. Обычно подобное обусловлено способностью вида к вегетативному разрастанию (доминанты-конекторы – Быков, 1967), но иногда такое происходит и за счет хорошего семенного возобновления. Это виды, в принципе способные к доминированию благодаря определенным биологическим свойствам, но проявляющие эти свойства при отсутствии конкуренции со стороны других видов при уникальной комбинации факторов среды. Их условно можно назвать «тактическими» доминантами. Заросли таких видов занимают небольшие площади и встречаются единично. В качестве примеров «тактических» доминантов на Таймыре можно назвать *Chamaerion angustifolium* и *Tripleurospermum phaeocephalum*, иногда формирующие густые заросли на территориях поселков в южных тундрах, а последний – и на оползнях; *Descurainia sophioides*, *Parrya nudicaulis* и *Androsace bungeana* – на осыпных склонах; *Lagotis minor* – в долинах распадков; *Cerastium maximum* и *Polemonium boreale* – на южных склонах; *Racomitrium lanuginosum* – на песчаных и щебнистых выходах.

Из приведенной таблицы с очевидностью следует несколько выводов.

1. В растительном покрове Таймыра имеется сравнительно небольшой набор основных, «стратегических», доминантов, многие из которых подходят под понятие супердоминантов.

2. Многие доминанты являются таковыми в пределах всей зоны или, по крайней мере, в соседних подзонах.

3. В зонах тундр и полярных пустынь почти нет общих доминантов.

Часть перечисленных супердоминантов являются не только циркумполярными видами, но и циркумполярными доминантами на всем их ареале (долготные супердоминанты). К таковым можно отнести травы *Arctophila fulva*, *Carex stans*, *Dupontia fisheri*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri* и кустарнички *Cassiope tetragona* и *Salix arctica*; мхи *Aulacomnium turgidum*, *Calliergon giganteum*, *Drepanocladus uncinatus* и *Tomenthypnum nitens* и лишайник *Cetraria delisei*. Это виды преимущественно интразональных биотопов, но доминирующие в разнообразных типах сообществ. Наличие таких видов обеспечивает высокое сходство синтаксонов самого высокого уровня в пределах всей Арктики.

Другие виды доминируют в определенном секторе Арктики, но в пределах всей тундровой зоны или, по крайней мере, двух соседних подзон (широтные супердоминанты). Таковы *Betula nana*, *Carex ensifolia* spp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix polaris* и *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Это виды, растущие в широком спектре как биотопов, так и сообществ. В том числе они доминируют в зональных сообществах одной или нескольких тундровых подзон. Для некоторых из этих видов в сходных местообитаниях на долготном ареале характерно ценотическое замещение таксономически и морфологически близкими видами (*Betula exilis*, *Carex bigelowii*, *Dryas octopetala*, *D. integrifolia*, *Salix herbacea*).

Супердоминантам обычно свойственна повышенная экологическая пластичность, изменчивость морфологического облика и размеров. Хорошими примерами, иллюстрирующими это положение, являются, такие виды, как *Betula nana* и *Salix pulchra*, которые имеют разные формы роста (Полозова, 1966, 1990). Хорошим примером служит и *Dryas punctata* со столь различным обликом и ценотической ролью в зональных тундрах на водоразделах, где она растет среди мхов, образуя рыхлую дернину с мягкими побегами, и на бесснежных зимой

выходах щебня, где она предоставляет приют всем остальным видам, формируя плотную, прижатую к земле шпалеру с толстыми деревянистыми побегами. В высоких широтах поразительные примеры доминирования в широком спектре биотопов дают карликовые ивы *Salix arctica* (в Канадской Арктике) и *S. polaris* (на Таймыре) и, конечно, *Saxifraga oppositifolia*. Варьируют размеры их особей, а также форма роста, степень одревеснения побегов, размер и форма листьев, длина междоузлий и т. п.

Явление супердоминантности на фоне вообще сравнительно небольшого числа доминантов – причина низкого бета-разнообразия в Арктике в целом. В северном направлении из-за общего снижения видового богатства и расширения экологической амплитуды ряда видов эта тенденция усиливается и наиболее ярко проявляется в полярных пустынях.

Глава 5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ВЫСОКИХ ШИРОТ

Самая общая характеристика пространственной структуры зональных растительных сообществ в высоких широтах может быть выражена следующими словами: они слабо дифференцированы по вертикали и имеют сложную горизонтальную структуру. Это объясняет, почему тундроведы уделяют столь много внимания второму аспекту пространственной структуры и в значительной меньшей степени – первому. Данная работа не является в этом смысле исключением. Но поскольку при зональной типологии вертикальное строение сообществ привлекается в качестве одного из диагностических признаков (Андреев, 1932; Лесков, 1947; Александрова, 1971а, 1977; Чернов, Матвеева, 1979, 1986), без краткого анализа его изменений на широтном профиле все же не обойтись.

ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА

ОСНОВНЫЕ ЯРУСЫ

Основные черты вертикальной структуры сообществ в Арктике – их малорядность и сближенность ярусов. Это означает снижение в целом роли биогенного фактора в формировании ценотической среды в сообществах.

Основные строители ярусов в зональных тундрах Таймыра – мхи, травы, кустарнички и кустарники. Их размеры определяют высоту вертикального профиля. Каждая из биоморф может формировать самостоятельный ярус. Но чаще, а в зональных сообществах как правило, один ярус слагается разными биоморфами одинаковой высоты. Наиболее часто выделяемые ярусы: кустарниковый, травяно-кустарничковый и лишайниково-моховой. Более детальные исследования комбинаций видов, слагающих единые по высоте ярусы, позволили выделить в некоторых сообществах подзоны типичных тундр лишайниково-моховой с листоватыми лишайниками и лишайниково-кустарничковый с кустистыми лишайниками ярусы (Матвеева, 1968, 1970). В подзоне арктических тундр единый ярус образуют мхи и кустарничковые карликовые ивы *Salix arctica* и *S. polaris*. В полярных пустынях в одном ярусе растут мхи и травы. Лишайники формируют самостоятельный ярус в зональных сообществах только в полярных пустынях.

ИЗМЕНЕНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ НА ШИРОТНОМ ПРОФИЛЕ

Основная тенденция на широтном профиле по мере удаления от границы леса на север – уменьшение числа ярусов и их «сжимание» по высоте при одновременном разреживании. Высота вертикального профиля от южных тундр до полярных пустынь изменяется от немногих метров до нескольких сантиметров.

Наибольшее полнота ярусов и общая высота вертикального профиля в южных тундрах. Только там отдельный ярус в зональных сообществах на плакорах обра-

зуют кустарники. Самый высокий кустарник, растущий на плакорах в южной части тундровой зоны Таймыра, *Alnaster fruticosus* имеет высоту 1–2 м. Ольховник редко образует на водоразделах сплошные заросли. Как жизненная форма высокие кустарники даже на юге тундровой зоны плохо соответствуют макроклимату. В зимнее время их верхние части повреждаются ветровой и снежной коррозией. Смыкание покрова вызывает ухудшение условий их существования и приводит к самоизреживанию зарослей из-за слабого оттаивания мерзлоты (Матвеева, Заноха, 1986а). Вторым высоким кустарником – *Salix lanata* встречается на водоразделах в виде отдельных невысоких (0.5–0.8 м) кустов, но густые заросли высотой 1.5–2.0 м образует в долинах рек и ручьев. Господствуют на плакорах южных тундр карликовые березки *Betula nana* и *B. exilis*. Средняя высота их зарослей 0.5–0.8 м. *Betula nana* – самый активный вид в подзоне южных тундр, где во многих биотопах, включая зональные сообщества, формирует достаточно сомкнутый ярус. Вместе с березкой в этом ярусе относительно обилён кустарник *Salix reptans*. Ещё одна ива, *S. pulchra*, имеет стелющуюся форму и попадает в кустарничковый ярус.

Основное изменение в вертикальной структуре растительного покрова в подзоне типичных тундр – это редукция верхнего кустарничкового яруса в зональных сообществах. Единственный из кустарников, доходящий до северной границы типичных тундр, – *S. reptans* – на водоразделах, хотя и встречается довольно часто, имеет покрытие 1–2 %. В этой подзоне только в интразональных условиях (в долинах рек и распадков) формируется кустарничковый ярус из *S. lanata* и *S. reptans*.

При многих различиях в составе и структуре южных и типичных тундр именно кустарничковый ярус в зональных сообществах – важнейший визуальный признак при их разграничении и проведении границ. Южные тундры нередко называли подзоной кустарничковых тундр (Андреев, 1932; Самбук, Дедов, 1934; Городков, 1935, и др.).

Самый важный и характерный ярус в зональных сообществах тундровой зоны в целом и, особенно, подзоны типичных тундр – моховая дернина. Именно мхи обеспечивают наибольшую сомкнутость растительного покрова на водоразделах, в том числе до сплошного, на значительных пространствах в двух южных подзонах. Толщина моховой дернины в зональных сообществах колеблется от 5 до 10 см. Запасы живой массы мхов равны или даже немного превышают таковые подземных и надземных органов цветковых растений (Ходачек, 1969). В моховой дернине обитают остальные растения, либо образуя с мхами единый ярус, либо немного возвышаясь над их покровом. Основные строители мохового яруса в зональных тундрах Таймыра – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens* и *Ptilidium ciliare*.

Некоторые авторы называли центральную подзону тундр подзоной лишайниково-моховых или даже мохово-лишайниковых тундр (Самбук, Дедов, 1934; Городков, 1935). На Таймыре доля лишайников в покрове зональных сообществ невелика, хотя ряд видов – постоянный компонент приземного яруса. Это кустистые формы *Cladina arbuscula* s.l., *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *Cetraria islandica* s.l., *Stereocaulon alpinum* и листоватые – *Peltigera aphthosa*, *P. rufescens* и *Nephroma expallidum*.

В южных и типичных тундрах кустарнички и травы формируют единый ярус высотой 5–10 см, варьирующий в зависимости от слагающих его видов. В зональных сообществах Таймыра – это 2 основных доминанта: *Dryas punctata* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*. На юге зоны к ним добавляются *Vaccinium uliginosum* s. l. и *V. vitis-idaea* s. l., в центральной части – иногда *Cassiope tetragona*.

В арктических тундрах приходится говорить о едином травяно-кустарничково-моховом ярусе с карликовыми ивами и разнотравьем из эварктов: *Draba alpina*,

Saxifraga hirculus, *S. cespitosa* и др. В некоторых сообществах разреженный ярус формирует щучка *Deschampsia glauca* или ожика *Luzula confusa* (Матвеева, 1979б).

Таким образом, число ярусов в зональных сообществах в пределах тундровой зоны уменьшается от 3 в южных до 1 в арктических тундрах, а вертикальный профиль сжимается от 1.5 м до 10 см.

В полярных пустынях жизнь сосредоточена в приповерхностном слое грунта и вертикальная дифференциация на ярусы отсутствует. Этот тонкий слой в сообществах на мысе Челюскин слагается преимущественно мхами и лишайниками, либо по отдельности, либо вместе. В эту дернину почти полностью погружены органы цветковых растений. Даже их цветоносы почти не возвышаются над ее поверхностью.

Все ярусы в северном направлении не только сжимаются, но и постепенно изреживаются – от 100–80 % сомкнутости в южных и типичных тундрах до 50 % в полигональных сообществах арктических тундр и 1–5 % в полярных пустынях.

Описанная выше ярусность относится преимущественно к зональным сообществам. В интразональных условиях принципиальных отличий нет. Но ярусы там в целом выше (или толще), чем в зональных сообществах, и более дифференцированы: менее сближены по высоте и более однородны по составу биоморф. Для сообществ интразональных условий наиболее характерны следующие ярусы: травяной и моховой – в болотах, кустарниковый и моховой или травяной – в долинах, кустарничковый – на бесснежных щебнистых выходах и травяно-моховой или кустарничково-моховой – на снежниках. На широтном профиле некоторые изменения в ярусности интразональных сообществ по сравнению с зональными «отстают» на подзону: кустарниковый ярус еще есть в долинных биотопах в подзоне типичных тундр. И напротив, в тундровой зоне лишайники формируют самостоятельный ярус только на снежниках, а в полярных пустынях он выражен и в зональных сообществах. Иными словами, закон выравнивания среды (Чернов, 1978) работает на уровне не только видов, но и структурных частей сообществ.

ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ В ВЫСОКИХ ШИРОТАХ

При самом грубом делении горизонтальная структура может быть 2 типов: гомогенная и гетерогенная (мозаичная в широком смысле). Последняя имеет несколько основных вариантов.

Причины мозаичности структуры сообществ тундровой зоны следующие: 1) наличие вечной мерзлоты и повышенная активность криогенных процессов в оттаивающем в летнее время слое грунта, что приводит к широкому развитию структурных грунтов (см.: Washburn, 1956), т. е. изначальная гетерогенность среды с небольшими размерами элементов; 2) малые размеры и одноразмерность организмов, вынужденных делить одни и те же экологические ниши в пределах одного или предельно сближенных ярусов из-за сжимания сферы жизни по вертикали; 3) биологические особенности видов, связанные с экстремальностью среды: а) тенденция к формированию плотных куртин, подушек, шпалер, многостебельных особей, т. е. к компактной форме роста, б) медленный рост.

Малые размеры и медленный рост организмов – причина того, что они неспособны «нивелировать» гетерогенность среды, элементы которой крупнее, чем особи всех споровых и многих цветковых растений. Поэтому дробные различия гидротермического режима, связанные со структурными грунтами и формами

нано- и микрорельефа, отражаются в размещении организмов и определяют мозаику покрова криогенного генезиса. Компактная форма роста, при которой особь занимает заметную площадь, обуславливает фитогенную мозаику.

Основных типов горизонтальной структуры сообществ немного: гомогенный, узловый (или радиальный), спорадично-пятнистый, нерегулярно-мозаичный и регулярно-циклический (см.: Фридланд, 1972; Чернов, 1973). Наиболее очевидно они проявляются как в растительном, так и в почвенном покровах (Игнатенко, 1971; Фридланд, 1972). Им следует и распределение других организмов. На Таймыре это было показано на почвенных животных (Чернов, 1978) и микроорганизмах (Паринкина, 1979; И. Ю. Чернов, 1985). В высоких широтах такие типы структуры проявляются по-разному как в пределах ландшафта в зональных и интразональных сообществах, так и на широтном профиле (Матвеева, 1988б).

Нерегулярно-мозаичный тип горизонтальной структуры представляет собой мозаику «пятен» различных видов, вместе образующих сомкнутый покров (рис. 30, А). Он характерен для тундровых зональных сообществ на плакорах, занимающих на Таймыре обширные пространства в подзонах южных и типичных тундр в средних по всем параметрам среды условиях: увлажнению, заснеженности, механическому составу почвы и глубине сезонного протаивания мерзлоты (Матвеева, 1968; Матвеева и др., 1973; Матвеева, Заноха, 1986а). В основе этого типа лежит, с одной стороны, неоднородность среды (нанорельеф криогенного происхождения с превышением элементов на 10–20 см), не имеющая регулярного характера, с другой – склонность видов к компактному росту. Среди них нет явных эдификаторов, способных нивелировать абиотическую гетерогенность среды. Визуально сообщества с подобной структурой воспринимаются как пестрый ковер. Такую структуру имеют сообщества при сплошном моховом покрове, поскольку одни виды мхов тяготеют к повышенным элементам нанорельефа, другие – к микродепрессиям. Некоторые мхи сами образуют плотные бугорки. Элементами фитогенной мозаики являются также скопления листоватых лишайников в микродепрессиях и кустарничков – на бугорках. Корни последних захватывают пространство нескольких пятен мозаики и элементов нанорельефа (Матвеева, 1969). Элементы фитогенной мозаики измеряются немногими сантиметрами, границы между ними нерезкие, в почве такая мозаика не отражается.

Сообщества со сплошным покровом с нерегулярно-мозаичным типом горизонтальной структуры – наиболее стабильная конечная стадия эндогенной сукцессии растительного покрова на плакорах тундровой зоны. Они представлены на плакорах в подзонах южных и типичных тундр. Севернее, в арктических тундрах, сообщества с такой структурой встречаются лишь на склонах, а в полярных пустынях отсутствуют.

Регулярно-циклический тип структуры имеют полигональные и пятнистые тундры, широко распространенные в высоких широтах. В его основе лежит регулярное повторение в пространстве набора из нескольких (2–3) элементов нанорельефа. Этот тип структуры имеет 3 варианта. В пятнистых тундрах на пологих (с уклоном до 5°) поверхностях регулярно повторяется модуль (цикл) из 3 элементов: пятно грунта–валик–ложбинка (рис. 30, Б; см. также рис. 10 в гл. 2). Число таких модулей на единице площади (100 м²) меняется в направлении с юга на север: в подзоне южных тундр их около 20, в подзоне типичных – от 30 до 60, в подзоне арктических – от 90 до 150 (Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1979б; Матвеева, Заноха, 1986а), в полярных пустынях – до 400 (Матвеева, 1979а). Растительный покров на разных элементах модуля различается по многим признакам. На пятнах покров разреженный, состоящий из мелких листостебельных и печеночных мхов, накипных лишайников и одиночных цветковых растений. На валиках и в ложбинках он сплошной из-за хорошо развитой моховой дернины и

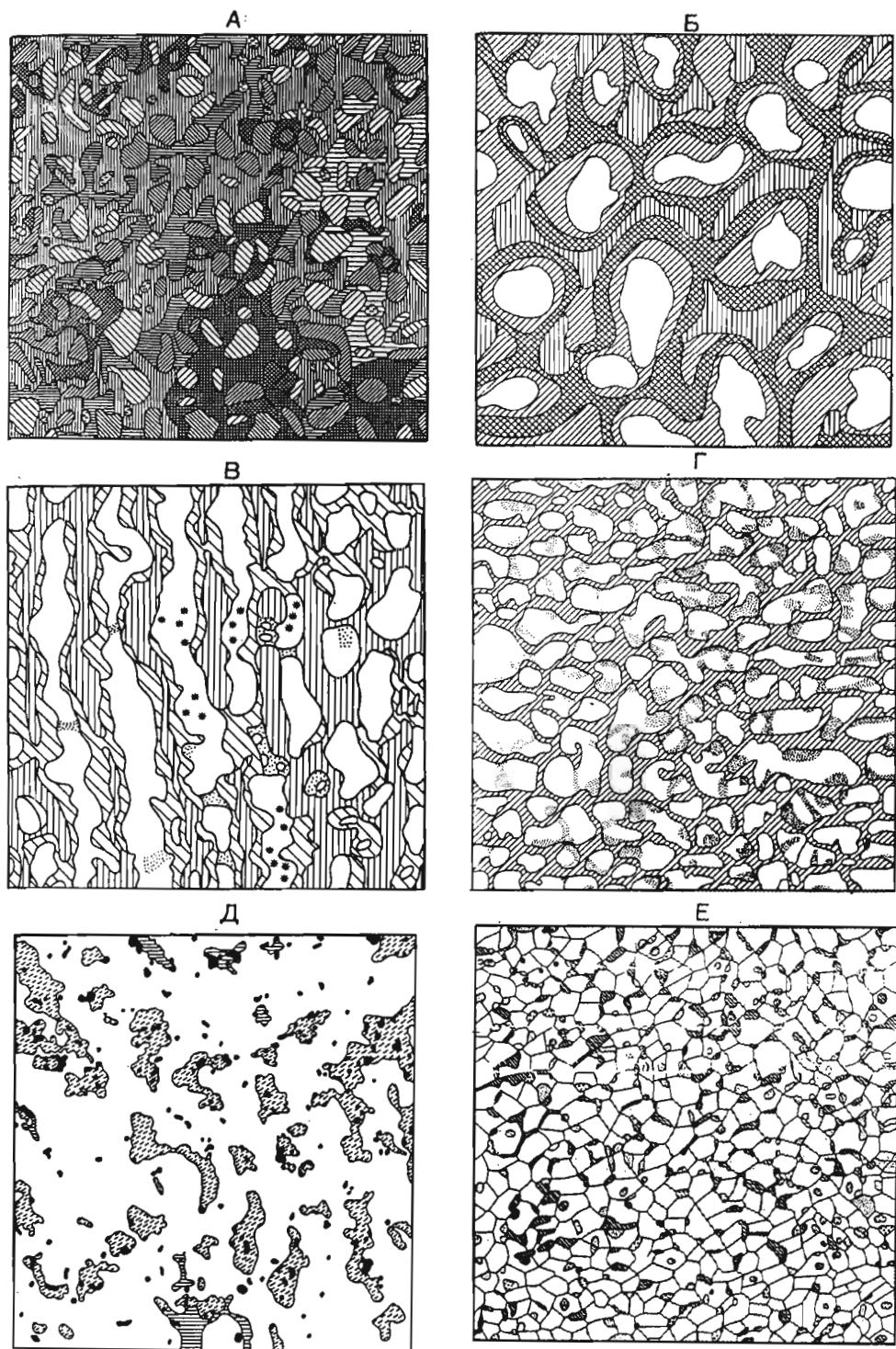


Рис. 30. Типы горизонтальной структуры сообществ в Арктике.

A - нерегулярно-мозаичный; *Б* - 3-членный регулярно-циклический на горизонтальной поверхности и *В* - на склоне, *Г* - 2-членный регулярно-циклический, *Д* - спорадично-пятнистый в подзоне арктических тундр и *Е* - в полярных пустынях. Размер площадки: *A* *Д* - 100 м², *Б* - 25 м² (Детали см.: Матвеева, 1979а, 1979б; Матвеева, Заноха, 1986а).

довольно высокой сомкнутости трав и кустарничков. Наиболее богаты видами микрогруппировки пятен, особенно беден покров в ложбинках (Матвеева, 1968, 1979б; Матвеева, Заноха, 1986а).

На склонах крутизной от 5° до 30° этот же тип структуры имеет несколько иной рисунок (рис. 30, В; 31, А): элементы нанорельефа, особенно ложбинки, ориентированы вдоль склона в виде полос. Но распределение видов и структура растительного покрова микрогруппировок сходны с основным типом, распространенным на пологих поверхностях.

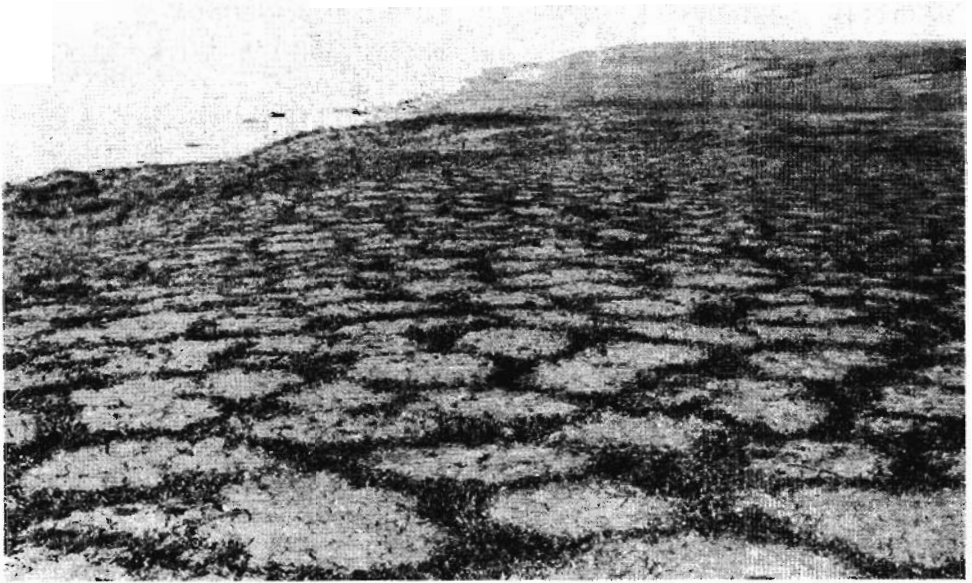
В подзоне арктических тундр и в полярных пустынях представлен упрощенный вариант из 2 элементов (рис. 30, Г; 31, Б): сетчатого узора со сплошным покровом в трещинах и разреженной пионерной растительности на поверхности полигонов. В сукцессионном плане этот тип структуры предшествует более продвинутому 3-членному. На этой стадии часто заметно, что причиной неоднородности среды является растрескивание грунта на правильные 5–6-угольники с попережником от 20 см до 1 м. Этот вариант можно встретить и в подзоне типичных тундр, но только на наиболее выступающих формах рельефа, бесснежных зимой. Регулярно-циклический тип структуры не является простейшим. Каждый из элементов цикла имеет, в свою очередь, либо нерегулярно-мозаичную [растительность валиков и ложбинок (рис. 32, А, Б)], либо спорадично-пятнистую (на пятнах грунта) структуру (рис. 32, Г).

В основе этого типа структуры лежит абиотическая гетерогенность среды, имеющая регулярный характер, усиленная растительным компонентом и отражающаяся как в структуре почвенного покрова (Игнатенко, 1971), так и в распределении почвенных беспозвоночных (Чернов, и др., 1971) и микроорганизмов (Паринкина, 1971, 1973, 1986). В сукцессионном плане этот тип в северных районах предшествует конечному в условиях макроклимата тундровой зоны нерегулярно-мозаичному, а в южных – может быть следствием нарушения сплошного покрова под воздействием криогенных процессов. Специфика такого типа структуры в том, что конечные и пионерные стадии сукцессии сосуществуют и чередуются через несколько дециметров, представляя собой единую динамическую систему – внутреннюю циклическую сукцессионную серию. Пятна голого грунта могут зарастать. Но в результате разрыва растительной дернины под влиянием криогенных процессов могут возникать и новые. Хотя в этом типе структуры его элементы больше, чем в нерегулярно-мозаичном, и здесь корни сосудистых растений пронизывают почву под несколькими элементами мозаики и нанорельефа, причем не только на юге зоны (рис. 33), но и в подзоне арктических тундр (рис. 34; см. также: Александрова, 1962).

Гетерогенность среды, ее контрастность, связанная с частой сменой элементов при общей обедненности биоты, небольшие размеры организмов – причина высокого видового богатства сообществ с регулярно-циклическим типом горизонтальной структуры. Но механизм повышенного видового разнообразия таких сообществ пока до конца не объяснен.

Регулярно-циклический тип структуры не только наиболее характерен для собственно тундровых сообществ, но и достаточно специфичен именно для тундровой зоны и отчасти для полярных пустынь, хотя некоторые его аналоги можно наблюдать в экстремальных условиях в горах и в крайне аридных районах. Но нигде этот тип не проявляется в таких масштабах, как в тундрах. Более того, этот тип, кажется, наиболее хорошо выражен именно в тундрах Таймыра. Когда лежишь на вертолете, видно, что на водораздельных пространствах сообщества с такой структурой покрывают тысячи квадратных метров на всем широтном градиенте, начиная от лесотундры вплоть до полярных пустынь. Такой четкой структуры мне не привелось наблюдать ни на Европейском Севере России, ни на Аляске, ни в Канадской Арктике. К. Тролл (Troll, 1958), описывая картину, пред-

А



Б



Рис. 31. Внешний вид сообществ с регулярно-циклическим типом горизонтальной структуры в подзоне арктических тундр (р. Убойная).
А – горизонтальная поверхность, *Б* – склон.

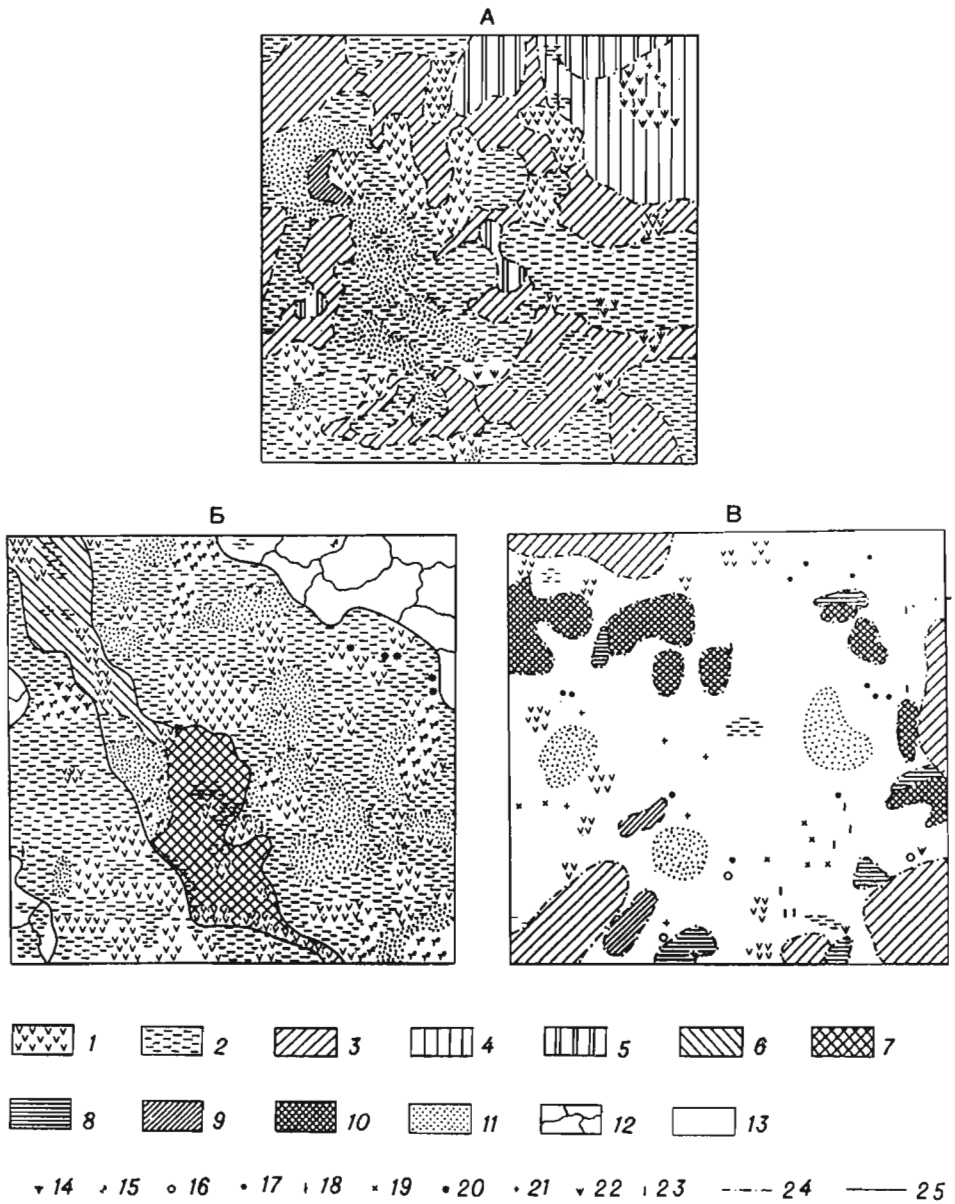


Рис. 32. Схемы горизонтальной структуры растительности в пятнистой тундре в подзоне типичных тундр (пос. Тарей).

Растительность: А – валиков, Б – ложбинок, В – пятен. Размер площадки 0,25 м². 1 – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, 2 – *Dryas punctata*, 3 – *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, 4 – *Tomentothypnum nitens*, 5 – *Aulacomnium turgidum*, 6 – *Ptilidium ciliare*, 7 – *Hypnum bambergeri*, 8 – *Ditrichum flexicaule*, 9 – *Dicranum spadicum*, 10 – *Drepanocladus uncinatus*, 11 – лишайники (на пятнах – накипные, на валиках – кустистые, в ложбинках – листоватые), 12 – трещины в грунте, 13 – голый грунт, 14 – *Astragalus umbellatus*, 15 – *Cerastium bialynickii*, 16 – *Festuca brachyphylla*, 17 – *Juncus biglumis*, 18 – *Luzula nivalis*, 19 – *Minuartia rubella*, 20 – *Nardosmia gmelinii*, 21 – *Polygonum viviparum*, 22 – *Salix polaris*, 23 – *Stellaria ciliatosepala*, 24 – граница грегаций мхов, 25 – граница между микрогруппировками.

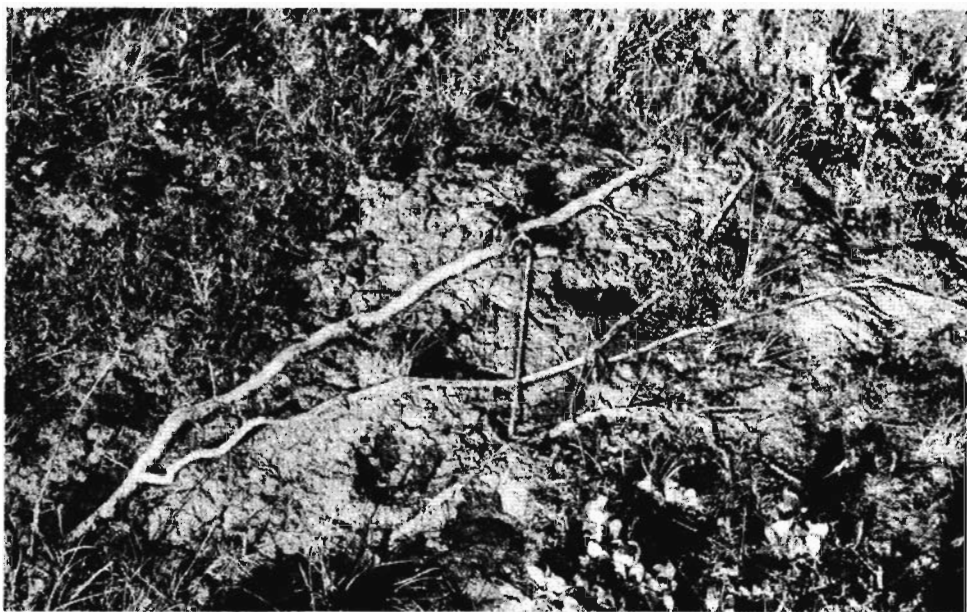


Рис. 33. Корни кустарниковых ив и лиственницы на поверхности пятна грунта в пятнистой тундре в подзоне южных тундр (пос. Кресты).

ставшую взору с дирижабля «Graf Zeppelin», в 1930 г. пролетевшего над тундровыми ландшафтами Евразии, отметил, что подобная структура нигде не выражена так хорошо, как на Таймыре.

Спорадично-пятнистый тип горизонтальной структуры по своей сути сходен с нерегулярно-мозаичным, поскольку в обоих случаях обусловлен фитогенной мозаикой растительных «пятен». Но в отличие от последнего покров в сообществах со спорадично-пятнистым типом структуры не сомкнут. В тундровой зоне он характерен для начальных стадий сукцессий как на относительно сухих, щебнистых, бесснежных зимой участках (рис. 30, *Д.* и рис. 22, *А.* в гл. 3), так и в нивальных биотопах благодаря спорадически рассеянными, изолированным подушкам и шпалерам разных видов. В полярных пустынях такую структуру имеют и многие зональные сообщества. Основная причина проявления этого типа структуры – биотическая: потенциальная способность некоторых растений формировать компактные особи или скопления. В упомянутых контрастных местобитаниях эта способность проявляется максимально. Такие растения, как *Dryas punctata*, *Saxifraga oppositifolia*, *Cerastium regelii*, *Stereocaulon rivulorum*, которые в широком спектре своего обитания растут в виде рыхлых особей (цветковые) или разрозненных стебельков (мхи) и подцелиев (лишайники), на периферии своей экологической амплитуды образуют плотные подушки, шпалеры и скопления. В тундровой зоне этот тип структуры характерен для интрастенозональных сообществ, занимающих небольшую площадь. Зато в полярных пустынях спорадично-пятнистую структуру имеют многие зональные сообщества на плакорах, где большинство видов споровых образуют плотные, почти полусферические подушки (Чернов, Матвеева, 1976, 1979; Матвеева, 1979а).

В сукцессионном плане сообщества с данным типом горизонтальной структуры – перманентно пионерные. Их внутреннее развитие предельно заторможено (медленный рост растений) или постоянно обрывается абiotическими факторами (физическое уничтожение). Обычно куртины и подушки имеют небольшие размеры (несколько сантиметров в поперечнике) и почва под ними не трансформиру-

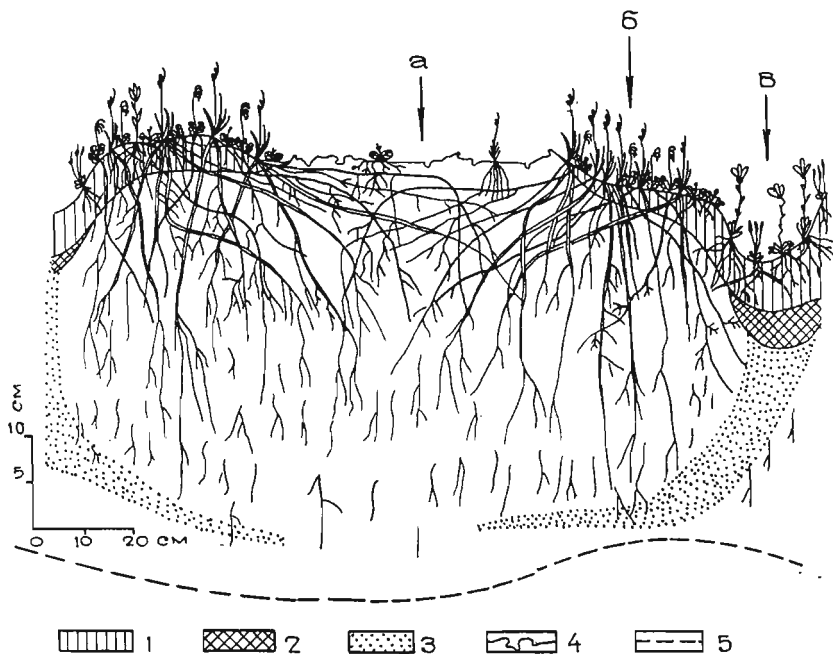


Рис. 34. Вертикальный разрез в сообществе с 3-членным регулярно-циклическим типом горизонтальной структуры (пос. Диксон).

a - пятно грунта, *б* - валлик, *в* - ложбинка. 1 - моховая дернина, 2 - мертвая часть дернины, 3 - торфянистая масса в морозобойной трещине, 4 - поверхность грунта с коркой накипных лишайников, 5 - уровень мерзлоты в конце августа.

ется. Но, например, под шпалерами дриады, занимающими площадь до 1 м^2 и более, среди щебнистого грунта, почти не затронутого почвообразованием, формируется торфянистый горизонт. Естественно, что этот тип структуры растительности определяет многие своеобразные особенности распределения самых разных групп организмов. В частности, он обуславливает чрезвычайную пестротность распределения почвенных и поверхностно-почвенных беспозвоночных (Чернов, 1978).

Таким образом, причина формирования спорадично-пятнистой структуры покрова — биотическая. Это — следствие компактной формы роста растений на начальных стадиях сукцессии при несомкнутом покрове.

Гомогенный тип нигде в тундровой зоне не свойствен собственно зональным сообществам на плакорах, а характерен для интразональных сообществ с изначально гомогенной средой. К таковым в первую очередь относятся сообщества переувлажненных местообитаний (болота, заливаемые илистые берега рек (рис. 33, А), приморские лайды и водоемы, где среда выравнена в пространстве, но относительно нестабильна во времени (колебания степени и характера увлажнения или засоленности по годам, в течение вегетационного периода или суток и т. п.). Гомогенную структуру в тундровой зоне имеют заросли трав *Arctophila fulva*, *Dupontia fisheri*, *Carex stans*, *Eriophorum scheuchzeri*, *E. angustifolium*, *Puccinellia phryganodes*, мхов *Calliergon richardsonii*, *C. sarmentosum*, *C. giganteum*, *Bryum tortifolium* или их комбинаций: травы *Carex stans*, *C. chordorrhiza*, *Meesia triquetra* и мхи *Drepanocladus revolvens*, *Calliergon giganteum*, *Cinclidium arcticum*. Покров бывает как сомкнутым, так и разреженным. В сукцессионном плане это пионерные, хронически пионерные или ранние стадии гидросерии, развитие которой задерживается факторами, внешними по отношению к сообществу (приливы-отливы, паводки, деятельность леммингов). Растения, слагающие такие сообщества, не склонны к компактной форме роста. Это преимущественно

длиннокорневищные травы или мхи, не образующие чистых скоплений. Сообщества с таким типом структуры расположены на краевых позициях градиентов: минимальных на градиенте температуры и плодородия почвы и глубины протаивания мерзлоты и максимальных – на градиенте влажности. Состав организмов, способных существовать в столь специфических условиях, где общая климатическая экстремальность еще более усилена, предельно сокращается. Поэтому такие сообщества одни из самых бедных видами. На фоне низкого видового богатства отдельные виды имеют высокое обилие, а в самых крайних случаях это одновидовые чистые заросли (*Arctophila fulva*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Puccinellia phryganodes*).

Своеобразным аналогом перечисленных местообитаний можно считать поверхность свежих оползней с переувлажненным весной и осенью грунтом, часто засоленным, на которых разреженный или относительно сомкнутый покров также имеет гомогенную структуру. Он слагается преимущественно злаками: *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia glauca*, *Poa alpigena*, *Phippsia algida* и *Arctagrostis latifolia*.

Гомогенную структуру имеют довольно редкие в тундровой зоне густые (более 80 % сомкнутости) заросли высоких кустарников с мертвым покровом из опада листьев, равномерно разреженным покровом трав или моховым покровом. В таких сообществах абиотическая гетерогенность нивелируется растительным компонентом, в результате чего формируется фитогенная однородность. Небольшие фрагменты таких густых зарослей можно встретить в центральных частях кустарниковых массивов *Alnaster fruticosus* на плакорах в подзоне южных тундр. Но они недолговечны, так как гидротермический режим в них ухудшается настолько, что приводит к отмиранию кустарников и появлению «окон» в их зарослях (Тыртиков, 1969; Матвеева, Заноха, 1986а). Гомогенную структуру имеют заросли *Betula nana* на буграх в плоскобугристых болотах южных тундр (рис. 35, Б) и густые ивняки из *Salix lanata* в распадках и долинах рек (рис. 35, В).

Слабая представленность гомогенных растительных сообществ в Арктике обусловлена преобладанием абиогенного воздействия на формирование их структуры. Гомогенность покрова может быть отражением первичной гомогенности среды (заросли трав во влажных местообитаниях и на оползнях). Но она же может быть результатом того, что растения-эдификаторы «игнорируют» абиотическую гетерогенность и формируют гомогенный покров (заросли высоких кустарников). В Арктике и то и другое в целом ограничено. Первое – из-за наличия мерзлоты и связанных с ней структурных грунтов, второе – из-за ослабления эдификаторного воздействия растений, в частности из-за их малой высоты. Поэтому гомогенный тип горизонтальной структуры не характерен для зональной растительности тундровой зоны. Но сообщества с однородным покровом могут занимать относительно большие пространства в районах, где слабо выражен плакорный тип местности, а преобладают заболоченные низины. Этот тип структуры лучше представлен на юге зоны, чем на севере, а в полярных пустынях, по-видимому, не встречается.

Узловой, или радиальный, тип горизонтальной структуры, при котором воздействие растения-эдификатора отчетливо проявляется в радиально-концентрическом распределении остальных растений, в тундровой зоне не встречается. Это совершенно очевидно связано с малыми размерами даже самых крупных растений. Этот тип структуры еще можно встретить в лесотундре, в том числе и на Таймыре (Демьянов, 1982, 1984). Влияние лиственницы *Larix sibirica* проявляется в различиях в составе и структуре приземных ярусов, включая продуктивность некоторых видов, например кустистых лишайников (Демьянов, 1989). Но эти различия в подкроновой и внекроновой частях выявляются не визуально, а лишь при специальных детальном исследованиях. Сходное влияние на форми-

А



Б



В



Рис. 35. Гомогенный покров в различных интразональных сообществах.

А — заросли *Eriophorum scheuchzeri* от мели р. Пясина в подзоне типичных тундр, пос. Тарей; заросли: Б — *Betula nana* на бугре в плоскобугристом болоте и В — *Salix lanata* в верховьях распадка в подзоне южных тундр, пос. Кресты.

рование приземных ярусов оказывают и высокие кустарниковые березы (*Betula pubescens*) (Катенин, 1972б; Демьянов, 1991, 1992).

В тундровой зоне к явным эдификаторам, трансформирующим среду, можно отнести немногие виды. Среди них высокие кустарники *Alnaster fruticosus*, *Salix lanata* и *Betula nana*, плотнодерновинная кочкообразующая пушица *Eriophorum vaginatum*, кустарнички *Dryas punctata*, *Salix nummularia* и *S. rotundifolia*, формирующие плотные подушки или шпалеры, и такие многолетние стержнекорневые травы, как *Novosieversia glacialis* и *Oxytropis middendorffii*. Все они локально преобразуют среду: накапливается листовая опад под *Alnaster fruticosus*, которая к тому же и затеняет приземный покров; образуются «карманы» гумуса под *Novosieversia glacialis*; долго сохраняется органическая масса из разлагающихся остатков в кочках *Eriophorum vaginatum*. Все это способствует тому, что вблизи таких растений или непосредственно в их дернинах или шпалерах поселяются многие виды, отсутствующие (или, по крайней мере, малочисленные) за пределами эдифицирующего влияния, или фитогенного поля по А. А. Уранову (1965). На Таймыре такие специфические «узлы» концентрации организмов описаны для кочек *Eriophorum vaginatum* (Полозова, 1970), кустов *Alnaster fruticosus* (Матвеева, Заноха, 1986а), шпалер *Dryas punctata* (Матвеева, 1979б) и старых особей *Novosieversia glacialis*.

lis (Матвеева, Чернов, 1977; Частухина, 1984). При этом не отмечалось концентрического распределения других растений вокруг эдификаторов.

Но вот работы почвенных зоологов и микробиологов на Таймыре показывают, что вокруг крупных одиночных растений-эдификаторов наблюдается концентрическое распределение почвенных беспозвоночных: численность большинства почвенных животных уменьшается с удалением от особи эдификатора (Чернов, 1973) и плотность микробного населения в почве также значительно выше в сфере влияния таких растений, чем за ее пределами (Паринкина, 1973, 1979). Но и в этом случае речь идет не о разном составе, а лишь о разной численности организмов.

Строго говоря, радиальная структура всего сообщества (если иметь в виду определенный пространственный масштаб) – явление крайне редкое. Этому условию соответствует крупное одиночное дерево с плотной развесистой кроной, растущее среди луга. Во всяком случае, в тундровой зоне этот тип структуры встречается лишь как элемент либо общей регулярно-циклической структуры (если он регулярно повторяется), либо спорадично-пятнистой (если такой элемент единичен).

Узловой тип структуры имеет исключительно фитогенную природу. Из-за ослабления эдификаторной роли растений, в том числе благодаря их малым размерам, в тундровой зоне он проявляется слабо и лишь в форме локальных элементов структуры в сочетании с другими типами.

ПРОЯВЛЕНИЕ РАЗНЫХ ТИПОВ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ

Как и любая из схем, предлагаемых для описания и классификации природных явлений, данная схема условна и относительна. Природа всегда богаче любых схем, и попытка свести все многообразие к немногим дискретным типам лишь относительно отражает действительность.

Применяя ее для характеристики структуры сообществ, необходимо помнить, что, за исключением гомогенного, все остальные типы не встречаются в чистом виде. Более характерно сочетание нескольких типов структуры при преобладании одного из них. Так, элементы узловой структуры сочетаются с нерегулярно-мозаичной в различных типах тундр с мозаикой мхов и кустарничков и единичными крупными кустарниками или в кочкарных сообществах с *Eriophorum vaginatum*, а также со спорадично-пятнистой в луговых сообществах на склонах.

Гомогенный, спорадично-пятнистый, нерегулярно-мозаичный и узловой типы – это простейшие типы структуры, поскольку их элементы слагаются особями (неоднородность I уровня). Элементы же регулярно-циклического типа слагаются синузиями и являются микрогруппировками [неоднородность II уровня (по: Ярошенко, 1960)].

Собственно тундры, т. е. зональные сообщества на плакорах тундровой зоны, имеют структуру регулярно-циклического и нерегулярно-мозаичного типов. Гомогенный и спорадично-пятнистый типы структуры в зоне тундр свойственны только интразональным сообществам, преимущественно на ранних (пионерных или перманентно-пионерных) стадиях сукцессий, но последний наравне с регулярно-циклическим преобладает в зональных сообществах полярных пустынь.

Мозаичность покрова зональных сообществ на плакорах как тундр, так и полярных пустынь такова, что возникает проблема выделения однородных участков, с которыми можно оперировать как с наименьшими единицами для установления синтаксонов для классификации растительных сообществ.

Проблема мозаичных сообществ довольно долгое время была предметом дискуссии как в отечественной литературе (Сукачев, 1928; Раменский, 1929; Ярошенко, 1931, 1950, 1960; Лавренко, 1952, 1959; Сукачев и др., 1957; Мазинг, 1965; Ниценко, 1968, и мн. др.), в том числе и по тундроведению (Александрова, 1950; Городков, 1958; Норин, 1962, 1965, 1984; Матвеева, 1969, 1970), так и в зарубежной (см.: Баркман, 1993). При обсуждении этой проблемы на примере тундровых сообществ высказывалось мнение (Норин, 1979; Walker et al., 1994b), что участки покрова с регулярно-циклической горизонтальной структурой (пятнистые тундры) следует считать комплексом фитоценозов, а каждый из элементов – фитоценозом и относить последние к самостоятельной ассоциации.

Выдвигалось немало критериев для разграничения мозаичных фитоценозов и комплекса фитоценозов. Не углубляясь в дискуссию, скажу, что можно привести ряд аргументов за то, чтобы считать такие сообщества как комплексом фитоценозов, так и мозаичным фитоценозом.

Комплекс фитоценозов

Исходная гетерогенность среды. Внешне среда на момент времени, когда фиксируется данный тип структуры, действительно дифференцирована в масштабах нанорельефа. Но если представить динамику развития сообществ (см. гл. 6), то гетерогенность среды в пятнистых тундрах – результат формирования этого типа структуры самими растениями. Однако в полярных пустынях исходная гетерогенность в виде структурных грунтов дает сходный тип структуры сообществ.

Имеются различия во флористическом составе и в наборе доминантов. Но аналогичные различия присутствуют и разным элементам мозаики, фитогенность которой не вызывает сомнений.

Сообщества имеют двухступенчатую сложность горизонтальной структуры. Это – аргумент в пользу комплекса фитоценозов.

Мозаичный фитоценоз

Элементы мозаики меньше, чем размеры особей-доминантов сосудистых растений, корни которых пронизывают несколько элементов мозаики. Это не очень хороший аргумент, поскольку, например в полярных пустынях, сообщества с таким же рисунком структуры и распределением споровых не имеют сосудистых растений-доминантов с такой сильной корневой системой.

Сообщество – результат единого динамического развития; элементы мозаики – стадии одного процесса; по отдельности элементы мозаики в таком составе не встречаются; набор видов на разных элементах мозаики различается, но всегда специфичен для данного типа в целом. Все эти признаки можно отнести и к полигональным болотам или массивам бугров-байджарахов, элементы которых никто не объединяет в один фитоценоз.

Площадь выявления состава (9–25 м²) намного больше, чем размер каждого из элементов (см. гл. 4), и соразмерна площади выявления сообществ с другим типом структуры как в тундровой зоне, так и в бореальной области. Это существенный аргумент в пользу мозаичного фитоценоза. В этом нет принципиальных отличий от сообщества с другим типом структуры. При этом подходе на пробной площади размером 100 м², используемой во многих исследованиях, в пятнистых тундрах будет несколько сотен фитоценозов.

Чаще всего комплексом фитоценозов предлагалось считать только пятнистые тундры с 3-членным регулярно-циклическим типом горизонтальной структуры (Норин, 1979). На Аляске (Walker et al., 1994b) в качестве самостоятельного синтаксона была описана растительность пятен грунта между кочками пушицы в кочкарных тундрах. В отношении полигональных тундр, куртинных и мелкополигональных дриадовых или мелкобугорковых со сплошным покровом сообществ, где каждый из элементов горизонтального расчленения также можно было бы считать самостоятельным фитоценозом, этого не делалось. Повышенный интерес в этом плане к пятнистым тундрам объясняется скорее всего завораживающей регулярностью повторения их элементов, а также наличием изолированных пятен оголенного грунта. На мой взгляд, нет принципиальных различий между

мозаичностью пятнистых и мелкобугорковых тундр или полигонально-трещиноватых сообществ, где диаметр полигонов около 50 см, ширина трещин 1–2 см, а пятна грунта занимают небольшую часть в центре полигона. Но только по поводу пятнистых тундр возникала проблема, считать ли их мозаичными фитоценозами или комплексом фитоценозов.

В этом старом споре, острота которого явно уменьшилась в последнее десятилетие, основной аргумент, на мой взгляд, все же обращение с объектом в практике геоботанических исследований. Как и на заре тундроведения, так и сейчас при описании, картировании, классификации, оценке продуктивности или динамического состояния пятнистые тундры воспринимают как единое сообщество такого же масштаба, как и сообщества с другими типами горизонтальной структуры. Очевидно, что его гетерогенность иного уровня, нежели расчленение покрова в пространственном масштабе фитоценозов, как это понимается в обычной практике геоботаников-тундроведов.

Многолетняя работа по описанию растительности тундровой зоны убедила меня в том, что участки с дробной структурой при размерах каждого из элементов мозаики менее 1 м² из практических соображений и по аналогии с таковыми других зон целесообразнее считать фитоценозами, а элементы их мозаики – внутренними структурными частями – мероценозами (см.: Миркин и др., 1989).

В пользу этого говорят размеры площади выявления видов, имеющих диагностическое значение для установления синтаксонов. Как было показано выше (см. гл. 4), все константные, характерные и дифференцирующие виды ассоциации, а также виды с высокой встречаемостью и хотя бы относительно обильные в сообществе, имеются на площади 3×3 м в сообществах с любым типом структуры. В этом нет различий между даже такими крайними по степени сложности типами, как гомогенный и регулярно-циклический. На этой же площади всегда имеются все элементы горизонтальной структуры любого из типов и в достаточной повторности, т. е. на этой площади проявляются все существенные черты фитоценоза в наиболее принятом его понимании. Очень важно и то, что при явной гетерогенности структуры сообществ пятнистые тундры гомотонны как синтаксон.

При ином подходе на площади 10×10 м в пятнистых тундрах следует выделять до 100 и более фитоценозов. При этом придется пересматривать представление о таком понятии, как минимум-ареал, изменять всю процедуру описания, создавать параллельную классификацию. То, что этого не делают те, кто реально классифицирует и картирует растительность тундр, может быть, наиболее важный аргумент в пользу того, чтобы считать пятнистые тундры мозаичным фитоценозом.

На мой взгляд, мозаичность присуща сообществам тундровой зоны не в большей степени, чем таковым других природных зон. По сути дела, почти для любого фитоценоза характерна грубая мозаика, элементы которой слагаются более мелкой мозаикой. Но в Арктике из-за специфики вертикальной структуры (сближенность ярусов) и из-за определенной геометричности рисунка и регулярности распределения элементов мозаики, связанной с криогенными процессами в почве, она наиболее сильно бросается в глаза.

СТЕПЕНЬ СОМКНУТОСТИ ПОКРОВА

Еще один вопрос нельзя обойти при описании горизонтальной структуры сообществ в высоких широтах. В направлении к северу на широтном градиенте происходит постепенное уменьшение сомкнутости покрова от сплошного на юге тундровой зоны до предельно разреженного в полярных пустынях. Сплошному покрову зональных сообществ соответствует нерегулярно-мозаичный тип структу-

ры. Он наиболее характерен для плакоров южных тундр, но встречается еще и в типичных. Далее он сменяется 3-членным регулярно-циклическим типом, который в подзоне типичных тундр уже преобладает. Сомкнутость покрова при сохранении общей структуры этого типа в пределах подзоны типичных тундр уменьшается от 90 до 60 %. Параллельно с увеличением доли голого грунта возрастает и число модулей структуры, в связи с чем среда становится все более дробной. В подзоне арктических тундр преобладает 2-членный регулярно-циклический тип, при том что доля голого грунта (55–70 %) уже выше, чем проективное покрытие растительности. В зоне полярных пустынь этот тип структуры еще сохраняется, но часто доля голого грунта может достигать 80–90 %. Однако там не менее характерен и спорадично-пятнистый тип, где грунт уже занимает до 95 % и более.

Степень сомкнутости покрова – показатель оптимальности среды для поддержания максимально возможного числа организмов. Отсюда: сообщества с несомкнутым покровом – это либо отражение нехватки ресурсов влаги или питания, что наиболее ярко выражено в жарких пустынях, либо пионерная стадия, которая относительно быстро сменяется более зрелой, либо перманентно-пионерная стадия, которая поддерживается длительное время из-за постоянного обрыва сукцессии внешними факторами. Снижение степени сомкнутости покрова в зональных сообществах на широтном градиенте в высоких широтах – следствие возрастания климатической экстремальности, в результате чего сукцессия останавливается на все более ранних стадиях (Лесков, 1947; Чернов, 1978; Чернов, Матвеева, 1979).

Если кратко суммировать основные изменения, происходящие в составе и структуре органического мира высоких широт от границы леса до полярных пустынь, рассмотренные в главах 1–5, то это будет выглядеть так: прогрессирующее обеднение биоты, снижение всех показателей обилия и массы, сжатие жизни по вертикали и ее изреживание по горизонтали.

Глава 6. ДИНАМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В АРКТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВАХ И ЗОНАЛЬНЫЙ КЛИМАТИЧЕСКИЙ ГРАДИЕНТ

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Одна из основных особенностей организации арктических сообществ – своеобразие сукцессионных процессов. Для них характерны замедленность, укороченность рядов сукцессионных смен, уменьшение числа возможных рядов (Матвеева, 1968; Матвеева, Чернов, 1976; Чернов, Матвеева, 1979; Чернов, 1985). По нашим представлениям, основная причина замедленности сукцессионных процессов – неблагоприятные климатические условия в период вегетации (низкие температуры), а также краткость вегетационного периода и, как следствие этого, снижение ростовых и продукционных процессов у всех групп организмов (Чернов, 1978; Чернов, Матвеева, 1979; Тишков, 1985, 1994; Чернов, 1985). Укороченность сукцессионных рядов определяется преобладанием скорости нарушения покрова над скоростью сукцессии. Причина ограниченного числа возможных сукцессионных рядов – малое разнообразие флоры и фауны.

Вопросы о полном ряде сукцессии и о климаксе – одни из самых сложных в арктической проблематике (Churchill, Hanson, 1958; Александрова, 1959). Высказывались представления о едином арктическом сукцессионном ряде (Самбук, 1937б), который в различной степени реализуется в разных подзонах: от наиболее полного на юге тундровой зоны до предельно укороченного в полярных пустынях (Чернов, Матвеева, 1979; Svoboda, Henry, 1987). Все это определяет важность изучения сукцессионных процессов в Арктике для общей теории сукцессий.

Сукцессионные ряды в Арктике обрываются под воздействием внешних факторов. Но в зависимости от силы фактора и масштаба явления в пространстве последствия обрыва могут быть различными: вторичная сукцессия может начаться или с самой первой, или же с более продвинутой стадии (тогда повторяется «малый сукцессионный цикл»). Процесс может происходить на больших территориях, т. е. изменения будут захватывать крупные системные блоки, или же локально, тогда общее функционирование системы в целом сохранится.

Ведущая роль в динамике природных систем принадлежит растительному покрову, изменения которого в Арктике тесно связаны с динамическими криогенными процессами. Наличие вечной мерзлоты – идеального водоупора – препятствует формированию устойчивого равновесного состояния системы «почва–растительность». На ранних стадиях эндогенной сукцессии растительный покров – биогенный фактор, улучшающий собственное существование. На более продвинутых стадиях он вызывает ухудшение гидротермического режима в почве, что замедляет и даже останавливает ход эндогенной сукцессии и ведет к его разрушению. Именно это – основная причина неустойчивости растительного покрова арктических ландшафтов. Однако, за исключением катастрофических случаев (например, образования оползней, когда на большой территории полностью уничтожается растительность, уносится почва, обнажается

поверхность вечномёрзлой материнской породы), он физиономически воспринимается стабильным. Представления о повышенной динамичности тундровых экосистем связаны не столько с ходом и скоростью эндогенных сукцессий, сколько с тем, что они постоянно обрываются: эндогенная динамика ослаблена, а экзогенная усилена.

Скорости сукцессий в Арктике в сотни раз меньше, чем в умеренных районах, поэтому непосредственное наблюдение за динамикой почти невозможно. Наиболее вероятный путь получения представлений о динамических процессах – это изучать пространственно-временные ряды (Стебаев, 1971), выстраивая в условные (временные) ряды ныне существующие сообщества.

Из-за сочетания частого, а нередко и сильного нарушения растительного покрова, т. е. обрыва сукцессии, и одновременно замедленности процессов восстановления арктические экосистемы находятся на грани устойчивости с очень небольшим запасом прочности.

С изложенных выше позиций ниже рассмотрены сукцессионные изменения в растительном покрове при формировании зонального типа сообществ в плакорных условиях. Конкретная сукцессионная серия приведена из одной подзоны. Между тем различия в Арктике проявляются гораздо сильнее, чем в умеренных районах. Ход сукцессий в разных подзонах даже на аналогичных субстратах может различаться как по скорости, так и по длине ряда: чем севернее, тем короче ряд.

ОБЩАЯ СХЕМА ФОРМИРОВАНИЯ ЗОНАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

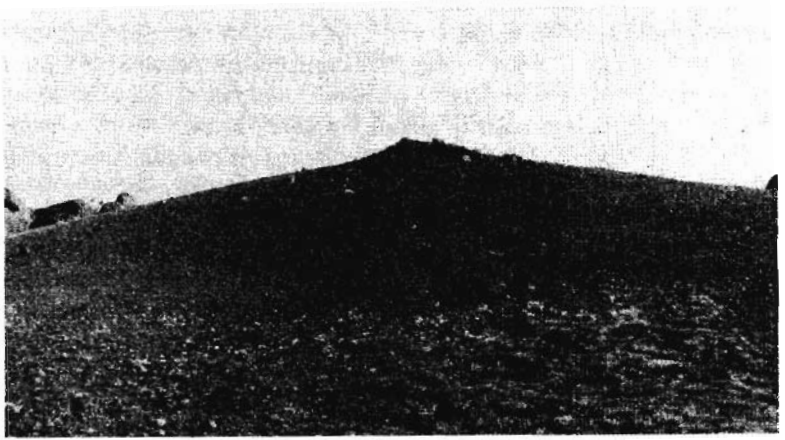
В современных, не нарушенных человеком арктических ландшафтах первичные сукцессии, начиная с появления пионерной растительности, можно проследить на морских отмелях, особенно в устьях рек, на свежих аллювиальных наносах речных долин и делювии в оврагах, на оголенных поверхностях склонов, на поверхностях, лишенных зимой снега, на каменистых россыпях, возникших вследствие выветривания горных пород, на оползнях и т. д. Получить представление о формировании зональных сообществ на плакорах можно лишь косвенно, выстраивая хронохорологические ряды. Для выяснения закономерностей их формирования полезен сравнительный анализ зональных сообществ на широтном градиенте от полярных пустынь до южных тундр.

В формировании живого покрова на плакорах – от поселения первых растений до сплошного ковра растительности (последнее возможно лишь в южных и типичных тундрах) – можно представить несколько этапов. Для построения гипотетического ряда были привлечены наблюдения как в пределах ландшафта, так и в разных широтно-зональных подразделениях Таймыра.

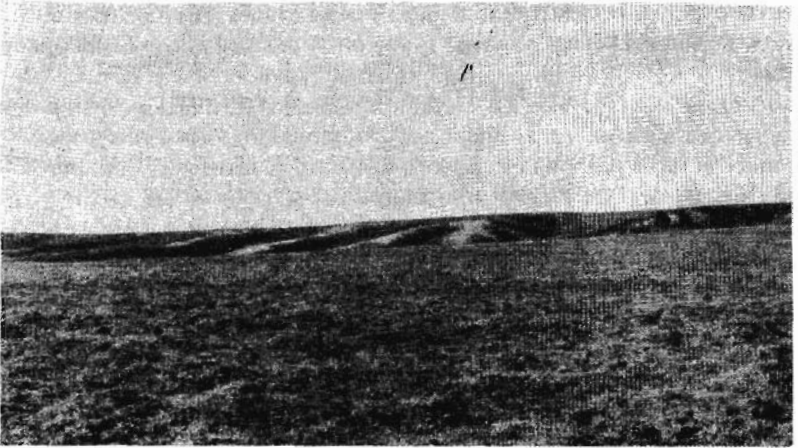
Стадия 1. Голый грунт без физиономически заметных организмов. Такие поверхности появляются в результате отступления моря (сейчас имеются в архипелаге Новосибирские острова на Земле Бунге) и ледников (в архипелагах Шпицберген, Северная Земля и Земля Франца-Иосифа). Они также образуются в процессе оплывания и оползания грунта на солифлюкционных склонах и оползнях, его пучения на пятнах грунта в пятнистых тундрах, под действием снежной, ветровой и водной коррозии (рис. 36). На плакорах в тундровой зоне такие участки локальны, но в полярных пустынях могут занимать иногда значительные площади.

Стадия 2. В результате пересыхания летом поверхность грунта разбивается сетью трещин глубиной до 1 см на 5–6-угольники в поперечнике до 10 см, которые смыкаются во время дождей и снеготаяния. Здесь поселяются единичные цветковые растения. Характер их размещения с рисунком трещиноватости не свя-

А



Б



В



Рис. 36. Оголенные грунты в подзонах типичных и арктических тундр на Таймыре.

А – первичный субстрат, разрушающийся под действием снежной и ветровой корразии (островок в Диксонском проливе); Б – солифлюкционные склоны; В – оплывание грунта под действием солифлюкции в нижнем течении р. Рагозинки.

зан. Таксономический состав зависит от регионального положения территории. По составу жизненных форм – это злаки и разнотравье. Участки на этой стадии зарастания в полярных пустынях регулярны, в арктических тундрах эпизодически встречаются в интразональных условиях (например, на ровных поверхностях на месте долгого лежания снега), южнее крайне редки.

Стадия 3. Часть трещин в результате морозной сортировки заполняется мелким щебнем и уже не смыкается при увлажнении грунта. В них поселяются мхи и разнотравье, которые закрепляют субстрат. Образуются 5–6-угольные полигоны с поперечником от 0.6–0.8 до 1.0–2.0 м. Это обычно для полярных пустынь и арктических тундр, эпизодически то же самое встречается южнее, главным образом на бесснежных участках на вершинах холмов, перегибах склонов и оползнях.

Стадия 4. Трещины заполняются растительной массой (опадом, ветошью, торфом и живыми растениями), в них формируется почва с торфянистым горизонтом. Пионерные виды, особенно мхи, сменяются теми, которые доминируют на конечных стадиях. Наряду с разнотравьем появляются кустарнички. Одновременно с заполнением трещин дернина начинает «заползать» на плоскую поверхность полигона. Острые углы полигонов сглаживаются, нанорельеф выравнивается.

В полярных пустынях и северной полосе арктических тундр сукцессия на этой стадии останавливается, поскольку толстая моховая дернина оказывается нежизнеспособной в условиях сурового климата (Матвеева, Чернов, 1976). В ее нижней части под действием криогенных факторов происходит разрыв, образуется пустота. Верхняя часть повисает и начинает высыхать. На поверхности мхов появляются накипные лишайники, которые постепенно образуют плотный «панцирь», что приводит к отмиранию мхов. Сухой материал развеивается, и обнажается голый грунт. Не менее интенсивен процесс отмирания дернины и на периферии голого грунта, но отмирание уравнивается здесь зарастанием. в результате чего повторяется «малый сукцессионный цикл». В полярных пустынях моховая дернина часто гибнет из-за вымокания. Внешне полигональные сообщества на этой стадии воспринимаются как вполне стабильные. Это состояние обычно в арктических тундрах и полярных пустынях и лишь эпизодически встречается южнее.

Стадия 5. На периферии голого грунта за счет утолщения дернины формируется валик. Дифференцируется фитогенный нанорельеф. В ложбинках застаивается вода, дольше лежит снег и слабее протаивает мерзлота, что препятствует нормальному функционированию деструкторов и тормозит процесс разложения (Чернов, 1978; Паринкина, 1989). В результате увеличивается мощность торфяного горизонта и условия приближаются к болотным. Площадь голого грунта сокращается до 20 %. Вдоль мелких вторичных трещинок на нем поселяются мелкие мхи, накипные лишайники и единичные цветковые. Криогенные процессы на пятнах грунта настолько сильнее биогенных, что растения постоянно погибают. На этой стадии состояние растительного покрова наиболее контрастно. Хорошо различаются 3 элемента: пятно голого грунта с единичными растениями (пионерная стадия), валики с травяно-кустарничково-моховой (конечная мезофильная стадия) и ложбинки с травяно-моховой (гигрофильная стадия) дерниной. Такая же резкая дифференциация и в почве: почти не затронутая почвообразованием материнская порода на пятнах грунта, сформированная тундрово-глебовая почва на валиках и торфяная в ложбинках (Игнатенко, 1971). Это состояние наиболее обычно в южной полосе арктических тундр, но широко распространено и в типичных тундрах.

Стадия 6. Начинается зарастание голого грунта. Для ранних стадий этой локальной сукцессионной серии характерен специфический комплекс напочвен-

ных гемиздафических организмов: зеленые и желто-зеленые водоросли, накипные лишайники, мелкие зеленые и печеночные мхи, мелкие цветковые растения, а также почвенные беспозвоночные – коллемболы, жужелицы, клопы (Чернов и др., 1971; Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1978; Чернов, Матвеева, 1979; Пийн и др., 1984). Совместная жизнедеятельность организмов приводит к стабилизации грунта, поскольку образуется тонкая (до 0.5 см) органогенная корочка (частично живая, местами отмершая). Этот маломощный покров периодически разрушается и вновь восстанавливается, т. е. повторяется «малый сукцессионный цикл». Постепенно центральная часть полигона становится благоприятным субстратом для всех организмов. Процесс зарастания ускоряется за счет расселения растений из окружающего валика, клонирования кустарничков и длиннокорневищных трав, «наползания» моховой дернины. В одном сообществе пятнистой тундры можно встретить стадии от голого грунта до сплошного покрова (Матвеева, 1968; Матвеева и др., 1973; Матвеева, Заноха, 1986а). Это состояние наиболее характерно для плакоров в подзоне южных и типичных тундр.

Стадия 7. На поверхности полигонов формируется сплошная моховая дернина с примесью кустистых лишайников. Общий покров сообщества, образованный зелеными мхами, кустистыми и листоватыми лишайниками, кустарничками, осоками и невысокими кустарниками, менее контрастен, чем на двух предыдущих стадиях, но нанорельеф еще сохраняется.

Это наиболее стабильная стадия, характерная для южных и типичных тундр. В южной части подзоны типичных тундр на поздних этапах сукцессии активны невысокие кустарниковые ивы и березка. Размеры их особей больше элементов мозаики мохового покрова. Клоны кустарников нивелируют пестроту покрова, связанную с нанорельефом (Матвеева, 1969). На юге зоны наиболее продвинутой стадией растительного покрова на плакорах – заросли высокого кустарника *Alnaster fruticosa*.

Стадия 8. Под воздействием криогенных процессов на месте любого элемента бывшей пятнистой тундры дернина может быть уничтожена. Появится голый грунт, и начнется малый сукцессионный цикл. Пятна грунта могут быть единичны, но возможно и одновременное разрушение дернины во множестве точек. Поэтому пятнистые тундры в подзонах южных и типичных тундр могут представлять собой как стадию, предшествующую сплошному покрову, так и стадию дегрессии. О последнем свидетельствует «остаточность» почвенного профиля под пятнами, который отличается от почвы валиков только отсутствием гор. A_0 (Игнатенко, 1971). По нашим наблюдениям и ряду косвенных признаков, для южной половины тундровой зоны более характерна вторая ситуация. На севере пятна оголенного грунта первичны, а сукцессия останавливается из-за нехватки ресурсов для формирования сплошного покрова.

Описанная гипотетическая серия на плакорах растянута на необозримое время и не может быть прослежена *in situ*. Полностью она проходит в подзонах южных и типичных тундр, а в подзоне арктических тундр и зоне полярных пустынь останавливается на стадиях сетчатого или куртинного покрова. В процессе работы на Таймыре было выстроено несколько рядов, которые и дали возможность составить данную гипотетическую серию. Но только однажды удалось описать почти полный хронохорологический сукцессионный ряд в одном месте.

ПРИМЕР РЕАЛИЗАЦИИ СУКЦЕССИОННОЙ СЕРИИ

Наиболее полная сукцессионная серия была описана из северной полосы подзоны типичных тундр на западном Таймыре, в 80 км к югу от пос. Диксон, в 4 км от устья р. Рагозинка на ее правом берегу, где на небольшой территории,

примерно 2×4 км, имеется серия увалов с солифлюкционным течением грунта, на которых представлена серия сообществ – от пионерных, почти лишенных растений до наиболее зрелых в данном климате пятнистых тундр с зарастающими пятнами. Визуально хорошо различались 4 стадии, для которых было сделано 56 описаний.

ОПИСАНИЕ СТАДИЙ СУКЦЕССИИ

Стадия 1. Сообщества на начальной стадии с покрытием менее 1 % были встречены на пологих солифлюкционных склонах различной экспозиции (рис. 36, Б). Поверхность разбита неглубокими трещинками на мелкие полигоны в поперечнике 10 см (рис. 37, А, Б). Трещинки, образующиеся летом в результате иссушения поверхности грунта, весной после таяния снега и осенью после дождей смыкаются. Спорадическое распределение цветковых растений не соответствует рисунку трещин. В описаниях встречается от 12 до 20 видов (разнотравье и несколько злаков), в среднем – 17, а всего в синтаксоне – 34 (Прил.: табл. 17). Специфическими только для этой стадии оказались всего 3 вида с очень низкой константностью (I и II классы) и встречаемостью: *Artemisia tilesii*, *Erigeron eriocephalus* и *Roegneria borealis*. Остальные отмечены и на следующих стадиях.

Стадия 2. Сообщества на этой стадии встречены в разных частях склонов различной экспозиции и крутизны. Поверхность грунта разбита трещинами глубиной до 5 и шириной до 20 см на полигоны в поперечнике в среднем около 80 см (рис. 37, В, Г). Трещины заполнены преимущественно видами разнотравья и злаками, но уже присутствуют кустарничек *Dryas punctata*, а также мхи и лишайники. Растительность имеет вид сети: густой покров с сомкнутостью до 90 % в трещинах и единичные цветковые растения на поверхности полигонов с общим покрытием растительности около 25 %. В сообществах встречается 50–61 вид, в среднем – 50 и всего в синтаксоне – 108 (Прил.: табл. 18). Наиболее обильны цветковые. В дополнение к видам, общим с предыдущей стадией, здесь растут травы *Nardosmia gmelinii*, *Pedicularis oederi*, *Valeriana capitata* и злак *Poa arctica*, а также кустарничек *Dryas punctata*. Различаются 2 группы сообществ по обилию дриады (соответственно «+» и 2). Постоянный и обычный компонент в покрове трещин – виды, которые встречаются и на более поздних стадиях: *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Ditrichum flexicaule*, *Tomenthypnum nitens*, *Peltigera aphthosa*, *P. rufescens*, *Pachyospora verrucosa*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum* и *Nephroma expallidum*, Дифференцирующая группа включает только споровые: мхи *Thuidium abietinum*, *Timmia austriaca*, *Tortula ruralis*, *Polytrichum alpinum*, *Cirriphyllum cirrosum* и *Entodon concinnum* (предположительно характерный вид этой стадии встречен только здесь) и лишайники *Leptogium sinuatum* и *Collema undulatum*.

Стадия 3. Сообщества на этой стадии встречены на склонах разной крутизны и экспозиции, а также на горизонтальных поверхностях холмов. Для них характерна регулярно-циклическая структура с повторяющимися элементами: пятна грунта с единичными цветковыми растениями, густой покров разнотравья, бобовых и дриады на краях полигонов и сплошной покров мхов с лишайниками, кустарничками и травами в ложбинках между полигонами (рис. 37, Д, Е). Соотношение этих элементов: 25 % – пятна грунта, 40 % – валики и 35 % – ложбинки. Диаметр пятен грунта – 60 см, ширина валиков и ложбинок – по 30 см. Число модулей (пятно–валик–ложбинка) – около 50 на 100 м². Выражен нанорельеф.

В сообществах отмечено от 55 до 76 видов, в среднем – 64, всего в синтаксоне – 105 (Прил.: табл. 18). Обычные, наиболее массовые и константные виды

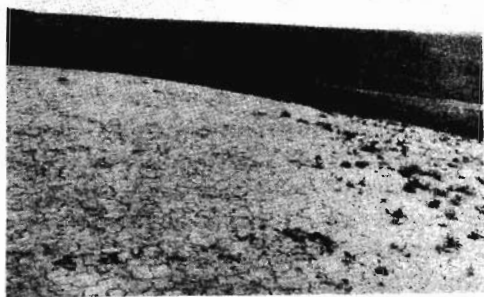
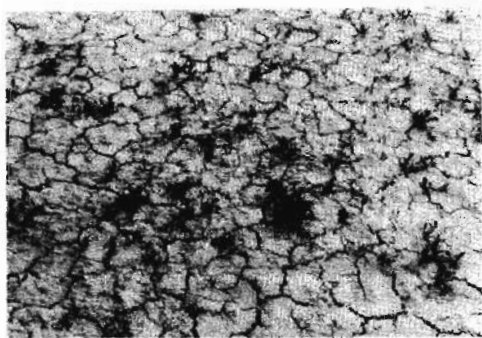
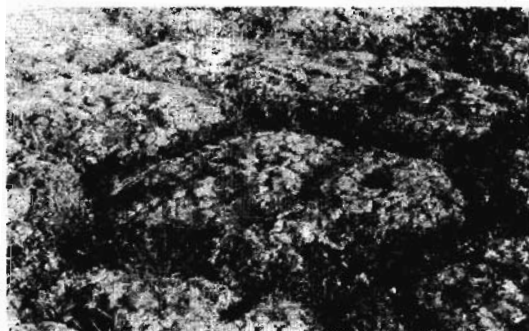
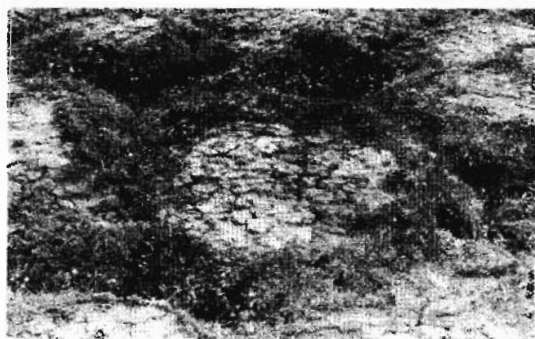
A*Б**В**Г**Д**Е*

Рис. 37. Стадии сукцессии при формировании зональной асс. *Carici arcticisibiricae - Nyloscomietum alaskani*.

Солифлюкционный склон с единичными растениями *A* - общий, *Б* - крупный план. Сообщества на 2-3-й стадиях 2-я стадия *В* - общий, *Г* - крупный план, 3-я стадия *Д* - общий, *Е* - крупный план

как споровых, так и цветковых те же, что и на предыдущей стадии, но мхи *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Drepanocladus uncinatus* более обильны. Присутствуют и виды, общие для 3-й и 4-й стадий. Но появляется большая группа новых видов, а часть их становится высококонстантными и обильными. Это в первую очередь будущий доминант конечной стадии осока *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, а также злак *Arctagrostis latifolia*, ожика *Luzula confusa*, виды разнотравья *Minuartia macrocarpa*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga cespitosa*, *S. cernua*, *S. spinulosa*, *Stellaria ciliatosepala* и мхи *Aulacomnium turgidum* и *Polytrichum juniperinum*. Дифференцирующая группа состоит из 2 бобовых: *Hedysarum hedysaroides* и *Astragalus subpolaris*, которые здесь наиболее обильны и константны в пределах серии. Сообщества этой стадии очень красочны во время цветения обильных здесь видов разнотравья и бобовых и хорошо отличаются даже на значительном расстоянии от сообществ конечной стадии. Издали они воспринимаются как цветущий луг, что неудивительно, поскольку по составу они наиболее близки к луговым сообществам *Pediculari verticillatae* – *Astragaletum arctici*. Но, в отличие от последних, растения здесь не распределены равномерно по площади, а заполняют лишь трещины между полигонами.

Стадия 4. Сообщества на этой стадии относятся к викарианту typical зональной ассоциации *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*. В исследуемом районе они занимают большие площади на пологих склонах и горизонтальных поверхностях больших увалов. Для них характерен регулярно-циклический тип структуры покрова с 3 элементами. Диаметр пятен грунта около 60 см, ширина валиков 40, ложбинок – 30 см. Число модулей на 100 м² – около 50. Соотношение площадей элементов мозаики: пятна грунта – 20 %, валики – 50 %, ложбинки – 30 %.

В сообществах встречается от 77 до 100 видов, в среднем – 84, всего в синтаксоне – 135. Наиболее обычные и константные виды те же, что и на предыдущей стадии, среди них все доминанты. Большинство видов разнотравья, которые были константны и обильны на предыдущей стадии и давали красочный аспект во время цветения, здесь редки или отсутствуют, а виды, дифференцирующие конечную стадию, многочисленны.

ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ В ХОДЕ ФОРМИРОВАНИЯ ЗОНАЛЬНОГО СООБЩЕСТВА

Число видов. При анализе данной сукцессионной серии установлено увеличение числа видов в пределах как сообщества, так и синтаксона в начале и конце сукцессии и стабильность богатства на промежуточных стадиях. Наиболее резко возрастает число видов от 1-й ко 2-й стадии: с 17 до 54 в сообществе и с 34 до 105 в синтаксоне (рис. 38). На двух промежуточных стадиях число видов относительно стабильно в сообществах: 53 и 64, и одинаково в синтаксонах: 105 и 106. Увеличение числа видов между 3-й и конечной (4-й) стадией – 20 в сообществе (от 64 до 84) и около 30 в синтаксоне (от 106 до 135). В процессе изменения видового богатства отмечены 2 различные тенденции. В начале сукцессии главное – это колонизация новыми видами, поэтому богатство увеличивается столь стремительно. В середине сукцессии приток новых видов уравнивается исчезновением других, в то время как в конце сукцессии первый процесс опять преобладает (табл. 25 и 26).

Флористический состав. Изменяется не только богатство видов, но и их состав. На начальной стадии сукцессии есть только цветковые растения, это преимущественно разнотравье и немного злаков. Большинство из них, в том числе наиболее частые и константные виды, растут и на более поздних (включая ко-

нечную) стадиях, хотя условия произрастания изменились кардинальным образом. Около 25 новых видов цветковых внедряются на следующей стадии. Но наряду с ними появляются и становятся важным компонентом покрова 45 видов споровых. Именно споровые образуют дифференцирующую группу видов 2-й стадии. Большинство из них – пионерные мхи, образующие тонкую «щеточку» на поверхности почвы, и слизистые лишайники. Все эти виды отсутствуют или крайне редки на последующих стадиях. Не только явные пионерные виды, но и все будущие доминанты конечной стадии есть уже на 2-й. Некоторые из них – такие как *Dryas punctata* и *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – довольно обильны, другие (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Aulacomnium turgidum* и *Tomentypnum nitens*) пока еще редки. Изменения между двумя промежуточными стадиями в основном количественные, поэтому соотношение цветковых и споровых не изменяется (табл. 26). Многие пионерные мхи и лишайники исчезают (в отличие от пионеров-цветковых) или становятся редкими. Но почти столько же других видов этих групп, более характерных для конечной стадии, появляются или становятся константными и обильными. Среди новых видов присутствует *Hedysarum hedysaroides*, член небольшой дифференцирующей группы этой стадии.

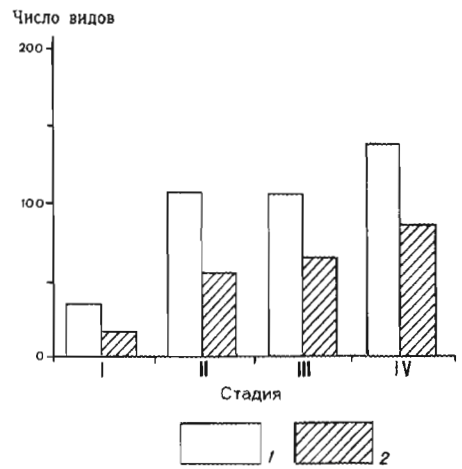


Рис. 38. Число видов в синтаксоне (1) и в сообществе (2 – в среднем) и на разных стадиях сукцессии при формировании зональной асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskanum*.

Таблица 25

Число видов трех групп растений на разных стадиях сукцессии

Группа растений	Стадия			
	1-я	2-я	3-я	4-я
Цветковые	34	58	58	67
Мхи	0	22	20	29
Лишайники	0	25	28	39
Всего	34	105	106	135

Таблица 26

Соотношение числа видов и проективного покрытия трех групп растений на разных стадиях сукцессии

Стадия	Соотношение по числу видов (цветковые / мхи / лишайники)	Проективное покрытие, %		
		цветковые	споровые	в целом
1-я	34.0/0/0	1	0	1
2-я	2.6/1.0/1.0	20	5	25
3-я	2.9/1.0/1.3	45	30	75
4-я	2.3/1.0/1.3	45	40	85

Число видов

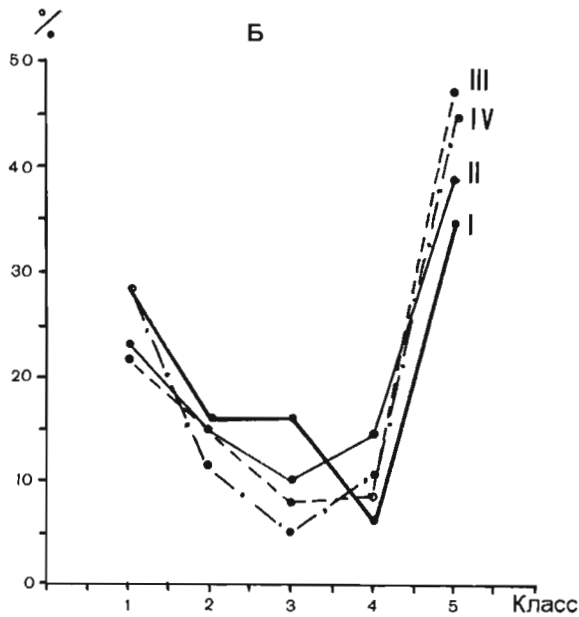
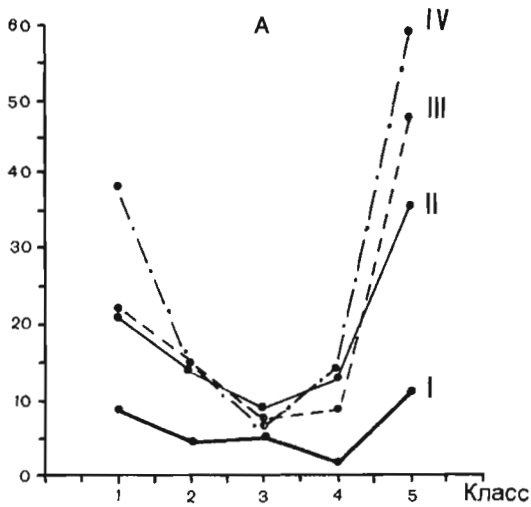


Рис. 39. Распределение видов по классам константности на разных стадиях сукцессии при формировании зональной асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*. Число видов: А – абсолютное, Б – в %, римские цифры – стадии.

Из-за изменений состава видов в ходе сукцессии меняется соотношение разных групп (табл. 26). Цветковые наиболее многочисленны в ходе всей сукцессии, доля мхов стабильна начиная со 2-й стадии, а лишайников – с 3-й.

Встречаемость и обилие. Главная тенденция в изменении обилия самих видов и в результате в общем покрове – возрастание общего покрытия от почти нулевого на начальной до 80 % на конечной стадии (табл. 26). Характер изменения константности видов представлен на рис. 39. Абсолютное число редких видов (I класс константности) увеличивается от начала к концу сукцессии в 4 раза (от 9 до 38), а наиболее обычных (V класс) – почти в 5 раз (от 11 до 59).

На 4-й стадии только немногие виды, преимущественно цветковые, исчезают или становятся редкими. Среди них – дифференцирующие виды двух промежуточных стадий. Большая группа новых видов увеличивается видовое богатство и становится постоянным и важным компонентом растительности. Она включает как цветковые, так и споровые, причем примерно в равной пропорции. Некоторые новые виды всегда растут в растительной дернине, так что их появление только на последней стадии вполне объяснимо. Таковы травы – *Draba fladnizensis*, *D. micropetala*, *Novosieversia glacialis* и *Saxifraga hieracifolia*, мхи – *Dicranum spadicum*, *D. elongatum* и *Racomitrium lanuginosum* и печеночник *Ptilidium ciliare*. Но многие из них, которые, подобно травам *Epilobium davuricum*, *Juncus biglumis*, *Sagina intermedia* и *Saxifraga nivalis*, мхам *Encalypta alpina* и *Bryum* sp. и лишайникам *Biatorella contigua*, *Toninia lobulata* и *Solorina saccata*, растут на голом грунте, тем не менее отсутствуют на начальной стадии. Объяснение этому можно найти в качественных различиях почвенных условий на начальной и конечной стадиях, которые изменились в процессе сукцессии.

Но относительная доля редких видов почти не меняется (28.1 и 28.6 %), в то время как доля константных видов возрастает (от 34.4 до 44.35 %). Эти изменения косвенно свидетельствуют о стабилизации состава в ходе сукцессии.

На начальной стадии из-за низкого обилия и покрытия всех видов невозможно говорить о доминировании. Это пионерная стадия с высокой выравненностью распределения видов. Первый вид, который начинает доминировать уже на 2-й стадии, – *Dryas punctata*. На 3-й стадии уже имеются 2 доминанта – та же дриада и *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* – при равном и относительно низком обилии всех остальных видов. В дополнение к двум указанным видам, на 4-й стадии еще 2 вида становятся доминантами: *Tomenthypnum nitens* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*. Обилие и встречаемость большинства видов, особенно разнотравья, заметно уменьшаются. Многие новые виды, появляющиеся только на конечной стадии, также очень редки. Можно говорить о тенденции уменьшения выравненности в распределении видов в ходе сукцессии. Пионерные виды (разнотравье и злаки) в дальнейшем не имеют большого значения в покрове. Главную роль на более поздних стадиях играют мхи, образующие сплошной покров, а также кустарничек *Dryas punctata* и длиннокорневищная осока *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*.

Пространственная структура. Как было сказано выше, главное изменение в растительном покрове – увеличение его сомкнутости. Это происходит по всей площади сообщества не одинаково, а вполне специфическим для Арктики образом. Первые растения поселяются независимо от наличия неглубоких трещин на поверхности грунта. Но плоская поверхность грунта менее благоприятна для растений, чем трещины, из-за пересыхания летом и подвижности благодаря морозному «кипению» и солифлюкции осенью и весной. Растения, заполняющие часть трещин, фиксируют их, и они со временем расширяются. Углы полигонов при этом сглаживаются и округляются. Тем самым происходит дифференциация среды, имеющая фитогенную основу. На следующей стадии большинство видов растет в постоянных трещинах, где и формируется сплошной покров – сначала из трав, а позднее из мхов и кустарничка *Dryas punctata*. Постепенно новые виды поселяются и на периферии полигонов, нередко благодаря вегетативному разрастанию растений (в первую очередь доминантов) из трещин. Таким путем вначале формируется кайма, а затем – по мере утолщения покрова – валик вокруг пятна грунта на полигоне. Последний этап – появление вдоль мелких трещинок тонкой корки эпигейных лишайников с мелкими мхами и цветковыми, которая постепенно покрывает всю поверхность грунта. На конечной стадии сукцессии покров имеет 3-членную структуру. Дифференциация среды, достигающая на данном этапе максимума, не является изначальной, а возникает в результате эндогенной сукцессии как следствие действия биогенных факторов.

Предполагается, что описанная в пространстве серия сообществ есть аналог сукцессионной серии во времени. Абсолютное доказательство истинности такого предположения вряд ли возможно, поскольку таковым было бы наблюдение за ходом сукцессии от начальной до конечной стадии *in situ*. Нет даже приблизительного представления о скорости сукцессии такого рода – вероятно, это составляет сотни лет. По крайней мере, никаких видимых изменений не было отмечено в описанной серии в течение 10 лет, с 1981 по 1990 г. При допущении сукцессионного процесса были приняты во внимание следующие соображения.

Имеется большое сходство видового состава, а также континуум его изменения между описанными стадиями. Все сравнительно обильные виды 1-й стадии

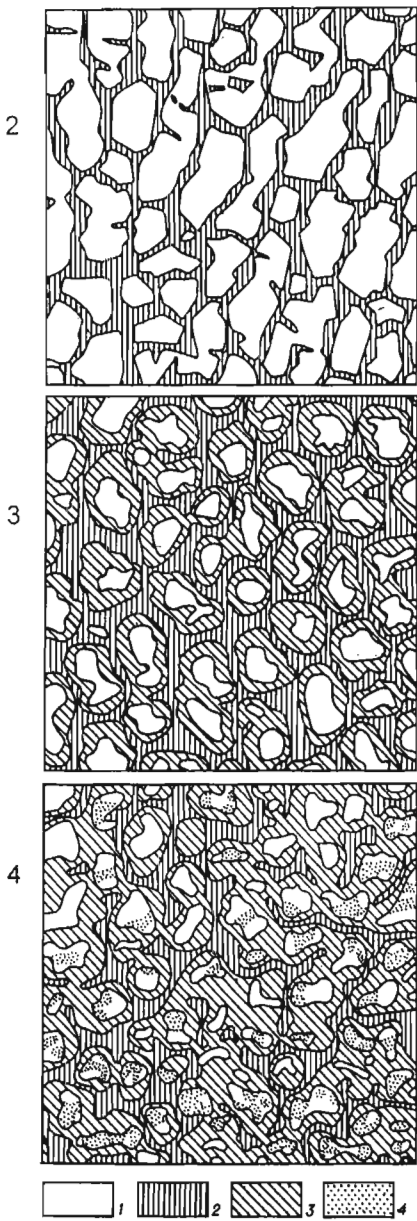
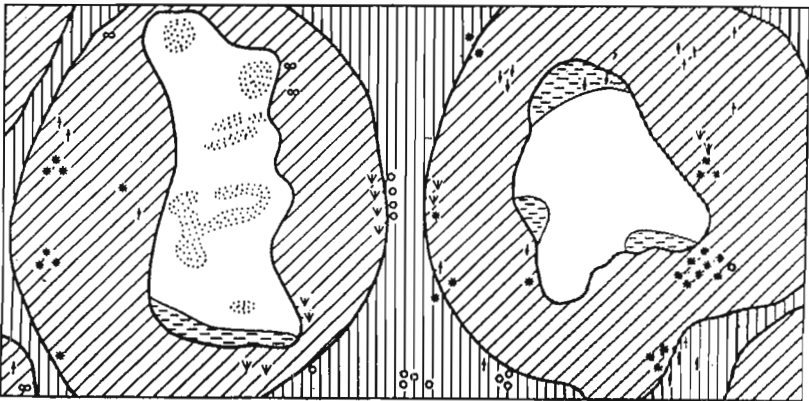
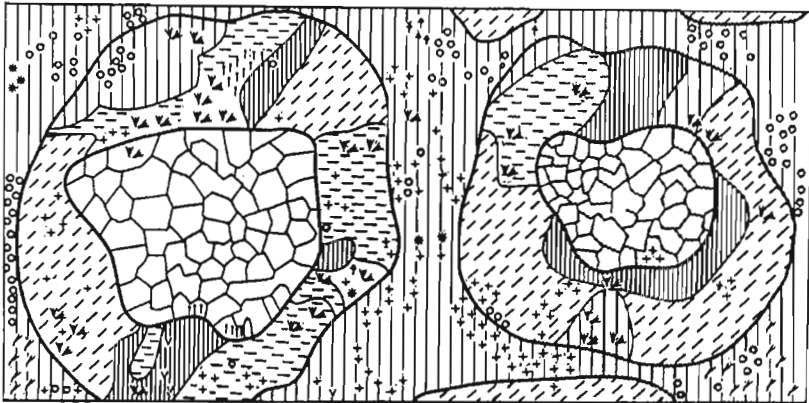
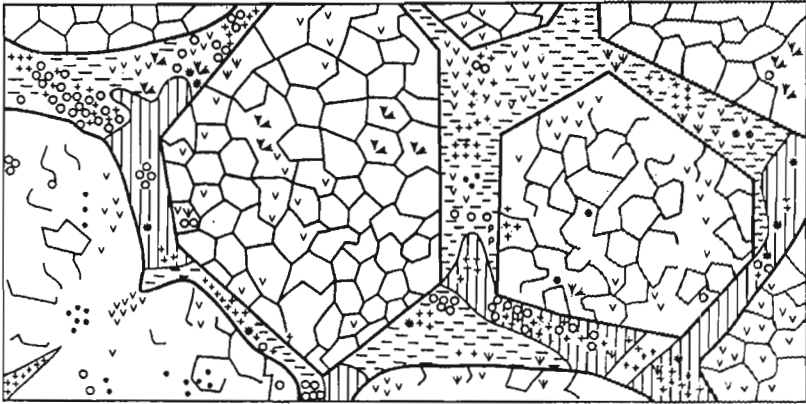


Рис. 40. Изменение горизонтальной структуры в процессе формирования зональной асс. *Carici arcticisibigicae* – *Nylocomietum alaskani*.

1 – голый грунт, 2 – трещины, заполненные растениями (на 2-й стадии разнотравьем, на 3-й и 4-й – мхами), 3 – валик на периферии полигонов, образованный кустарничками и разнотравьем на 3-й стадии и осокой и мхами на 4-й стадии, 4 – накипные лишайники на грунте. Размер площадки 100 м² 2–4 – стадии.

присутствуют в сообществах 2-й стадии. На 2-й стадии появляются все будущие доминанты конечной стадии. Их обилие в ходе предполагаемой сукцессии постепенно возрастает. В сообществах от 2-й к 4-й стадии рисунок структуры покрова, связанный с трещиноватостью грунта, сходный, при этом размеры полигонов, а также их число на единицу площади одинаковы (рис. 40 и 41). Встречаются небольшие фрагменты, которые можно считать переходными между 3-й и 4-й стадией, где общий рисунок растительности и состав на валиках и ложбинках уже такой, как на конечной стадии, включая и доминирование осоки, и малое обилие разнотравья, но в центральной части полигонов есть еще голый грунт без корки лишайников. В пределах 2-й стадии две группы сообществ различаются только обилием дриады. Сообщества на 2-й стадии встречаются в разных, в том числе и в нижних, частях склонов различной экспозиции, а не на вершинах холмов, бесснежных зимой, что могло бы быть причиной их специфической структуры и состава из-за экологических условий. Их существование связано только со степенью подвижности грунта.

Сообщества данной серии обнаружены на небольшой территории с общей повышенной нестабильностью состояния грунтов, где активны солифлюкционные процессы, постоянно образуются оползни. На оползнях, где грунт сползает по поверхности мерзлоты и обнажаются морские отложения с повышенным содержанием соли, процессы восстановления покрова идут совершенно иным путем. Сукцессионная серия подобного типа формируется только на солифлюкционных склонах, где есть медленное поверхностное течение грунта без нарушения нижних слоев. Этому способствует механический состав преобладающих здесь монтмориллонитов, глин и тяжелых суглинков. Имеется большое число участков, на которых видно начало «отекания» грунта и разрушения растительности на перегибах горизонтальных поверхностей к склону (рис. 36, В). Есть основания полагать, что после стабилизации подвижности грунта на 1-й стадии, чему в минимальной степени способствуют и первые поселенцы, растительный покров проходит описанные стадии и восстанавливается *in situ* до конечной, возможной в условиях данного климата.



• 9 + 10 √ 11 • 12 + 13 • 14 • 15 • 16 + 17 ∞ 18 / 19 • 20 + 21 √ 22 • 23

Рис. 41. Изменение горизонтальной структуры в процессе формирования зональной ас. *Caricis arctisibiricae* - *Hylacomietum alaskanum*.

1 - *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*. 2 - *Dryas punctata*, 3 - валики с *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *D. punctata*, *Hylacomium splendens* var. *alaskanum*. 4 - постоянные трещины, заполненные мхами (на 3-й стадии с *H. splendens* var. *alaskanum*, на 4-й - смесь мхов). 5 - *Polytrichum strictum*, 6 - накипные лишайники на пятнах грунта, 7 - голый грунт с временными трещинками усыхания, 8 - голый грунт. 9 - *Alopecurus alpinus*, 10 - *Arctagrostis tarifolia*, 11 - *Astragalus umbellatus*, 12 - *Delphinium nudendroffii*, 13 - *Eritrichium villosum*, 14 - *Lloydia serotina*, 15 - *Myosotis asiatica*, 16 - *Papaver polare*, 17 - *Parrya nudicaulis*, 18 - *Salix polaris*, 19 - *S. reptans*, 20 - *Saxifraga nelsoniana*, 21 - *S. spinulosa*, 22 - *Saussurea rilesii*, 23 - *Valeriana capitata*. Размер площадки 1.5x2 м 2-4 - стадии.

РЕАЛИЗАЦИЯ СУКЦЕССИОННОЙ СХЕМЫ В РАЗНЫХ ПОДЗОНАХ ТАЙМЫРА

Сукцессионная серия, описанная в бассейне р. Рагозинки, уникальное явление. Ничего подобного я не встречала на Таймыре на протяжении четверти века работы в разных частях полуострова. Описанная сукцессионная серия заслуживает постоянного периодического наблюдения. Она может быть хорошей моделью для многолетнего мониторинга.

Данная серия сообществ, которая, на мой взгляд, с большим основанием может рассматриваться как хронохорологический ряд, т. е. в качестве аналога сукцессионного (временного) ряда, помогла «расшифровать» некоторые состояния покрова в других районах. Чаще всего, как это теперь представляется, удается видеть стадии, наиболее близкие к зональным тундрам, конечным в тех или иных климатических условиях. Такие сообщества занимают определенное положение в ландшафте, располагаясь в хорошо дренированных местах, подверженных снежной и ветровой корразии, мало- или бесснежных зимой, на узких мысах высоких надпойменных террас. Для них характерна та же 3-членная регулярно-циклическая структура, что и для конечной стадии, но пятна голого грунта еще лишены корки напочвенных лишайников, а в составе отсутствует или очень редок основной доминант конечной стадии – *Carex ensifolia* spp. *arctisibirica*. Одновременно в них относительно высоко участие разнотравья и бобовых. Они граничат с пятнистыми тундрами – асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*. Но в тех условиях, где они встречаются, процесс сукцессии остановлен или предельно замедлен. Такие сообщества были описаны в районе пос. Тарая под названием кустарничково-гилокомиевых пятнистых тундр (Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1978).

В устье р. Рагозинки конечная стадия развития зональных сообществ – пятнистые тундры описанного выше типа с несомкнутым покровом. В условиях климата северной полосы подзоны типичных тундр сплошного покрова в плакорных условиях не образуется. Южнее, в средней части подзоны, например в окрестностях пос. Тарая, сукцессия идет дальше и завершается смыканием покрова на пятнах грунта. Бывшие пятна грунта хорошо угадываются по более тонкой моховой дернине, повышенному обилию кустистых лишайников. А все сообщество имеет «упорядоченный» рисунок покрова, в котором просматриваются бывшие полигоны и трещины (Матвеева, 1968; Матвеева и др., 1973). Зарастание пятен грунта – длительный и не векторный процесс. Образующийся тонкий покров постоянно нарушается под влиянием криогенных процессов.

В подзоне южных тундр еще на стадии с незаросшими пятнами грунта в сообщества внедряется *Alnaster fruticosus*. Пока этот кустарник имеет небольшие обилие и сомкнутость, его присутствие не оказывает влияния на нижние ярусы. Но по мере увеличения его сомкнутости и зарастания пятен грунта меняется соотношение видов, общий облик сообщества, его горизонтальная структура, но флористический состав долго остается тем же. В самых густых зарослях кустарника гидротермический режим меняется в неблагоприятную сторону для всех видов, в том числе и для самого ольховника. Там дольше лежит снег весной, выше уровень мерзлоты летом, накапливается слой неразлагающегося опада листьев, уменьшается глубина сезонного протаивания мерзлоты. Все это – причина отмирания кустарника и деградации всего сообщества (Матвеева, Заноха, 1986а).

Таким образом, к югу от местоположения описанной сукцессионной серии сукцессия проходит дальше пятнистых тундр с зарастающими пятнами и приводит к формированию сомкнутого покрова, который в тундре не лучшим образом соответствует макроклимату. Поэтому в тундрах с сомкнутым покровом дернина разрывается под действием криогенных процессов и появляются небольшие пятна свежего грунта.

В арктических тундрах, где абиотические факторы, вызывающие разрушение покрова, преобладают над биогенными, ведущими к его восстановлению, сукцессия останавливается на стадии с пятнами голого грунта.

В зональных условиях на плакорах процесс естественного разрастания растений, заселение ими незанятых территорий только до определенного момента не вступает в противоречие с вечной мерзлотой. Оптимальные условия для жизни создаются при максимальной глубине сезонного протаивания и быстрой скорости оттаивания мерзлого грунта в начале вегетационного периода. Увеличение сомкнутости и мощности растительной дернины, повышение ее теплоизолирующих свойств приводят к ухудшению термического режима в почве и к уменьшению глубины сезонного протаивания (Тихомиров, 1957; Матвеева, 1971; Тыртиков, 1974).

Зависимость между сомкнутостью покрова и глубиной протаивания мерзлоты особенно хорошо видна в подзоне арктических тундр. При покрытии более 80 % уровень мерзлоты выше, чем там, где голый грунт составляет 50 % (рис. 42). В полярных пустынях оптимальными для жизнедеятельности всех организмов оказываются сообщества с покрытием 5–20 %. Там, где оно достигает 60 %, отчетливо видны признаки деградации – вымокание и отмирание мхов, снижение показателей первичной продуктивности и зоомассы, что говорит о несоответствии такого типа покрова климатическим условиям (Матвеева, Чернов, 1976; Чернов и др., 1979).

Итак, чем более сомкнут покров, тем хуже гидротермический режим в почве. Это отрицательно сказывается на деятельности микрофлоры (Паринкина, 1971, 1973, 1979, 1986, 1989) и почвенных беспозвоночных (Чернов и др., 1971, 1973; Чернов, 1978) и тормозит процесс разложения органического вещества. Криогенные процессы при пониженной активности растительных группировок приводят к локальному отмиранию дернины, обнажению голого грунта. Зарастание пятен грунта идет параллельно возникновению новых. Обнажение голого грунта – результат неспособности растительного покрова противостоять криогенным процессам, а также ветровой и снежной корразии. Сомкнутый покров на плакорах тундровой зоны – явление нестабильное. Но обрыв сукцессии происходит в локальных точках, поэтому, несмотря на постоянность этих процессов и их цикличность, общий рисунок покрова сохраняется.

Внешняя, кажущаяся стабильность покрова – причина того, что пятнистые тундры в южной части тундровой зоны и даже полигональные сообщества в подзоне арктических тундр называют климаксовыми (Городков, 1956; Александрова, 1959, 1970). На мой взгляд, это, по существу, отождествление с климаксовыми любых конечных стадий развития растительного покрова в условиях данного климата. При этом не принимается во внимание такое существенное свойство, как

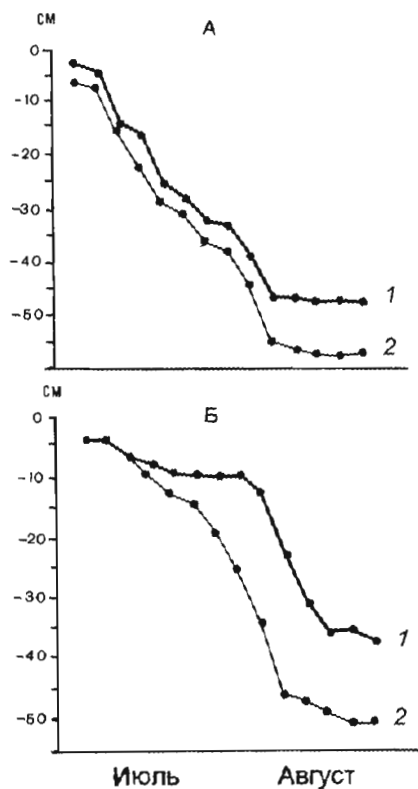


Рис. 42. Ход оттаивания мерзлоты в двух типах сообществ с разной сомкнутостью покрова (пос. Диксон. Таймыр, 1979 г.).

А – пятно голого грунта, Б – ложбинка между полигонами. 1 – асс. *Carex arcticisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*, 80 %. 2 – асс. *Salix polaris* – *Hylocomietum alaskani*, 50 % сомкнутости.

сбалансированность продукционных и деструкционных процессов (Clements, 1916; Разумовский, 1981). Только в подзоне южных и отчасти типичных тундр сомкнутый покров может существовать относительно долго, но баланса приход–расход органического вещества, по-видимому, не наблюдается и там. (Во всех рассуждениях о сукцессиях необходимо помнить о гипотетичности любых схем. Так, например, весьма уязвимы аргументы в отношении расхода органических веществ. Почти все они – скорее аргументы логики, нежели фактов.) В подзонах типичных и арктических тундр процессы разрушения покрова часто преобладают над процессами его восстановления. В подзоне типичных тундр это проявляется в высокой доле пятнистых тундр в плакорных условиях (при частичном зарастании пятен грунта). В подзоне арктических тундр на плакорах отсутствуют сообщества со сплошным покровом, а в полярных пустынях преобладают несвязные фрагменты растительности (Александрова, 1950, 1983; Матвеева, 1979а, 1979б).

Наблюдение хронохорологических рядов в зональных условиях Таймыра позволяет предположить, что существует единый тундровый сукцессионный ряд, который в различной степени реализуется в разных подзонах. Само понятие подзона и их диагностика – воплощение этого сукцессионного ряда.

За пределами данной работы осталось рассмотрение сукцессий на разных субстратах, которые имеют свою специфику и отличны от обсужденной схемы. Но это предмет отдельного исследования.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЧЕРТЫ СУКЦЕССИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В АРКТИКЕ

В процессе динамических изменений в растительном покрове тундровой зоны разные группы растений выступают по отношению друг к другу как антагонисты. Таковы виды разнотравья и злаков и мхи (первые наиболее активны при отсутствии или слабом развитии мохового покрова); высокие кустарники и травы (под густым пологом первых травяной покров изреживается). Накипные эпигейные лишайники исчезают при развитии мхов; комбинация мхи+кустарнички успешно существует при умеренном развитии обеих групп, а с возрастанием сомкнутости одного яруса другой изреживается. Травы угнетающе действуют на развитие кустарничков, но последние могут выживать, хотя и в угнетенном состоянии, под густым травяным пологом, например на лугах южных склонов. Оптимальная устойчивая комбинация – лишайниково-моховой покров из зеленых бокоплодных мхов и кустистых лишайников с разреженным ярусом кустарничков, невысоких кустарников и трав (осоки и пушицы). Именно такая комбинация групп растений более всего соответствует климатическим условиям тундровой зоны и является самой продвинутой в сукцессионном ряду. Она реализуется в подзонах южных и типичных тундр. Севернее сукцессионный ряд останавливается на более ранних этапах; в арктических тундрах отсутствуют кустарники, а в полярных пустынях – и кустарнички.

Имеются жизненные формы, которые могут существовать в условиях арктического климата, но сообщества, где они доминируют, недолговечны. Таковы сфагновые мхи с их относительно быстрым нарастанием вверх и способностью формировать плотную дернину, что вызывает подъем уровня мерзлоты и ухудшение условий существования как самих сфагнов, так и всех остальных растений. Поэтому на севере тундровой зоны сфагново-торфяные бугры относительно быстро разрушаются в отличие от торфяников лесной зоны, представляющих пример длительно существующих, самоподдерживающихся и весьма активных систем. Форма роста высоких кустарников (более 1 м) соответствует климату тундровой зоны до тех пор, пока не сформируется сомкнутый ярус. По мере смыкания кустарников термический режим в почве ухудшается настолько, что становится не-

приемлемым для их развития. Отдельные растения с этой формой роста еще существуют в умеренных арктических условиях и с трудом выживают из-за зимней корразии, но они уже не могут формировать сообщества. Поэтому высокие кустарники даже на юге зоны приурочены преимущественно к долинам, где общие условия менее суровы, чем на плакорах. Лишь ольховник *Alnaster fruticosa* доминирует во внедолинных сообществах, но только в подзоне южных тундр.

По классическим представлениям, в ходе естественной эндогенной сукцессии условия среды постепенно меняются благодаря жизнедеятельности самих растений. Это служит основой смены одних видов и соответствующих сообществ другими. В умеренных поясах Земли в естественных условиях совместное развитие растительности и почвы приводит к климаксу, к такому равновесному состоянию системы, при котором сбалансированы приход и расход органического вещества (Clements, 1916, и мн. др.). На наиболее продвинутых стадиях развития живого покрова в тундровой зоне, и тем более в полярных пустынях, не устанавливается того устойчивого равновесного состояния, когда причиной отмирания организмов является только их старение. Применительно к зональным сообществам Арктики часто используется понятие климакса (Городков, 1956; Александрова, 1959, 1970), что, на мой взгляд, проблематично. Ситуация, когда по мере увеличения мощности растительного покрова, в том числе его смыкания, условия существования ухудшаются настолько, что вызывают его собственное разрушение, по-видимому, уникальна для приполярных условий.

Вероятно, можно считать, что существует единый арктический сукцессионный ряд, который в наиболее полном виде реализуется в южной половине тундровой зоны. Эти представления высказывал еще Ф. В. Самбук (1937б), как раз после знакомства с растительностью Таймыра. В дальнейшем, в том числе и на зоологическом материале, ее обосновал Ю. И. Чернов (1978, 1985). Ряд зональных сообществ на плакорах – от полярных пустынь до подзоны южных тундр – можно рассматривать как аналог сукцессионного. Поэтому процесс их формирования на плакорах, описанный в начале данной главы, можно считать моделью такого сукцессионно-ландшафтного ряда.

Основные черты климаксовых сообществ – стабильность состава на больших площадях, высокие автономность и сила средообразующего влияния, относительно низкая продуктивность – свойственны плакорным сообществам с названной выше комбинацией растений: хорошо развитый моховой покров с участием невысоких кустарников, кустарничков, мезофильных трав, в особенности осок, и кустистых лишайников. Именно такая комбинация видов более всего соответствует представлениям ряда авторов о тундровом типе растительности (Сочава, 1931, 1964; Городков, 1935; Андреев, 1954; Сочава, Городков, 1956; Александрова, 1977; Юрцев, 1991). Предклимаксовыми, видимо, можно считать варианты пятнистых тундр с несомкнутым покровом, но с тем же набором биоморф и сходным видовым составом – ас. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*. В подзоне арктических тундр аналогичные местообитания на плакорах заняты полигонально-пятнистыми сообществами (сомкнутость до 50 %), которые в более суровых климатических условиях и являются конечным этапом пространственно-временной серии.

Для полярных пустынь можно говорить о конечных в условиях климата этой зоны стадиях развития, которые остановились чуть ближе или дальше от начальных и являются, по сути дела, хронически пионерными (Матвеева, Чернов, 1976, 1978; Чернов, 1978; Чернов, Матвеева, 1979). Дж. Свобода и Г. Генри (Svoboda, Henry, 1987) выразили свою позицию по отношению к полярным пустыням как к маргинальной среде, где вместо прогрессивной сукцессии «мы часто становимся свидетелями медленного прогресса, удержания позиций, замедления процесса, регрессивных изменений и новой инвазии» (с. 373). Авторы разделяют мнение В. Биллингса и К. Петерсона (Billings, Peterson, 1980) о том, что в высокоарктических районах классическое требование к сукцессии как направленному изменению при



Рис. 43. Фрагмент асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* на горной седловине в западной части хребта Бырранга (бассейн р. Сырадасай. Таймыр, 1982 г.).

последовательной схеме видов почти или вообще неприменимо. Скорее нужно говорить о направленно-циклических (directional-cyclical succession) процессах. Наблюдения за динамикой растительности на Таймыре дают основание согласиться с этим.

В южных тундрах и лесотундре на тундровую сукцессионную серию накладываются элементы бореально-лесной. В частности, неустойчивость сообществ с доминированием *Alnaster fruticosus* на плакорах в подзоне южных тундр Таймыра не позволяет рассматривать их как аналог климаксовых. Очевидная современная экспансия этого вида на север входит в противоречие с возможностью существования сомкнутых высоких кустарниковых зарослей в современных климатических условиях тундровой зоны.

Но рассматривать растительность тундровой зоны Таймыра в рамках единой сукцессионной системы с северной тайгой, как это предложил С. М. Разумовский (1981), представляется сомнительным. Схема сукцессий на Таймыре, построенная на основе кратковременной поездки А. Л. Тихомировой, не выдерживает критики с фактической стороны. Но положения о сукцессионных процессах представляют большой теоретический интерес. Именно знакомство с представлениями Разумовского, возвращающими к некогда популярной, а затем резко критикуемой и даже отвергаемой концепции климакса Клементса, помогли увидеть в статичной картине современной растительности Таймыра ее динамическое развитие, и идея моноклимакса не показалась абсурдной. Фрагменты асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* были обнаружены на различных элементах рельефа и субстратах: на плакорах, в долинах, озерных депрессиях, на горных седловинах (рис. 43), песках, суглинках, торфе и щебне. Естественно, что только в зональных позициях она занимает обширные пространства, а во всех остальных биотопах – лишь маленькие участки. Но это лишь подтверждает представление о том, что при условии непрерывного развития в разных условиях сукцессия может привести к единой конечной стадии растительности. Другое дело, что это развитие может быть остановлено на разных стадиях иными факторами, нежели макроклимат.

На наш взгляд, в плакорных условиях тундровой зоны имеется единый сукцессионный ряд, полнота которого связана как раз с макроклиматом. Поэтому в разных подзонах тундры мы имеем дело с различными стадиями сукцессионной системы, наиболее полной лишь в южной половине тундровой зоны.

Глава 7: ЗОНАЛЬНОЕ ДЕЛЕНИЕ ТАЙМЫРА КАК МОДЕЛЬ ШИРОТНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА АРКТИКИ

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ЗОНАЛЬНОГО ДЕЛЕНИЯ АРКТИКИ

Зональное деление Таймыра по ряду высказанных выше положений должно в наибольшей степени соответствовать общим принципам типологии арктических ландшафтов. Анализ подходов к зональному делению Арктики (см.: Александрова, 1971а, 1977; Young, 1971, 1978; Чернов, 1975; Bliss, 1975, 1981; Юрцев и др., 1978; Чернов, Матвеева, 1979, 1986; Elvebakk, 1985, 1990; Edlund, Alt, 1989, Bliss, Matveyeva, 1992; Юрцев, 1994) показывает, сколь противоречивы суждения по этому вопросу для различных районов. Предложить зональное деление какой-либо территории – значит ответить на вопросы: сколько зональных подразделений выделяется, как их называть и где проходят их границы. Безусловно, это должно быть обосновано конкретными сведениями о тех параметрах живого покрова, которые используются для решения поставленной задачи. Во «Введении» изложены общие принципы, взятые за основу решения вопроса о зональной типологии сообщества. Для предлагаемой ниже ландшафтной типологии Таймыра использованы следующие показатели: набор, состав, продуктивность и пространственная структура зональных растительных сообществ, состав доминантов зональных и интразональных сообществ, положение в сукцессионном ряду зональных сообществ, характер ландшафтного распределения видов и соотношение их ландшафтно-зональных категорий, богатство флоры, ее таксономический состав и соотношение географических элементов.

В качестве основных принципов при подходе к зональному делению Таймыра приняты следующие общие соображения (см.: Мильков, 1967, 1977; Прокаев, 1967; Чернов, 1975). Зона – основная единица, представляющая систему подзон. Каждую зону наиболее целесообразно делить на 3 подзоны: центральную и 2 окраинные. Имеются пары, или циклы, более сходных зон, разделяемых переходной полосой. Такова лесотундра – переходная полоса между 2 циклами зон: 2 лесных к югу и зон тундр и полярных пустынь к северу. Аналогичным образом лесные зоны отделены от степей лесостепью (подробнее см.: Чернов, 1975).

С проблемой зонального деления высокоширотных территорий связан вопрос о выделении таких широтных категорий, как Субарктика и Гипоарктика. Они были введены независимо друг от друга для обозначения различных природных явлений. По А. А. Григорьеву (1956), Субарктика – тип физико-географической среды, который территориально более или менее соответствует тундровой зоне вместе с лесотундрой. Северную границу Субарктического пояса проводят по изотерме среднеиюльской температуры 5 °С, а южную – по изотерме 12 °С (Энциклопедический словарь..., 1968). У северной границы Субарктики среднеиюльская температура около 2–3 °С, т. е. ее северная граница по отношению к границе тундровой зоны смещена к югу. В территориальном смысле Субарктика

понимается как «нижняя» Арктика. Севернее Субарктики находится «высокая» Арктика с полярными пустынями и самой северной полосой арктических тундр.

Гипоарктику как категорию, имеющую прежде всего флористический смысл, начали выделять и продолжают наиболее широко использовать ботаники. А. И. Толмачев (1932, 1935) ввел термин «гипоарктический» для обозначения широтных элементов флоры. По определению Б. А. Юрцева (1966), Гипоарктический ботанико-географический пояс – это такая территория, на которой «гипоарктические виды преуспевают, занимают активные позиции в растительном покрове и даже господствуют на водоразделах» (с. 7). Территориально он охватывает южную часть типичных тундр (в нашем понимании), южные тундры, лесотундру и северные (преимущественно горные) окраины тайги. Юрцев (1966) подчеркивал флористический смысл Гипоарктики. Действительно, только на основе флористических (и фаунистических) критериев можно выделить единую категорию на территории со столь разнообразными типами сообществ (лесные, лесотундровые, тундрово-кустарниковые, типично тундровые). Плодотворность ее выделения обусловлена отчетливым тяготением многих видов к пограничным элементам широтно-зональной структуры, что наиболее сильно выражено на границе между лесными и безлесными ландшафтами.

Термин «Гипоарктика» практически не вошел в сферу понятий физической географии. В основных физико-географических словарях он либо отсутствует (Словарь..., 1975; Четырехязычный энциклопедический..., 1980), либо приводится в сугубо ботанико-географическом смысле – «гипоарктический элемент флоры» (Энциклопедический словарь..., 1968). Понятие «Гипоарктика» полезно в качестве широтной (но вне схемы зональной типологии ландшафтов) биогеографической категории, имеющей прежде всего флористическое и фаунистическое содержание.

Необходимо четко разграничивать категории флористические и фаунистические, с одной стороны, и ландшафтно-зональные (при которых главный интегрированный критерий – характер растительного покрова) – с другой. Это правило не всегда соблюдается. Юрцев (1966), обосновывая существование Гипоарктического пояса, высказал правильную мысль о необходимости создания взаимодополняющих 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 тундр и тайги предложил различать подзональные подразделения I ранга – подзону северной, или гипоарктической, тайги и подзону гипоарктических тундр (с. 28). По сути, было предложено не подразделение Гипоарктического пояса на широтные категории, а новое деление тундровой зоны на основе только флористических критериев. В дальнейшем появилось несколько подзон с эпитетом «гипоарктический». Даже центральные части тундровой зоны, где во флоре и растительном покрове преобладают гемиаркты и эваркты, были отнесены к подзоне северных гипоарктических тундр только на том основании, что гипоарктические виды там еще есть, хотя уже и не играют заметной ценотической роли (Ребристая, 1977; Юрцев и др., 1978; Катенин, 1984, 1988, Соколова, 1984а). Это противоречит определению Гипоарктического пояса как территории, где гипоарктические виды преуспевают и господствуют на водоразделах.

Наличие взаимоналагающихся и частично перекрывающихся категорий вполне оправданно, но их расширение или замена за счет друг друга вряд ли имеет смысл. 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 древесной растительности – один из самых кардинальных рубежей при ландшафтно-зональном деле-

нии Земли – не является таковой для распространения единого комплекса гипоарктических видов. В то же время северная граница Гипоарктического пояса в середине тундровой зоны не совпадает с какими-либо существенными изменениями в структуре растительного покрова. Поэтому вряд ли целесообразно применять термин «гипоарктический» к подзональным категориям тундровой и таежной зон.

С положением северной границы Гипоарктического пояса связаны различия в проведении границы между типичными и арктическими тундрами всеми предыдущими авторами и нами (Чернов, Матвеева, 1979).

Большинство исследователей Евразийского Севера были единодушны 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 Юрцева с соавторами (1978), которые, исходя из чисто флористических критериев, включают территорию полярных пустынь в тундровую зону. Это вряд ли оправданно, так как по характеру растительного покрова и по типу организации сообществ полярные пустыни принципиально отличаются от тундр (Holmen, 1957; Короткевич, 1958, 1972; Александрова, 1969, 1971а, 1977, 1983; Tedrov, 1970; Матвеева, Чернов, 1976; Чернов, 1978; Матвеева, 1979а; Чернов и др., 1977, 1979; Bliss, 1981; Bliss et al., 1984; Svoboda, Henry, 1987).

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 дробящие их. Наиболее рационально деление тундровой зоны на 3 подзоны (Самбук, Дедов, 1934; Городков, 1935, и др.). Их называли по-разному, но подразумевали одно и то же: подзона южных (кустарниковых или мохово-кустарниковых) тундр, подзона типичных (моховых) тундр и подзона арктических тундр. Не все предлагавшиеся названия вполне удачны. Выражение «арктические тундры» иногда употребляется как общее название тундр северного полушария. Кустарниковые тундры широко распространены на юге Субарктики, в ее европейском, западно- и среднесибирском секторах, но на востоке в этой подзоне в зональных сообществах доминируют травы (*Eriophorum vaginatum* и *Carex lugens*). Подзону типичных тундр нередко называли мохово-лишайниковыми тундрами, но лишайники в тундровой зоне не играют роли доминантов в плакорных условиях. Предлагалось называть подзоны южными, средними и северными (Грибова, 1980), что, быть может, было бы наиболее логично и последовательно. Однако наиболее употребительными стали наименования «подзоны южных, типичных и арктических тундр». Эта номенклатура удобна терминологически и, в частности, лишена той семантической двусмысленности, которая возникает в сочетаниях «субарктические» (Александрова, 1971а, 1977) и «гипоарктические» (Юрцев и др., 1978; Юрцев, 1994) тундры. Эта схема несколько десятилетий широко используется в отечественной литературе, как в географической, так и в биологической.

В европейской и в североамериканской литературе схемы широтного подразделения Арктики гораздо более произвольны. В частности, практически не было попыток выработать определенные критерии зонального ранга. Большинство предложенных схем несопоставимы друг с другом. Во многих работах используется деление лишь на 2 категории – высокая (high) и низкая (low) Арктика без определения их как зон. Н. Полуниин (Polunin, 1951) предлагал выделять еще и среднюю (mid) Арктику. В качестве примера произвольности использования зонально-поясных категорий можно привести схему Сьёрса (Sjörs, 1963). В ней статус зоны придается Арктике в целом, а также всему бореальному лесному поясу, в пределах которого в ранге подзоны выделяется Субарктика. Крупнейший исследователь арктических почв Дж. Тедров (Tedrov, 1974) выделил 3 основные

почвенные зоны: полярную пустыню, субполярную пустыню и тундру. С. Янг (Young, 1971, 1978) и С. Едлунд и Б. Алт (Edlund, Alt, 1989) предлагали выделять в Канадском Арктическом архипелаге 4 зоны, базируясь в основном на флористических критериях и летних среднемесячных температурах. Чтобы избежать семантических ловушек, эти авторы не дали названий зонам, а лишь пронумеровали их.

А. Эльвебакк (Elvebakk, 1985, 1990) предложил деление «Европейской Арктики и прилежащих территорий» на основе распространения наиболее важных, фитосоциологических синтаксонов. Он выделил 5 категорий: зоны арктических полярных пустынь, северных, средних и южных тундр и гемиарктическую зону. Названия зон подразумевают некоторую субординацию, которая явно напрашивается и из приведенной им схемы, где выделены зона полярных пустынь и зона тундр с 3 подразделениями, а также гемиарктическая (=лесотундра), отделяющая бореальные зоны. Автор пишет, что он принимает схему русских тундроведов и признает деление Арктики на зону полярных пустынь и тундр, но в наименовании все 5 категорий имеют одинаковый ранг.

Среди западноевропейских авторов наиболее последовательный сторонник ландшафтно-зональных принципов, разработанных русскими биологами, — Г. Вальтер (см.: Walter, Breckle, 1989). Он предложил объединить понятия природной зоны и биома, широко используемого в западной экологической литературе. Его «Zonobiomes» и «Subzonobiomes» весьма близки зонам и подзонам наших ландшафтоведов, но в некоторых случаях они несколько шире. Вся Арктика в его схеме трактуется в ранге зонобиома, а полярная пустыня — субзонобиома.

ЗОНАЛЬНОЕ ДЕЛЕНИЕ ТАЙМЫРА

Зональное деление Таймыра приводилось в ряде работ (Берг, 1928; Городков, 1935; Самбук, 1937а) в то время, когда о его растительном покрове, особенно центральной и северной частей, было известно мало. Геоботанические исследования 30-х годов были сосредоточены на юге полуострова (Виноградова, 1937; Самбук, 1937а). Некоторые сведения о растительности центрального Таймыра имелись во флористических работах Толмачева (1932, 1935). Материалов по северному побережью почти не было, за исключением кратких описаний (Kjellman, 1883; Бируля, 1907). Несмотря на это, в 30-е годы было предложено рациональное деление. Существенные расхождения касались лишь выделения на Таймыре зоны полярных пустынь, что было связано не только с отсутствием фактических данных, но и со спорностью статуса полярных пустынь как зоны. Одни авторы (Городков, 1935) объединяли арктические тундры и пустыни в одну снеговую зону с южной границей по северным отрогам гряды Бырранга, другие (Лесков, 1947) включали в зону полярных пустынь восточное побережье моря Лаптевых (Сочава, Городков, 1956) или относили к ней только северную часть п-ова Челюскин (Александрова, 1971а). В книге «Таймыро-Североземельская область» (1970) она вообще не выделяется.

Приняв за основу схему, предложенную Городковым (1935), мы выделили (Чернов, Матвеева, 1979) на Таймыре зону полярных пустынь и тундровую зону с 3 подзонами: арктических, типичных и южных тундр (рис. 44). Основная подзона типичных тундр — центральная, с наибольшей протяженностью с севера на юг; две окраинные подзоны — южных и арктических тундр — значительно уже. Центральная подзона может быть поделена на 2 или 3 полосы, поскольку в ее пределах происходят количественные изменения параметров растительности. Целесообразнее, на наш взгляд, выделять 2 полосы, с границей по северным предгорьям хребта Бырранга. Лесотундру мы рассматриваем как переходную полосу.

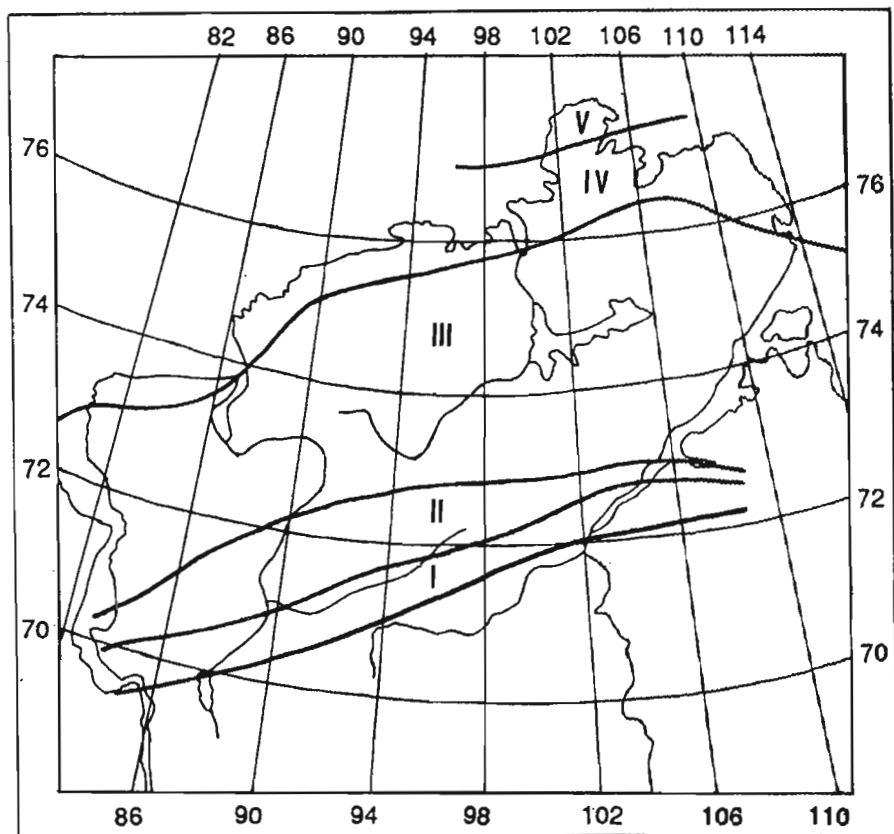


Рис. 44. Схема зонального деления Таймыра (по: Чернов, Матвеева, 1979, с исправлениями).

I – лесотундра, II – подзона южных тундр, III – подзона типичных тундр, IV – подзона арктических тундр, V – зона полярных пустынь.

В принятом нами зональном делении Таймыра южная граница тундровой зоны проходит приблизительно по 70–72° с.ш., а северная – примерно по 77° с. ш., отделяя полярные пустыни в северной части п-ова Челюскин. Подзона южных тундр представлена довольно узкой полосой шириной 100–150 км. Ее северную границу все авторы проводят практически одинаково, с расхождениями в несколько километров, что зависит от личного восприятия исследователем каких-то не слишком принципиальных моментов (см., например, Кожевников, 1988).

Основное отличие предлагаемого деления от всех предыдущих – положение границы между типичными и арктическими тундрами. Ее проводили по 73° с. ш., по южным предгорьям хребта Бырранга или немного севернее (Самбук, 1937а; Александрова, 1971а). При таком положении границы значительная часть территории Таймыра была отнесена к подзоне арктических тундр. Эта граница проводилась в то время, когда данных о растительности к северу от нее не было. Но не только отсутствие сведений было причиной проведения границы между этими подзонами на данной широте. При продвижении к северу в пределах подзоны типичных тундр флора обедняется. В том числе постепенно исчезают и гипоарктические кустарники *Salix lanata*, *S. pulchra* и *Betula nana*. У этих видов нет единой границы распространения на севере. Они сначала становятся менее обильными в зональных сообществах, а затем и в интразональных и, наконец, исчезают из флоры.

Этому факту некоторые авторы (Андреев, 1938: Александрова, 1971а, 1977) придавали главенствующее значение при разграничении подзон типичных и арктических тундр и проводили границу между ними по северному пределу распространения *Betula nana* на плакорах. По этому поводу хочется сделать, по крайней мере, 2 замечания. Первое – вряд ли подзональные границы уместно связывать только с ареалами отдельных видов, не принимая во внимание структуру и состав растительности, в том числе и набор зональных ассоциаций. Второе – если и принимать во внимание распространение основных, «руководящих» (по: Александрова, 1977) видов, то вряд ли основное значение при проведении северной границы подзоны типичных тундр стоит придавать гипоарктическим видам. Оптимум гипоарктов находится в южных тундрах и лесотундре. К северу и югу от этих полос они постепенно и плавно (т. е. не группами, а поодиночке) исчезают. Поэтому привлекать эти виды в качестве диагностических для проведения границ за пределами их основной подзоны (южных тундр) вряд ли целесообразно.

По соотношению и участию в растительном покрове (а не только по наличию во флоре) гипоарктов и гемиарктов вполне целесообразно судить о границе между типичными и южными тундрами. Но для разграничения типичных и арктических тундр важнее роль в покрове и соотношение эварктов и гемиарктов, но никак не гипоарктов.

В. Д. Александрова (1977) относит территорию к северу от оз. Таймыр к подзоне арктических тундр и делит ее на 2 полосы – северную и южную. В предложенном нами делении (Чернов, Матвеева, 1979) северная граница подзоны типичных тундр проходит примерно в 100 км от береговой линии и, следовательно, на разных широтах: около 73° на западе, 76° в центре и 75° с. ш. на востоке полуострова. [В понимании Александровой (1977) – это внутренняя граница в пределах арктических тундр.]

Подзона типичных тундр пространственно выражена лучше, чем 2 окраинные. Среднеиюльская температура в ее пределах меняется от 8–10 до 4–5 °С. Естественно, что на ее протяжении происходит постепенное обеднение флоры за счет исчезновения бореальных и гипоарктических элементов. Роль последних в зональных сообществах незначительна уже и в южной полосе типичных тундр, а в северной почти все они отсутствуют. Несмотря на большую протяженность подзоны в широтном направлении, характеристики ее растительности устойчивы при явном обеднении флоры. В зональных сообществах доминируют одни и те же виды и сохраняется пространственная структура. Это обеспечивается стабильностью обилия и ландшафтного распределения гемиарктов. Наиболее яркий пример – неизменность позиции двух основных доминантов зональных сообществ – *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и *Dryas punctata*.

По обе стороны от хребта Бырранга, с которым примерно совпадает северный предел распространения *Betula nana* и некоторых других гипоарктических видов (но не всех!), растительный покров сходен по набору основных растительных ассоциаций, не только зональных, но и интразональных, при сходстве доминантов, вертикальной и горизонтальной структуры, а также флористического состава. Немногочисленные и редкие гипоарктические виды дифференцируют географические викарианты одной и той же ассоциации в соответствующих классах.

У северной границы типичных тундр (например, в северных отрогах хребта Бырранга в бассейне р. Ленивой) флора уже очищена от южных элементов, как и в арктических тундрах. Но состав доминантов и наиболее активных видов, а также общая структура покрова и состав ассоциаций сходны с таковыми подзоны типичных тундр.

В северной полосе типичных тундр биота представлена в наиболее чистом «гемиарктическом» виде, но при этом она еще не обеднена собственно арктиче-

скими видами, как в подзоне арктических тундр. В ее растительном покрове еще нет основных признаков подзоны арктических тундр: повышения активности эвартков, а также смены биотопического распределения и снижения обилия гемиартков. Экспансия последних на север из их основной подзоны (типичных тундр) выражена слабее, чем их продвижение на юг. Поэтому резкое снижение их участия в покрове, особенно, зональных сообществ наряду со «всплеском» активности эвартков – один из хороших критериев разграничения типичных и арктических тундр, поскольку именно это приводит к смене доминантов в покрове, изменению состава и структуры сообществ и к смене растительных ассоциаций.

Одновременное изучение наиболее существенных групп организмов на широтно-зональном профиле (Матвеева, Чернов, 1976, 1977, 1978; Чернов, 1978, 1989; Чернов, Матвеева, 1979, 1986; Паринкина, 1989, и др.) позволило оценить, насколько синхронны изменения в их составе. Главная закономерность зональных изменений во всех группах – прогрессирующее обеднение к северу. Но сила его проявления неодинакова. Изменения в таксономическом богатстве более синхронны в далекого друг от друга группах организмов. Например, в характере измененный видового богатства больше общего у сосудистых растений и птиц (Чернов, 1989), чем в царстве растений у сосудистых и мхов. Точно так же больше общего прослеживается в характере распределения у мхов и почвенных беспозвоночных, чем у последних и двукрылых (Чернов, 1978). Очень интересны связи зонального распределения с уровнем филогенетического развития таксонов (Чернов, Матвеева, 1983; Чернов, 1988): более примитивные реагируют на климатические градиенты и подзональные рубежи менее резко и гораздо медленнее, чем более продвинутые. Неодинакова и реакция разных групп на подзональные рубежи на севере и юге тундровой зоны. Для многих цветковых растений, птиц и насекомых более существенна граница между подзонами южных и типичных тундр, в то время как для мхов, лишайников и многих почвенных беспозвоночных – граница между типичными и арктическими тундрами, а для некоторых даже между последними и полярными пустынями.

Это лишний раз свидетельствует в пользу того, что подзональные границы – всегда некий компромисс. Нет оснований придавать больший вес какой-либо одной группе организмов в ущерб значимости других при выделении как зон, так и подзон. В то же время общие тенденции в изменении параметров биологического разнообразия одинаковы во всех группах: снижение таксономического богатства, разнообразия жизненных форм, показателей продуктивности и в целом жизненной активности. Даже в распределении видов такой группы, как почвенные дрожжи, много сходного с цветковыми растениями и рядом беспозвоночных, например увеличение широты экологической амплитуды к северу, когда один или немногие виды встречаются повсеместно и в заметном обилии (И. Ю. Чернов, 1985).

Кроме выявления общих закономерностей, в составе и пространственном размещении между разными группами организмов были установлены многочисленные связи. Это позволяет взвесить роль того или иного компонента экосистемы в ее общей структуре и оценить их значение при зональном делении территории. Было выявлено, что многие группы животного населения реагируют на уменьшение тепла не прямо, а скорее на обусловленные температурным режимом изменения в структуре растительного покрова. Например, в подзоне южных тундр хорошо развитый подстилочный комплекс беспозвоночных связан с листовым опадом кустарников, особенно ольховника, и севернее он отсутствует, поскольку этого кустарника нет. В подзоне типичных тундр по сравнению с южными обеднен комплекс обитателей надмоховых ярусов, что связано с уменьшением высоты этих ярусов и их разреженностью. Напротив, комплекс беспозвоночных, связанных с моховой дерниной, относительно стабилен до тех пор, пока характер мохо-

вого покрова коренным образом не меняется. Это свидетельствует в пользу большей значимости при разграничении подзон параметров растительного покрова по сравнению с другими компонентами экосистем.

Хотя изменения многих параметров биоты в пределах тундровой зоны на Таймыре очевидны, есть основания говорить о ее относительной целостности. При явном обеднении флоры сосудистых растений (особенно числа видов) по направлению с юга на север в пределах тундровой зоны она представляет собой весьма устойчивое образование, которое сохраняет свои существенные характеристики. Несмотря на значительное сокращение числа таксонов надвидового уровня, ведущие роды и семейства те же самые на протяжении всего широтного профиля, меняется лишь их положение относительно друг друга. Естественно, что существенно варьирует соотношение широтных элементов, долготные же спектры весьма стабильны. Это поддерживает представление о флоре как о некоей системе, ведущей себя как единое целое. В составе флоры споровых растений относительно существенные изменения происходят лишь в полярных пустынях. Такая ситуация отражается в характере растительности, в том числе в составе синтаксонов. Полный анализ последних – дело будущего, но уже сейчас можно говорить о большой устойчивости синтаксонов уровня ассоциации в пределах тундровой зоны.

Широтные изменения климата определяют наиболее сильные преобразования ландшафтов Арктики, что воплощается в существовании хорошо выраженных подзон тундровой зоны. Различия между подзонами тундр более глубоки, чем между подзонами в умеренном климатическом поясе, например в системе лесных зон. Показатели структуры растительности меняются не на какую-то незначительную величину, а в несколько раз (Beshel, 1970). Это относится к вертикальному профилю (от метров в южных тундрах до немногих сантиметров в полярных пустынях), к общему покрытию (от сплошного на юге до предельно разреженного в полярных пустынях), к продуктивности надземной массы цветковых, которая падает в 4–5 раз на границе арктических тундр (Чернов и др., 1983) и т. д. Но различия резки только в том случае, когда сравниваются срединные, типические участки. А в целом очевиден пространственный континуум в распространении видов (северные границы ареалов индивидуальны) и сообществ, в количественных характеристиках (богатство видов и их обилие). Отсюда: границы между подзонами – определенный компромисс с учетом многих признаков и точность их проведения на картах разного масштаба всегда может быть предметом дискуссии.

Из-за различной теплообеспеченности границы между подзонами тундр имеют разный качественный характер. В подзоне типичных тундр по сравнению с подзоной южных еще очень велика общая емкость интразональных местообитаний. Биотопы южной экспозиции более теплые, чем зональные, что позволяет обитать здесь многим теплолюбивым видам, а в нивальных биотопах находят убежище многие высокоарктические виды, отсутствующие южнее. Многие южные формы при нарастании общей экстремальности, что в первую очередь ощущается именно в плакорных условиях, «уходят» в интразональные биотопы. Снижаются их продуктивность и генеративность, уменьшается активность в покрове, но во флоре они остаются. Освобождение экологических ниш позволяет появиться или расширить экологическую амплитуду многим арктическим видам. Поэтому при переходе в подзону типичных тундр при изменениях в составе флоры не происходит ее обеднения. Состав же сообществ меняется существенно именно из-за смены ландшафтных позиций многих видов и изменения их обилия. Особенно важны различия в позициях видов определенных жизненных форм, в частности высоких кустарников, что ведет к заметным изменениям в вертикальной структуре зональных сообществ.

Изменения в пределах типичных тундр постепенны и происходят главным образом за счет индивидуального выпадения из флоры, преимущественно из интразональных биотопов, бореальных и гипоарктических видов. Нет резкой границы, на которой исчезла бы большая группа. Этот континуальный процесс завершается у северной границы подзоны, но явных изменений в распределении и обилии гемиарктов – доминантов зональных сообществ – не наблюдается. Нет пока и повышения активности эварктов. Отсутствуют заметные изменения в спектре жизненных форм. На протяжении всей подзоны в ней господствуют одни и те же ассоциации, представленные типическими географическими викариантами.

В подзоне арктических тундр экстремальность климата приводит к существенным изменениям как в богатстве и составе флоры, так и в ландшафтном распределении видов, что ведет к изменениям в растительном покрове. Уходят с плакоров или даже исчезают из флоры не только редкие и малообильные виды, но и многие массовые гемиаркты. Их место занимают эваркты. При этом происходит замена не просто одного вида другим, но меняются и преобладающие жизненные формы. Например, заметно повышается участие стержнекорневых видов разнотравья по сравнению с длиннокорневищными осоковыми, столь характерными для двух южных подзон (Полозова, 1979). В то же время между арктическими и типичными тундрами нет таких явных различий в вертикальном сложении, как между южными и типичными. Основные ассоциации представлены там своими обедненными викариантами. Появляются и новые типы сообществ, которые в сукцессионных рядах представляют собой предшествующие стадии синтаксонов типичных тундр.

В полярных пустынях экстремальность климата не позволяет выжить уже и многим арктическим видам, которых не спасают и интразональные условия. Большинство видов при общем сниженном обилии распределено равномерно. Их комбинации иные, чем в тундровой зоне. Поэтому нет и общих с тундровой зоной синтаксонов. Резко отличны и пространственная структура (вертикальная и горизонтальная), и текстура сообществ. Спектр жизненных форм как во флоре, так и в сообществах меняется коренным образом (Полозова, 1979): полностью исчезают представители многих групп, например корнеотпрысковые, наземно-ползучие, корневищно-клубневые и луковичные растения, увеличивается доля розеткообразующих и подушковидных. Тенденция к образованию дернистых и подушковидных особей, проявляющаяся у сосудистых растений уже и в подзоне арктических тундр, сохраняется, но размеры особей заметно уменьшаются. Напротив, у споровых тенденция к формированию плотных скоплений типа подушек и шпалер проявляется в максимальной форме (Матвеева, Чернов, 1976; Матвеева, 1979а).

Детальный анализ изменений в составе жизненных форм сосудистых растений на зональном профиле был проведен Т. Г. Полозовой (1979, 1986) на наших материалах. Известно, что в тундровой зоне нет специфических жизненных форм ни среди растений, ни среди животных. Это справедливо и для внутризональной локализации. При продвижении на север новых жизненных форм не появляется. Но отчетливо прослеживаются 2 процесса: выпадение некоторых групп и перераспределение роли различных групп в строении сообществ, особенно в зональных позициях. Вот некоторые наиболее важные моменты этих процессов. Жизненная форма кустарников, наиболее характерная для подзоны южных тундр, имеется еще в подзоне типичных и исчезает в арктических тундрах. Кустарнички господствуют в южных и типичных тундрах, а 3 вида активны и в арктических, но их нет в полярных пустынях. В типичных тундрах на плакорах господствуют длиннокорневищные виды. В арктических тундрах они уступают ведущие позиции короткокорневищным. В пределах тундровой зоны спектр жизненных форм

видоизменяется. Но коренным образом он меняется в полярных пустынях. Хотя новые жизненные формы на широтном профиле не появляются, не только у сосудистых, но и у споровых растений изменяется форма роста. Причем у первых это происходит в арктических тундрах, а у вторых – в полярных пустынях (Матвеева, Чернов, 1976, 1978).

Перестройка в составе жизненных форм растений, а также связанных с этим изменений в структуре сообществ влечет за собой и существенные изменения в составе морфоадаптивных типов животного населения (Чернов и др., 1971, 1977, 1979; Чернов, 1978; Чернов, Матвеева, 1979, 1986). Особенно хорошо это прослеживается на примере насекомых и почвенных беспозвоночных. Наиболее резкие изменения наблюдаются при переходе от типичных к арктическим тундрам. Так, с уменьшением ярусности в растительном покрове арктических тундр почти полностью исчезает комплекс хортобионтов, т. е. видов, связанных с травяным ярусом. Для состава трофических групп характерно сильное обеднение комплекса фитофагов, почти отсутствуют ризофаги, ограничено число карпофагов (Чернов и др., 1977). Все это – результат прямой зависимости состава животного населения от состава и обилия сосудистых растений. В арктических тундрах основу зоомассы составляют сапрофаги, микрофитофаги и микрофаги (Чернов и др., 1979). В полярных пустынях обеднение трофических групп беспозвоночных достигает своего предела (Чернов и др., 1979), что, несомненно, связано с резким обеднением состава и, особенно, обилия цветковых растений.

Вот еще несколько примеров зависимости морфоадаптивных типов животного населения от растительности (Чернов и др., 1971, 1973, 1977; Чернов, Матвеева, 1979, 1986). Для южных тундр типичен подстилочный комплекс сапрофагов, связанных с листовым опадом кустарников. Он крайне обеднен в двух северных подзонах тундр. В подзоне типичных тундр самый богатый в видовом и важный в ценотическом отношении – гемизадафический, т. е. полупочвенный, комплекс. Его представители обитают в моховой дернине, которая в подзоне типичных тундр Таймыра – самая важная и характерная часть зональных сообществ. Меньшая мощность и разорванность моховой дернины в арктических тундрах, в результате чего большие площади там заняты голыми грунтами, приводит к усилению эпизодафического комплекса беспозвоночных, приспособленных к существованию на поверхности грунта. В автотрофном звене сообществ полярных пустынь первостепенную роль играют микроскопические водоросли. Поэтому трофоэнергетические отношения в них по составу компонентов пищевых цепей сходны с таковыми водных экосистем (Матвеева, Чернов, 1976; Чернов и др., 1979; Чернов, Матвеева, 1979), а доминанты – в основном группы, которые можно причислить к микрофитофагам.

Все эти примеры демонстрируют, с одной стороны, яркое проявление широтных изменений в составе морфоадаптивных и трофических групп организмов, с другой – их сильную зависимость от смен в растительности. Аналогичные изменения прослежены буквально на всех группах, включая и микроорганизмы. Для получения необходимой информации о проявлении зональности в живом покрове Таймыра я отсылаю читателя к соответствующим работам моих коллег (Паринкина, 1971, 1973, 1979, 1986, 1989; Дорогостайская, Сдобникова, 1973; И. Ю. Чернов, 1985; Сдобникова, 1986, и др.).

Данные о широтных изменениях в разных группах организмов подтверждают представление о единстве процессов, происходящих в природных экосистемах. Некоторая их специфичность отнюдь не исключает этого. Наиболее чутка к климатическим изменениям растительность. Животные и микроорганизмы часто реагируют уже не непосредственно на изменения макроклимата, а на изменения в растительном покрове, с которым многие группы животного населения связаны трофически.

Еще раз акцентируем внимание на том, что при переходе от одного подзонального подразделения к другому изменения как в составе, так и в структуре биоценозов происходят неодинаково. Так, между южными и типичными тундрами самое существенное различие – в вертикальной структуре, а флористический состав зональных сообществ, спектр жизненных форм и горизонтальная структура близки. Между типичными и арктическими тундрами, напротив, больше сходства в вертикальной структуре, но резки отличия в составе большинства групп организмов и в горизонтальной структуре сообществ. Наиболее существенные изменения в биотипическом распределении видов цветковых растений отмечены при переходе в подзону арктических тундр, а мхов и лишайников – в полярные пустыни.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЗОНАЛЬНЫХ ПОДРАЗДЕЛЕНИЙ ТАЙМЫРА

Ниже дается характеристика основных параметров растительного покрова Таймыра. Часть признаков вынесена в таблицы (табл. 27–30). Подробную информацию о растительности подзон тундр и зоны полярных пустынь можно получить из соответствующих публикаций (Матвеева, 1968, 1978, 1979а, 1979б, 1985, 1994; Матвеева и др., 1973; Матвеева, Чернов, 1976, 1977, 1978; Чернов, Матвеева, 1979, 1986, 1992; Матвеева, Заноха, 1986а, 1986б; Заноха, 1987, 1993, 1995а, 1995б).

Таблица 27

Наиболее активные сосудистые растения в тундровых и полярнопустынных ландшафтах

Активность	Южные тундры	Типичные тундры	Арктические тундры	Полярные пустыни
Особо активные виды	<i>Betula nana</i> <i>Vaccinium uliginosum</i> ssp. <i>microphyllum</i>	<i>Dryas punctata</i>	<i>Salix polaris</i>	
Высокоактивные виды	<i>Alnaster fruticosus</i> <i>Dryas punctata</i> <i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i> <i>C. stans</i> <i>Cassiope tetragona</i> <i>Equisetum arvense</i> ssp. <i>boreale</i> <i>Eriophorum angustifolium</i> <i>E. vaginatum</i> <i>Ledum decumbens</i> <i>Salix lanata</i> <i>S. pulchra</i> <i>S. reptans</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> ssp. <i>minus</i>	<i>Astragalus umbellatus</i> <i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i> <i>C. stans</i> <i>Cassiope tetragona</i> <i>Equisetum arvense</i> ssp. <i>boreale</i> <i>Eriophorum angustifolium</i> <i>Salix pulchra</i> <i>S. reptans</i> <i>S. polaris</i> <i>Vaccinium vitis-idaea</i> ssp. <i>minus</i>	<i>Alopecurus alpinus</i> <i>Deschampsia borealis</i> <i>Dupontia fisheri</i> <i>Luzula confusa</i> <i>L. nivalis</i> <i>Novosteversia glacialis</i> <i>Papaver polare</i> <i>Ranunculus subphureus</i> <i>Salix arctica</i> <i>Saxifraga hirculus</i>	<i>Alopecurus alpinus</i> <i>Cerastium regelii</i> <i>Draba oblongata</i> <i>Papaver polare</i> <i>Phippsia algida</i> <i>Saxifraga cernua</i> <i>S. oppositifolia</i> <i>Stellaria edwardsii</i>

Участие ведущих групп цветковых в сложении растительных сообществ на Таймыре

Группа растений	Южные тундры	Типичные тундры	Арктические тундры	Полярные пустыни
Злаки	++	++	+++	+++
Гвоздичные	+	+	+	+++
Камнеломки	+	+	++++	+++
Маки	+	+	+++	++
Крестоцветные	+	+	+++	++
Осоки	+++	++++	++	
Розоцветные	+++	++++	++	
Ивы (кустарнички)	++	++	++++	
Ожики	+	+	++++	
Бобовые	++	++	+	
Норичниковые	+	++	+	
Сложноцветные	+	++	+	
Ивы (кустарники)	++++	++++		
Эрикоидные	++++	+++		
Березы (кустарники)	++++	++		

Примечание. Здесь и в табл. 29 и 30 «++++» – виды широко распространены, доминируют в зональных сообществах; «+++» – виды часто встречаются в зональных сообществах, но не в большом обилии; «++» – виды встречаются нечасто, но в интразональных сообществах могут доминировать; «+» – виды встречаются редко и единично.

Таблица 29

Участие ведущих видов цветковых в сложении растительных сообществ на Таймыре

Вид	Южные тундры	Типичные тундры	Арктические тундры	Полярные пустыни
<i>Deschampsia glauca</i>	+	+	++	+++
<i>Phippsia algida</i>	+	+	+	+++
<i>Stellaria edwardsii</i>	+	+	++	+++
<i>Cerastium regelii</i>	+	+	++	+++
<i>Saxifraga cernua</i>	+	+	++	+++
<i>Alopecurus alpinus</i>	+	+	+++	+++
<i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i>	++++	++++	++	
<i>Dryas punctata</i>	+++	++++	++	
<i>Carex stans</i>	+++	+++	++	
<i>Eriophorum angustifolium</i>	++++	++++	++	
<i>E. scheuchzeri</i>	+++	+++	++	
<i>Salix reptans</i>	+++	+++	+	
<i>Arctophila fulva</i>	++	++	+	
<i>Eriophorum vaginatum</i>	+++	+	+	
<i>Salix polaris</i>	++	+++	++++	
<i>S. arctica</i>	+	++	+++	
<i>Luzula nivalis</i>	+	+	+++	
<i>L. confusa</i>	+	+	+++	
<i>Saxifraga hirculus</i>	+	+	+++	
<i>Cerastium bialynickii</i>	+	+	++	
<i>Arctagrostis latifolia</i>	+	+	+	
<i>Vaccinium uliginosum</i> ssp. <i>microphyllum</i>	++++	+		
<i>Betula nana</i>	++++	+++		
<i>Salix lanata</i>	+++	++		
<i>S. pulchra</i>	+++	++		
<i>Cassiope tetragona</i>	+++	+++		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ssp. <i>minus</i>	+++	++		
<i>Alnaster fruticosus</i>	++++	-		
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	-	+	++	+++
<i>S. cespitosa</i>	-	+	+++	+
<i>S. platysepala</i>	-	+	+++	+
<i>S. serpyllifolia</i>	-	+	+++	+
<i>Novosieversia glacialis</i>	-	+	+++	+

Участие ведущих видов мхов в сложении растительных сообществ на Таймыре

Вид	Южные тундры	Типичные тундры	Арктические тундры	Полярные пустыни
<i>Aulacomnium turgidum</i>	++++	++++	+++	++++
<i>Ditrichum flexicaule</i>	++	++	++	++++
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	+++	+++	++	+++
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	+	+	+	+++
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	++	++	+++	+++
<i>Calliergon sarmentosum</i>	++	++	++	+++
<i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i>	++++	++++	++++	+
<i>Tomenthypnum nitens</i>	++++	++++	++++	+
<i>Dicranum spadiceum</i>	+++	++	+	+
<i>D. elongatum</i>	++	+++	+	+
<i>Drepanocladus revolvens</i>	++	++	++	+
<i>Polytrichum alpinum</i>	++	++	++	+
<i>Tritomaria quinquedentata</i>	++	+	+	+
<i>Gymnomitrium corallioides</i>	+	+	++	++
<i>Ptilidium ciliare</i>	++++	++++	+	
<i>Meesia triquetra</i>	++	++	+	
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	++	+	+	
<i>S. squarrosum</i>	++	++	-	
<i>S. warnstorffii</i>	++	++	-	
<i>Orthothecium chryseum</i>	-	+	++	++++
<i>Bryum tortifolium</i>	-	++	++	+++
<i>Blindia acuta</i>	-	-	++	+
<i>Seligeria polaris</i>	-	-	++	++

ТУНДРОВАЯ ЗОНА

Тундровая зона на Таймыре представлена наиболее полно во всем арктическом биоме. Ее ширина здесь около 700 км. Южная граница на западе полуострова проходит по 70° и на востоке немного севернее 72° с. ш., северная – по перешейку п-ова Челюскин на 77° с. ш. В изотермах июля она заключена между 11–12 °С на юге и 2 °С на севере, в изоплетах радиационного баланса соответственно между 17 и 14 ккал/см². Зона делится на 3 хорошо выраженные подзоны – южных, типичных и арктических тундр. Каждая из них имеет достаточно большую широтную протяженность, а потому в их срединных частях все показатели живого покрова вполне своеобразны и отличны от таковых других подзон. Наряду с этим имеется континуум изменения всех показателей, что особенно четко проявляется в самой широкой подзоне типичных тундр.

Подзона южных тундр. Южные тундры располагаются на стыке биомов двух резко различных категорий: лесных с господством деревьев – макрофитов растительного мира – и безлесных. В отличие от лесотундры это настоящая подзона тундровой зоны (Берг, 1928; Андреев, 1932, 1935; Самбук, Дедов, 1934; Городков, 1935; Самбук, 1937а; Чернов, Матвеева, 1979, 1986; Кожевников, 1988), хотя были и предложения (Лесков, 1947) объединять южные тундры с лесотундрой в особую кустарниковую область.

На Таймыре подзона южных тундр представлена довольно узкой полосой 100–150 км. Ее южная граница проходит по пределам распространения изолированных лесных массивов на водоразделах, в основном совпадая с изотермой июля 11–12 °С, а северная – по границам распространения зарослей высоких кус-

тарников на водоразделах, примерно по изотерме июля 9–10 °С. Наиболее четкие критерии, отличающие эту подзону тундр от лесотундры и типичных тундр, – отсутствие древесных и преобладание кустарниковых сообществ в зональных позициях на плакоре. На юге в долинах рек еще можно встретить участки редколесий, а единичные экземпляры *Larix sibirica* и *L. gmelinii* растут и на водоразделах. Аналогично отдельные кусты *Alnaster fruticosa* и единичные островки кустарниковых зарослей *Salix lanata* изредка встречаются на севере, далеко за пределами южных тундр (Дибнер, 1961; Соколова, 1982). Эти примеры подчеркивают необходимость для целей подзонального разграничения рассматривать прежде всего поведение видов и характер образуемых ими сообществ именно в зональных позициях на плакоре, а не просто присутствие видов во флоре или их произрастание в интразональных условиях.

Важнейшая черта структуры растительного покрова подзоны южных тундр – наличие кустарниковых сообществ на плакорах. На Таймыре их слагают *Alnaster fruticosa*, карликовые березы *Betula nana* и *B. exilis* и ива *Salix lanata*. В напочвенном ярусе зональных сообществ доминируют низкие кустарники *Salix pulchra*, *S. reptans*, кустарнички *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Ledum decumbens*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, осока *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и пушица *Eriophorum vaginatum*; моховой покров слагается *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum spadiceum* и *Ptilidium ciliare*; лишайники в обилии представлены кустистыми и листовыми формами: *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia amaurocraea*, *C. gracilis*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica* s. l., *Dactylina arctica*, *Stereocaulon alpinum*, *Peltigera aphthosa* и *P. rufescens*.

На плакорах развиты сообщества с доминированием *Alnaster fruticosa* и *Betula nana*. Заметную площадь занимает асс. *Sphagno-Eriophoretum vaginati*. Основная ассоциация *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*, представлена викариантом *Pinguicula villosa*. На южных склонах хорошо развита асс. *Pediculari verticillatae* – *Astragaletum arctici* (вик. *Campanula langsdorffiana*). Характерный признак подзоны – наличие плоскобугристых болот с асс. *Carici stantis* – *Meesio triquetris* (вик. *Salix myrtilloides*) в мочажинах и моховыми ерниками с *Betula nana*, *Dicranum elongatum* и *Polytrichum strictum* (предположительно *Dicrano elongati* – *Betuletum nana* ass. nova, prov.) на буграх (Матвеева, Заноха, 1986а; Заноха, 1993, 1995а, 1995б; Матвеева, 1994).

Пограничное положение южных тундр вблизи существенного биогеографического рубежа – причина большой гетерогенности биоты. Особенно характерно высокое участие в покрове гипоарктических видов, которые именно здесь находят свой экологический оптимум. Умеренная экстремальность условий, богатство флоры и довольно явная биотопическая привязанность большинства видов приводит к большому разнообразию сообществ, а гетерогенность флоры и широкая амплитуда ряда гипоарктов – к наличию уникальных комбинаций видов. В пределах зоны наиболее разнообразны по набору синтаксонов южные тундры. Здесь самый богатый набор возможных доминантов, различных по экологии и жизненным формам. Но одновременно как раз в этой подзоне отмечается меньшая, чем севернее, чистота типов сообществ. Последнее связано с поведением кустарников и кустарничков. Кустарники распределены повсеместно, включая такие, по всем критериям неподходящие для них условия, как бесснежные зимой вершины щебнистых сопок. Характерно их присутствие и в луговых сообществах на южных склонах. Семь видов кустарничков (*Cassiope tetragona*, *Empetrum subholarcticum*, *Dryas punctata*, *Ledum decumbens*, *Salix polaris*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*, *V. uliginosum* ssp. *microphyllum*) формируют сообщества в самых различных экологических условиях, но могут расти или все вместе, или встречаться по 2–4 вида в разных комбинациях.

Очень часто как кустарники, так и кустарнички внедряются в сообщества, которые существуют рядом и без них. Таковы *Alnaster fruticosa*, *Salix lanata* и *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum* в зональных сообществах, *Salix lanata* – в самых разнообразных сообществах в распадках, *Betula nana* – на лугах на южных склонах, *V. vitis-idaea* ssp. *minus* и *V. uliginosum* ssp. *microphyllum* – на буграх, *Salix myrtilloides* – в мочажинах на плоскобугристых болотах. При этом сохраняется автономность существования «чужака» и остальных компонентов. Уникальные комбинации возникают за счет того, что во вполне устойчивые сообщества с доминированием гемиарктов (наиболее хорошо представленные в подзоне типичных тундр) внедряются гипоаркты, которые севернее не выходят за пределы свойственных им там интразональных биотопов. В подзоне же южных тундр их повсеместное расселение, с одной стороны, усиливает разнообразие типов сообществ, а с другой – «смазывает» их чистоту.

Подзона типичных тундр – это воплощение того типа ландшафта, который называют тундрой. Здесь не встречаются даже единичные деревья, а на плакорах нет высоких и сомкнутых кустарников. На Таймыре она простирается широкой полосой в 300–350 км. Ее границы на юге примерно соответствуют изотерме июля 9–11 °С, а на севере – 4–5 °С. Из-за наибольшей по сравнению с двумя крайними подзонами протяженности в широтном направлении в ее пределах во флоре цветковых растений идет уменьшение богатства видов, а также изменение в спектрах широтных элементов. При этом не меняются или очень слабо меняются показатели структуры сообществ, характер ландшафтного распределения наиболее активных видов и доминантов как зональных, так и интразональных сообществ. На всем ее протяжении на плакоре господствует единая ассоциация, представленная одним географическим викариантом. Изменения в распределении видов континуальны, но некоторые характеристики флоры и растительности на южном и северном пределах подзоны оказываются различными, поэтому ее можно делить на 2 полосы. Граница между ними проходит по горной гряде Бырранга примерно на 74° с. ш.

Высота растительного покрова в зональных сообществах определяется глубиной снега, не превышающей на плоских участках водоразделов 30–40 см. Поэтому те кустарники, которые еще растут в зональных сообществах (*Salix reptans*), низкорослы или имеют полупростратную форму (*Betula nana* и *S. pulchra*). Относительно высокий кустарник *S. lanata* растет лишь в депрессиях рельефа, где в южной части подзоны форму почти прямостоячего кустарника имеет и *Betula nana*. Фрагменты кустарниковых зарослей даже в интразональных условиях невелики по площади.

Важнейшие компоненты зональных сообществ – мхи, травы (осоки и пушицы), кустарнички и, в меньшей степени, лишайники. Моховая дернина в сообществах на водоразделах покрывает почву сплошным или почти сплошным слоем. Бесспорные лидеры в моховом покрове – зеленые мхи *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum* и печеночник *Ptilidium ciliare*. Заметное обилие имеют *Racomitrium lanuginosum*, несколько видов р. *Dicranum* и *Ditrichum flexicaule*.

Важнейшие доминанты травяно-кустарничкового яруса – длиннокорневищная осока *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и кустарничек *Dryas punctata*. В разных вариантах сообществ на водоразделах обильны бывают кустарники *Betula nana*, *Salix pulchra* и *S. reptans*, кустарнички *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* и пушицы *Eriophorum angustifolium* и *E. vaginatum*. Наиболее обильные лишайники – кустистые формы *Stereocaulon alpinum*, *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula* ssp. *beringiana*, *C. uncialis*, шиловидные *Cladonia amaurocraea*, *C. gracilis*, *C. macroceras* и листовые *Nephroma expallidum*, *Peltigera aphthosa*, *P. polydactyla* и *P. rufescens*.

На плакорах господствует асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*, представленная вик. typical. Кроме нее значительные площади покрыты близкими типами сообществ с тем же набором доминантов, но сплошным покровом, описанными под названием «дриадово-осоково-моховые мелкобугорковые тундры» (Матвеева и др., 1973, Матвеева, 1978). Очень редки сообщества асс. *Sphagno-Eriophoretum vaginatis*. Но довольно регулярны сообщества, переходные между двумя названными ассоциациями. На южных склонах прекрасно развита асс. *Pediculari verticillatae* – *Astragaletum arcticum* (вик. typical). Характерный признак подзоны – полигональные (или полигонально-валиковые) болота, покрывающие значительные площади, особенно в бассейне р. Логата (Поспелова, 1994а). Мочажины в центральных частях полигонов заняты асс. *Meesio triquetris* – *Caricetum stantis*, представленной, как и другие ассоциации, викариантом typical. На валиках развита растительность, сходная с таковой зональных тундр, но *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* замещена на них *C. stans*.

Климатические условия подзоны типичных тундр еще не настолько экстремальны, чтобы из состава флоры и фауны полностью выпали нетундровые элементы. Но число бореальных видов заметно сокращается. Оставшиеся становятся редкими и приурочены исключительно к интразональным местообитаниям. Заметно снижается и обилие гипоарктических видов. Многие из них еще присутствуют в южной части подзоны, однако почти полностью исчезают в северной. Но уже и в южной половине подзоны их обилие по сравнению с южными тундрами резко уменьшается. Большая часть оставшихся видов растет в интразональных биотопах.

Важнейшие отличия вышеописанной подзоны от подзоны южных тундр в характеристиках зональных сообществ на плакорах – это отсутствие кустарниковых сообществ с доминированием *Alnaster fruticosus* и *Betula nana* и сокращение (до отсутствия) в северной полосе числа кочкарных сообществ с *Eriophorum vaginatum*; резкое уменьшение обилия бореальных и гипоарктических видов, до отсутствия их в северной полосе; доминирование в растительном покрове гемиарктов; появление эварктов, в том числе *Salix polaris*, в зональных позициях; увеличение доли сообществ с несомкнутым (80 %) покровом; уменьшение высоты вертикального профиля до 0.5 м.

По сравнению с южными тундрами таксономическое богатство снижается преимущественно на уровне семейств и родов, но более заметно отсутствие или существенное уменьшение роли некоторых жизненных форм, снижение разнообразия среди доминантов, сжатие ярусности и выпадение ярусов. В результате этого ландшафты подзоны типичных тундр становятся более монотонными. В интразональных условиях еще имеются разнообразные типы сообществ, которые по многим показателям отличаются от зональных. По сравнению с южными тундрами характерны большие структурированность покрова и «чистота» типов сообществ.

Подзона арктических тундр. Арктические тундры простираются узкой полосой вдоль побережья Северного Ледовитого океана. Южная граница соответствует изотермам среднеиюльской температуры от 4 °С в центре полуострова до 5 °С на его восточной и западной окраинах (Матвеева, Чернов, 1977). По сравнению с подзоной типичных тундр значительно обеднена флора цветковых растений. Ее характерная черта – чрезвычайно высокая доля арктических видов и почти полное отсутствие бореальных и гипоарктических. Виды, дифференцирующие подзону высокими обилием и встречаемостью на плакорах: *Salix polaris* (в некоторых районах также *S. arctica*), *Saxifraga cespitosa*, *S. hirculus*, *Draba alpina* и *D. oblongata*. На плакорах преобладает асс. *Salici polaris* – *Hylocomietum alaskani*. Ассоциация *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*, представленная северным вик. *Parmelia omphalodes*, встречается только на юге подзоны.

Важнейшие отличия от подзоны типичных тундр в характеристиках зональных сообществ на плакорах – отсутствие жизненной формы кустарников, уменьшение количества (до отсутствия) в северной полосе осоки *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, кустарничка *Dryas punctata* и печеночника *Ptilidium ciliare*, высокое обилие злаков и разнотравья, «всплеск» активности и доминирование эвартков, в особенности *Salix polaris*; отсутствие бореальных и гипоарктических видов, а также сообществ с сомкнутым покровом, преобладание сообществ с покрытием около 50 %; уменьшение высоты вертикального профиля до 0.1 м, сближение ярусов; изменение формы роста у ряда цветковых: усиление дернистости, формирование подушек, плотных куртин, шпалер, многостебельных особей. Характерно ослабление биотопических привязанностей видов и, как следствие этого, уменьшение разнообразия сообществ на уровне как ассоциаций, так и единиц более высокого ранга.

ЗОНА ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЬ

В евразийском секторе полярные пустыни развиты преимущественно на островах Северного Ледовитого океана: на Северной Земле и Новой Земле, Земле Франца-Иосифа и о-вах Де Лонга (см.: Александра, 1983). На материке, если не считать ландшафтов с предельно разреженной растительностью в заполярных высокогорьях, полярнопустынные сообщества развиты лишь в северной части п-ова Челюскин (Чернов, Матвеева, 1976). Южная граница зоны полярных пустынь на Таймыре проходит по 77° с. ш. и совпадает с изотермой среднеиюльской температуры 2 °С.

Органический мир полярных пустынь предельно обеднен из-за ярко выраженной экстремальности среды: низких летних температур, малого количества осадков, слабого протаивания мерзлоты, короткого вегетационного периода. Здесь отсутствуют не только чуждые Арктике элементы флоры и фауны, но и многие арктические виды. Обеднение наиболее сильно затрагивает флору цветковых: число видов в конкретных флорах сокращается примерно до 50, что вдвое меньше, чем в арктических, и в 4 раза – чем в типичных тундрах. Обедняется и состав мхов и лишайников, хотя и не так сильно. Резкое обеднение отмечено и для всех групп животного населения (Чернов и др., 1977, 1979; Чернов, 1978).

Основные отличия от зоны тундр в характеристиках зональных сообществ на плакорах зоны полярных пустынь следующие: отсутствие кустарничков, преобладание мхов и лишайников при заметном обилии разнотравья и злаков, высокая активность гиперартков; полная смена доминантов, что вместе с общим обеднением флоры и изменениями в обилии видов приводит к полной смене растительных ассоциаций; высокая разреженность (ниже 20 % покрытия) растительного покрова, несвязность растительной дернины, первичность голых грунтов; замедленность процессов разложения, отсутствие торфонакопления и вообще слабый процесс почвообразования; сосредоточенность жизни в узкой пленке (до 2–5 см) у поверхности грунта, отсутствие вертикальной дифференциации; общая «миниатюризация» жизни – уменьшение размеров особей растений и животных, замещение более крупных видов более мелкими (Чернов, Матвеева, 1979). Виды, дифференцирующие зону полярных пустынь высокими обилием и встречаемостью на плакорах: *Cerastium regelii*, *Papaver polare*, *Saxifraga hyperborea*, *Stellaria edwardsii*; *Ditrichum flexicaule*, *Dicranoweisia crispula*, *Orthothecium chryseum*; *Thamnia subuliformis*, *Cetraria cucullata*, *C. delisei*. В растительном покрове на мысе Челюскин, и вообще в евразийских полярных пустынях, доминируют споровые в отличие от Канадского Арктического архипелага, где основную роль иг-

рают цветковые растения, из которых пальму первенства держит *Saxifraga oppositifolia* при высоком обилии *S. cespitosa*, *Cerastium alpinum* и *Papaver radicum*.

Самая существенная черта приполярных биомов заключается в том, что под воздействием нарастающей пессимальности условий широтная перестройка компонентов экосистем происходит на фоне прогрессирующего обеднения биоты во всех группах организмов. Эту специфику необходимо учитывать при подборе критериев выделения и разграничения зон и подзон в высоких широтах. На Таймыре, в условиях наиболее ярко выраженного арктического климата, все зональные и подзональные границы проходят значительно севернее, чем в остальных секторах Арктики.

Материалы, изложенные в данной работе, показывают правомочность и плодотворность ординации компонентов флоры и растительности по климатическому градиенту в ландшафтно-зональном масштабе. Это должно рассматриваться как один из существенных моментов при разработке современных подходов к оценке состояния, мониторинга и прогноза динамики экосистем в целом и их основного компонента – растительного покрова.

Проанализированные материалы свидетельствуют о возможностях моделирования и прогнозирования климатогенных изменений биоты с учетом пространственного распределения ее компонентов на основе принципа хронохорологических рядов, т. е. аналогии между пространственными и временными изменениями параметров организации флоры, растительных сообществ и экосистем. Хотя такие задачи не ставились в данном исследовании, по материалам, представленным в работе, можно найти ответы на многие вопросы об изменениях состава и структуры живого покрова, возникающие в связи с проблемой возможных глобальных изменений климата. Для этого не требуется длительных наблюдений *in situ*. Достаточно проанализировать соответствующие соотношения параметров на заданном отрезке климатического градиента. Значимость и перспективы комплексных исследований биоты на широтном градиенте Таймыра – в возможностях включения полученных данных в систему моделирования глобальных процессов в ландшафтной оболочке Земли в связи с антропогенными и естественными изменениями составляющих абиотической среды.

ВЫВОДЫ

1. Арктические биомы уникальны отчетливой монофакторностью – ведущей ролью тепловых условий. Это отражается в жесткой связи самых разнообразных параметров флоры и фауны и сообществ с летним теплом, чем и обусловлена широтная дифференциация среды в высоких широтах.

2. В Арктике зональность наиболее четко проявляется в евразийском секторе из-за большой протяженности относительно равнинной территории вдоль побережья Северного Ледовитого океана. Полуостров Таймыр, где на значительной материковой территории развиты зоны тундр (с 3 подзонами) и полярных пустынь, – наиболее подходящая территория для изучения проявления зональности в Заполярье. В условиях материка тундровая зона находится здесь в наиболее высоких широтах, величины суммарной радиации и радиационного баланса минимальны для тундровой зоны, а летний тепловой режим – лучший для таких широт. Это единственная территория, где тундровый биом есть результат соразмерности радиационного и теплового режимов. В данном обстоятельстве и состоит двойственность территории Таймыра, которая, располагаясь в столь высоких широтах, наиболее полно воплощает черты тундрового биома и потому может служить эталоном для установления закономерностей его организации, но уникальность его положения обуславливает отличие количественных показателей параметров биоты от таковых в других районах Крайнего Севера.

3. Характерная черта заполярных климатических режимов – резкие широтные градиенты, и как результат – значительная широтная дифференциация всех параметров арктических экосистем. Основная тенденция на широтном градиенте – снижение биологического разнообразия во всех группах организмов и на всех уровнях организации биоты.

4. Обеднение флоры происходит не случайным образом и состоит не только и не столько в равномерном снижении видового богатства, сколько в выпадении одних таксонов при относительном процветании других. В этом проявляется принцип экологической целостности крупных таксонов. Флора, как определенная композиция таксонов, сохраняет свои существенные характеристики на протяжении всего широтного градиента.

5. Зависимость числа видов сосудистых растений от количества летнего тепла на Таймыре в целом описывается S-образной (логистической) кривой. Подобными кривыми описывается развитие многих биосистем. Получение такой кривой на флористическом материале позволяет видеть в этом поведении зональной флоры как целостной системы.

6. На фоне общего обеднения перестраиваются таксономическая и географическая структура и биоморфологическая текстура флоры. Спектры флоры могут служить диагностическими признаками для разграничения зон и подзон.

7. Состав споровых растений устойчив в пределах тундровой зоны и значительно обедняется (при сохранении ведущих таксонов) лишь в полярных пустынях. Неравномерность обеднения состава сосудистых и споровых изменяет их соотношения на широтном градиенте (сосудистые : листостебельные мхи : напочвенные лишайники): южные тундры – 1.0 : 0.9 : 1.1, типичные – 1.0 : 0.9 : 1.0, арктические – 1.0 : 1.5 : 1.8, полярные пустыни – 1 : 2 : 3.

8. Обеднение флоры происходит в первую очередь за счет очищения от «чуждых» ей элементов. В пределах тундровой зоны сначала выпадают бореальные, затем гипоарктические и полизональные, а у северного предела и некоторые типичные тундровые виды. При переходе в полярные пустыни сокращается и число автохтонных арктических видов.

9. Богатство конкретных флор (гамма-разнообразие) на широтном градиенте снижается по мере возрастания пессимальности климата, а видовое богатство сообществ (альфа-разнообразие) – при нарастании специфичности условий среды в любом направлении от зональных сообществ. При этом гамма-разнообразие снижается в первую очередь за счет выпадения единичных представителей родов и семейств и редких и необильных в ландшафте видов. На внутриландшафтном градиенте наибольшее число редких и малочисленных видов отмечено в усредненных условиях и наименьшее – в специфичных в пределах данного ландшафта.

10. Резкий климатический градиент обуславливает перераспределение видов в ландшафте на зональном профиле и изменение их активности. У части видов в северном направлении сужается экологическая амплитуда и снижаются показатели обилия и жизнеспособности. Они постепенно исчезают из зональных сообществ и переходят в интразональные. Но имеется группа видов, у которых «всплеск» активности наблюдается в подзоне арктических тундр, а у некоторых – в зоне полярных пустынь.

11. Различия в распределении видов лежат в основе схемы ландшафтно-зональных элементов арктической флоры и фауны. Анализ поведения видов, относимых к категориям гиперарктов, эварктов, гемиарктов и гипоарктов данной схемы, перспективен для диагностики и разграничения зон и подзон. Большая доля и высокая роль в покрове зональных сообществ гемиарктов объединяет зону тундр, гипоарктов – дифференцирует подзону южных, а эварктов – подзону арктических тундр.

12. На широтном градиенте возрастает равномерность распределения видов как в реальном пространстве, так и по грациям активности: уменьшается число редких и малообильных видов и увеличивается доля видов, равномерно распределенных в ландшафте. Следствие этого – возрастание однородности покрова, уменьшение различий в составе видов разных типов местообитания. В самом общем плане отчетлива тенденция к уменьшению индивидуализации и увеличению типизации.

13. Снижение таксономического богатства в высоких широтах компенсируется высокой концентрацией видов в конкретных сообществах, повышением популяционной плотности, политопностью, расширением экологических ниш и, как следствие, участием одних и тех же видов в разнообразных ценологических звеньях, что обуславливает снижение числа синтаксонов в целом и, особенно, на высших ступенях классификационных схем. В южных и типичных тундрах в разных экологических условиях имеются хорошо дифференцированные по составу видов сообщества. В арктических тундрах даже наиболее контрастные местообитания населяют почти одни и те же виды. В полярных пустынях исчезают различия между зональными и интразональными группировками.

14. В тундровой зоне представлены различные по типам доминирования сообщества: от моно- до полидоминантных. Но зональные тундры отчетливо олигодоминантны. На крайнем пределе, в полярных пустынях, немногие виды представлены почти в равном и очень низком обилии.

15. Зональные тундровые сообщества богаты видами как абсолютно, так и относительно конкретной флоры. Видовое богатство снижается к северу, но остается достаточно высоким, что опровергает представление о тундровых сообществах как наиболее бедных на глобальном климатическом градиенте. Размещение видов по площади сообществ равномерно, а площади выявления невелики: 25 м^2 в мозаичных и $1-9 \text{ м}^2$ в гомогенных сообществах. Высокое богатство сообществ

обеспечивается присутствием значительного числа видов с низкой встречаемостью. Больше всего их в зональных сообществах. Число видов со средними и высокими показателями обилия и встречаемости в различных типах сообщества примерно одинаково.

16. При упрощенной вертикальной структуре, горизонтальное сложение сообществ разнообразно и описывается 5 типами структуры. Основная тенденция в изменении горизонтальной структуры зональных сообществ на широтном градиенте – снижение сомкнутости покрова от сплошного в южных тундрах до предельно разреженного в полярных пустынях. В южных и отчасти типичных тундрах сплошному покрову соответствует нерегулярно-мозаичный тип структуры. В типичных тундрах преобладает 3-членный (при 60–90 % сомкнутости) и в арктических – 2-членный (55–70 %) регулярно-циклический тип. В полярных пустынях доминирует спорадично-пятнистый тип (менее 5 %).

17. В северном направлении разнообразие сообществ снижается на всех иерархических уровнях. Число ассоциаций уменьшается, поскольку комбинации видов, еще вполне разные на юге, сменяются сочетаниями одних и тех же видов, и различия становятся все более количественными. Из-за снижения разнообразия не только видов, но и жизненных форм, а также уменьшения числа доминантов и их возможных независимых комбинаций, уменьшается и число единиц более высоких рангов.

18. Общие тенденции в изменении параметров биологического разнообразия одинаковы в разных группах организмов при различном их количественном проявлении. Только комплексный подход с учетом изменений в составе и структуре всех компонентов арктической биоты на разных уровнях ее организации на широтном градиенте дает основание для полноценного анализа зональных преобразований в Заполярье. При этом при разграничении зон и подзон очевидна большая значимость параметров растительности по сравнению с другими компонентами экосистем.

Суммируя результаты данной работы, можно сформулировать следующие общие положения. При анализе растительного покрова высоких широт выявлена общность законов преобразования ее структуры на разных уровнях синэкологической и флористической организации. При нарастании экстремальности, как климатической, так и биотопической, сокращение видового разнообразия происходит за счет «отсечения» редких видов: в составе флоры – исчезновения единичных представителей семейств, в ландшафте – выпадения редких видов, в синтаксоне на зональном градиенте – снижения доли видов с низкой константностью и в конкретных сообществах – уменьшения числа видов с низкой встречаемостью. Реально это проявляется в увеличении к северу доли циркумполярных видов в конкретных и региональных флорах и в расширении экологической амплитуды и увеличении эвритопности видов в пределах ландшафта, а также в возрастании равномерности распределения видов в пределах сообщества на ландшафтном профиле на любых векторах от наиболее усредненных зональных условий. При относительной бедности региональной флоры высоко как богатство конкретных флор (как доля от региональной флоры), так и видовое богатство зональных сообществ относительно конкретной флоры. Одинаково относительно малы площади выявления видового богатства как конкретных флор, так и растительных сообществ.

Преобразования биоты в высоких широтах – часть единого глобального процесса снижения биологического разнообразия при уменьшении теплообеспеченности. В результате высокое биоразнообразие в низких широтах на маргинальном отрезке климатического градиента уступает место единообразию на всех уровнях организации биоты.

Summary

Arctic biomes are unique by clear dependence on monofactor that is the leading role of heat conditions. This is reflected in the rigid correlation of different parameters of flora and fauna and communities with summer heat, that is the reason of the well pronounced latitudinal differentiation of environments in the high latitudes. Zonation manifests itself in the most obvious way in the Eurasian Arctic due to the existence of the vast, relatively plain, areas along the Arctic Ocean coast. Taymyr Peninsula, where the tundra zone (with 3 subzones) and the polar desert zone are well developed on the large mainland territory, is the best place to study phenomenon of zonation in the arctic high latitudes. It is here the tundra zone is situated at the highest latitudes on mainland, the values of solar radiation and radiation balance are minimal for the whole tundra zone, while the summer conditions are the best for such high latitudes. It is the only territory where tundra biome is the result of the proportionality between radiation and heat conditions. The duality of Taymyr consists in the situation that, being situated in such high latitudes, it personifies the features of the tundra biome in the best way and may be considered as a model for the whole Arctic, but, on the other hand, its unique position stipulates the difference of quantitative indices of its biota from that in other arctic regions.

The peculiar feature of the arctic climatic conditions are strong latitudinal gradients and, as a result, a significant latitudinal differentiation of all parameters of arctic ecosystems. The main tendency along the latitudinal gradient is the decrease of biodiversity in all groups of organisms and at all levels of the biota organization.

The impoverishment of flora is going on by no a casual manner and consists not so much in the evenly decreasing of species richness as in the disappearance of some taxa while others being relatively prosper. The dependance of richness of vascular plant species in the Taymyr local floras is described by the S-shaped (logistic) curve. The number of vascular species in the south local floras is about 250 and in the north ones is about 100, while that is about 50 species in the polar desert. There is no changes in number of species between 70 and 73 °N. The strongest reduction, 50 species per 1°, falls down on 73–76 °N, and northwards of 76° up to 78 °N it is 25 species per 1°. The significant changes in taxonomical and geographical composition as well as in biomorphological texture of flora take place against the background of general decrease in the number of vascular plant species.

The composition of cryptogams is rather stable within the tundra zone and the significant reduction in number of species (with the leading taxa being the same) takes place only in the polar desert. The unevenness of the impoverishment of vascular plants and cryptogam species composition changes their ratio on the latitudinal gradient: vascular plants/mosses/lichens: 1/0. 9/1.1 in southern, 1/0. 9/1 in typical, 1/1. 5/1.8 in arctic tundra subzones and 1/2/3 in the polar desert.

The sequence of species disappearing along the latitudinal gradient is as following: first boreal species, then hypoarctic and polyzonal and near the northern limit of the tundra zone some common tundra species. The number of proper arctic species significantly decreases only on the polar deserts.

The richness of local floras (gamma-diversity) decreases as the climatic pessimality increases in the first place because of the disappearance of genera and families represented by a single species and species with low abundance. Species richness of plant communities (alfa-diversity) decreases as the specificity of environments increases on the vector apart of zonal plant communities. The greatest number of rare and not abundant species are found in the mesic conditions (in zonal communities on the flat surfaces), while different extreme habitats contain the least number of such species.

Strong climatic gradient is responsible for the changes in the species activity and their distribution within a landscape. The ecological distribution of some species becomes narrower and their abundance and vitality decrease. They gradually disappear from zonal plant communities and come into intrazonal ones. But there is a group of species with the rise of their activity in the arctic tundra subzone or even in the polar desert.

The differences in landscape distribution allow to distinguish 4 zonal-landscape elements within the arctic flora. The high proportion in flora and large role in plant cover of hemiarctic

species unite the tundra zone as a whole, while these of hypoarctic species differentiate the southern tundra subzone and these of euarctic species distinguish the arctic tundra subzone.

The number of rare and low abundant species decreases northwards while the proportion of species, evenly distributed within a landscape, becomes larger in that direction. All this leads to the decrease of differences in the species composition of various types of habitats. Along with the widening of ecological niches of the great amount of species, the lowering in common species diversity is compensated by a high number of species in arctic plant communities and high density and abundance of few species.

All this leads to the reduction of the syntaxonomical diversity. The number of syntaxa of different levels decreases northwards. The number of associations becomes less because the combinations of species, obviously different in the south, are replaced by more and more similar combinations in the north. The differences are becoming more and more quantitative, rather than qualitative.

Zonal plant communities on plain (horizontal surface in mesic conditions) are rich in species (up to 160–180 per 100 m²), both absolutely and relatively to the local flora. Species richness decreases northwards but remains rather high (50–70 species per 100 m²) even in the polar desert. This disproves a conception that arctic plant communities are the poorest on the global climatic gradient.

Having simple vertical structure, arctic plant communities have complicated horizontal structure. 5 types of latter can be suggested for arctic plant cover. The closed vegetation (80–100 %) in the south gradually comes to the very sparse (5–20 %) in polar desert.

The transformation of biota in the high latitudes is a part of a single global process of the decrease of biological diversity from the equator to poles under the decrease of heat supply. As a result, the high diversity in low latitudes is replaced by low diversity at all level of biota organization at the marginal part of climatic gradient.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболинь А. А. Листостебельные мхи Латвийской ССР. Рига, 1968. 329 с.
- Абрамова А. Л., Савич-Любичукя З. Н., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 716 с.
- Аврамчик М. Н. Геоботаническая и пастбищная характеристика района реки Дудыпты // Тр. Арктич. ин-та. 1937. Т. 64. С. 47–81.
- Агроклиматический атлас мира. М.: Л. 1972. 115 с.
- Александрова В. Д. О содержании понятия «полярная пустыня» // Природа. 1950. № 9. С. 34–36.
- Александрова В. Д. E. Churchill and H. Hansen. The concept of climate in arctic and alpine vegetation. The Botanical review, 24. 2–3: 127–191: (Рец.) // Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 7. С. 1018–1023.
- Александрова В. Д. О подземной структуре некоторых растительных сообществ арктической тундры на о. Б. Ляховском // Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.; Л. 1962. С. 148–160.
- Александрова В. Д. Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского // Новосибирские острова. Л., 1963. С. 6–36.
- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.
- Александрова В. Д. Динамика мозаичности растительных сообществ пятнистых тундр в арктической Якутии // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика: Докл. на симп. Владимир, 1970. С. 5–31.
- Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики // Ботан. журн. 1971а. Т. 56, № 1. С. 3–21.
- Александрова В. Д. Опыт анализа структуры растительного покрова на границе фитоценозов пятнистой и бугорковой тундры в Западном Таймыре // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971б. С. 185–197.
- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с.
- Александрова В. Д. Проект классификации растительности Арктики // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 12. С. 1715–1730.
- Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.
- Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах // Основы ботанической географии. М.; Л., 1936. С. 306–694.
- Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах. 2-е изд. М., 1951. 512 с.
- Андреев В. Н. Растительность тундр северного Канина // Олени пастбища Северного Края. Архангельск. 1931. С. 5–85.
- 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. комиссии АН СССР. 1935. № 22. 97 с.
- Андреев В. Н. Растительный покров восточноевропейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1954. 39 с.
- [Андреев М., Котлов Ю., Макарова И.] Andreev M., Kotlov Yu., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. Т. 99, N 2. P. 137–169.
- Арктическая флора СССР. Л., 1960–1987. Т. 1–10.
- Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. 206 с.
- Арманд Д. Л. Логичность географических классификаций и схем районирования // Развитие и преобразование географической среды. М., 1964. 182 с.
- Ары-Мас: Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978. 190 с.
- Атлас океанов. Северный Ледовитый океан. М., 1980. 184 с.
- Афонина О. М. Флора листостебельных мхов // Ары-Мас: Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978. С. 87–97.
- Афонина О. М. Список листостебельных мхов Чукотского полуострова // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 5–29.
- Афонина О. М., Чернядьева И. В. Мхи Российской Арктики: список видов и библиография // Арктоа. 1995. № 5. С. 99–142.

- Базилевич Н. И., Гребенщиков О. С., Тишков А. А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М., 1986. 296 с.
- Бардунов Л. В. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск, 1974. 167 с.
- Бей-Биенко Г. Я. Смена местообитания наземными организмами как биологический принцип // Журн. общ. биологии. 1966. Т. 27. № 1. С. 3–11.
- Бекетов А. Н. География растений. СПб., 1896. 358 с.
- Берг Л. С. Зона тундры // Изв. Ленингр. ун-та. 1928. № 1. С. 191–233.
- Берман Д. И., Алфимов А. В. Контрастные экосистемы в континентальных районах северо-востока Азии // ДАН СССР. 1992. Т. 322, № 1. С. 196–199.
- Биогеоценозы таймырской тундры. Л., 1980. 256 с.
- Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. 239 с.
- Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973. Вып. 2. 207 с.
- Бирюля А. А. Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири // Зап. Импер. акад. наук. 1907. Сер. 8. Вып. 18, № 2. С. 1–157.
- Благодатских Л. С. К бриофлоре Западного Таймыра // Нов. сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 358–364.
- Благодатских Л. С. Листостебельные мхи района Таймырского стационара (Западный Таймыр) // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973а. Вып. 2. С. 107–119.
- Благодатских Л. С. Новые и редкие виды мхов для Западного Таймыра // Нов. сист. низш. раст. 1973б. Т. 10. С. 325–332.
- Благодатских Л. С. Флористические и эколого-ценотические особенности бриофлоры Таймырского стационара // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 9. С. 1247–1282.
- Благодатских Л. С., Дуда И. К флоре печеночных мхов Таймыра // Нов. сист. низш. раст. 1982. Т. 19. С. 199–200.
- Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. К флоре листостебельных и печеночных мхов окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // 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 // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979б. С. 54–60.
- Богдановская-Гизнеф И. Д. Природные условия и олени пастбища острова Колгуева // Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Сер. Оленеводство. 1938. Вып. 1. С. 5–161.
- Боч М. С. Болота Таймырского биогеоценологического стационара (пос. Тарся) и его окрестностей // Биогеоценозы таймырской тундры. Л., 1980. С. 47–58.
- Быков Б. А. Геоботаническая терминология. Алма-Ата, 1967. 167 с.
- Вальтер Г., Алексин В. В. Основы ботанической географии. М.; Л., 1952. 714 с.
- Варгина Н. Е. Флора сосудистых растений // Ары-Мас: Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978. С. 65–86.
- Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.
- Василевич В. Д. Почвообразование в тундрах Средней Сибири. М., 1980. 235 с.
- Вехов В. Н., Успенский С. М. Ландшафты изолированных ивовых лесов востока Большеземельской тундры // Науч. докл. высш. школы: Геол.-геогр. науки. 1959. № 2. С. 163–171.
- Виноградова А. Н. Геоботанический очерк оленьих пастбищ района реки Пясины // Тр. Арктич. ин-та. 1937. Т. 63. С. 5–45.
- Высоцкий Г. Н. О фитоценологических картах, способах их составления и их практическом значении // Почвоведение. 1909. Т. 1. № 2. С. 97–124.
- Гаврилова М. К. Современный климат и вечная мерзлота на континентах. Новосибирск, 1981. 112 с.
- Геоботаническая карта СССР м. 1:4 000 000. М.; Л., 1954.
- Геоботаническое районирование СССР. М.; Л. 1947. 152 с.
- Говорухин В. С. Пятнистые тундры и пликвативные почвы Севера: (К 50-летию теории пятнистых тундр В. Н. Сукачева.) // Землеведение. 1960. № 5. С. 123–144.
- Городков Б. Н. Полярный Урал в верхнем течении р. Соби // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1926. Вып. 19. С. 1–74.
- Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л., 1935. 142 с.
- Городков Б. Н. Происхождение арктических пустынь и тундр // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботаника). 1952. Вып. 8. С. 355–403.
- Городков Б. Н. Растительность и почвы о. Котельного // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.; Л., 1956. Вып. 2. С. 7–132.
- Городков Б. Н. Почвенно-растительный покров острова Врангеля // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 5–58.
- Грей-Смит П. Количественная экология растений / Пер. с англ. М., 1967. 358 с.
- Грибова С. А. Южные тундры // Растительность Европейской части СССР. Л., 1980. С. 36–62.
- Григорьев А. А. Субарктика. М., 1956. 223 с.
- Григорьев А. А. Типы географической среды. М., 1970. 468 с.

- Дедов А. А. Оленьи пастбища Тиманской тундры // Оленьи пастбища Северного Края. 1931. Вып. 1. С. 86–136.
- Демянов В. А. Влияние *Larix gmelinii* (Pinaceae) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 4. С. 500–507.
- Демянов В. А. Влияние *Larix gmelinii* (Pinaceae) на прирост и возраст кустистых лишайников на верхней границе леса // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 11. С. 1520–1523.
- Демянов В. А. Структура ценогенного поля на примере групп деревьев *Larix sibirica* (Pinaceae) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 9. С. 1309–1316.
- Демянов В. А. Ценогическая роль *Betula pubescens* Ehrh. в сообществах лесного пояса на северо-западе плато Путорана // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1991. № 2. С. 267–274.
- Демянов В. А. О структуре ценогенного поля *Betula pubescens* Ehrh. (Betulaceae) в редколесьях Полярного Урала // Экология. 1992. № 3. С. 75–77.
- Дибнер В. Д. Заросли ивы мохнатой за 75-й параллелью // Изв. ВГО 1961. Т. 94, вып. 4. С. 334–336.
- Домбровская А. В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и северо-восточной Финляндии. Л., 1979. 118 с.
- Дорогостайская Е. В., Сдобникова Н. В. Почвенные водоросли тундр Западного Таймыра // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л., 1973. С. 128–138.
- Еленкин А. А. Новые виды лишайников из полярной экспедиции барона Э. В. Толля 1900–1903 гг. / Изв. Имп. Акад. наук. 1907а. № 5/6. С. 126–127.
- Еленкин А. А. Лишайники полярного побережья Сибири // Изв. Имп. Акад. наук. 1907б. № 11/12. С. 749–752.
- Еленкин А. А. Лишайники полярного побережья Сибири // Зап. Акад. наук. Сер. VIII. 1909. № 27. С. 1–53.
- Железнова Г. В. К бриофлоре Полярного Урала // Проблемы бриофлоры в СССР. Л., 1989. С. 105–113.
- Жукова А. Л. Видовой состав и распределение печеночных мхов в растительных сообществах района Таймырского стационара // 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) // Нов. сист. низш. раст. 1974. Т. 11. С. 333–338.
- Жукова А. Л. Флора печеночных мхов // 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 // Нов. сист. низш. раст. 1979. Т. 16. С. 196–201.
- Жукова А. Л. Печеночные мхи среди лишайников плато Тулай-Киряка (северо-восточный Таймыр) // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 5. С. 684–694.
- Жукова А. Л. Печеночные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, западный Таймыр) // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 68–79.
- Жукова А. Л., Матвеева Н. В. К флоре печеночных мхов из бассейна среднего течения р. Сыра-дасай // Нов. сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 234–241.
- [Журбенко М. П.] Zhurbenko M. P. Lichens from the coast of Eniseiskii Gulf, W. Taimyr, Siberia // Graphis Scripta. Stockholm, 1992. N 4. P. 1–4.
- Заноха Л. Л. Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 7. С. 925–932.
- Заноха Л. Л. Луговые сообщества тундровой зоны (на примере Таймыраз: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 272 с.
- Заноха Л. Л. Классификация луговых сообществ тундровой зоны полуострова Таймыр: ассоциация *Pediculari verticillatae* – *Astragalietum arctici* // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 3. С. 110–121.
- Заноха Л. Л. Ассоциация *Sanguisorbo officinalis* – *Allietum schoenoprasii* // Ботан. журн. 1995а. Т. 80, № 8. С. 85–92.
- Заноха Л. Л. Классификация луговых сообществ тундровой зоны полуострова Таймыр: ассоциация *Saxifraga hirculi* – *Poetum alpigenae* // Ботан. журн. 1995б. Т. 80, № 5. С. 25–35.
- Заславская Т. М. Изучение флор Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 2. С. 185–195.
- Заславская Т. М., Плиева Т. В. Флора острова Четырехстолбового (Архипелаг Медвежьего острова, Восточно-Сибирское море) // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 3. С. 369–376.
- Зиновьева Л. А. К флоре печеночных мхов Полярного и Северного Урала // Учен. зап. Перм. Гос. ун-та. Ботаника. 1973. Вып. 263. С. 14–37.
- Игнатенко И. В. Почвы основных типов тундровых биогеоценозов Западного Таймыра (на примере стационара Ботанического института АН СССР) // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 57–107.
- Игощина К. Н. Высокогорная растительность Среднего Урала // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т. 16, № 1. С. 3–69.
- Исаченко А. Г. Основы ландшафтоведения и физико-географического районирования. М., 1965. 327 с.

- Исаченко А. Г. Системы и ритмы зональности // Изв. ВГО. 1971. Т. 103, вып. 4. С. 77–85.
- Каннукене Л. Р. Листостебельные мхи Эстонской ССР // Ботан. журн. 1986, Т. 71, № 2. С. 206–215.
- Каннукене Л. Р., Матвеева Н. В. Листостебельные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, западный Таймыр) // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 89–100.
- [Каннукене Л. Р., Матвеева Н. В.] *Kannukene L., Matveyeva N. V.* Mosses from the arctic tundra of the Taimyr Peninsula // Proc. Estonian Sc. Biol. 1996. Vol. 45, N 1/2. P. 51–67.
- Карта растительности Европейской части СССР. М., 1950.
- Карта растительности Европейской части СССР. М., 1980.
- Карта растительности СССР. М., 1960.
- Катенин А. Е. Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л., 1972а. Ч. 2. С. 105–117.
- Катенин А. Е. Растительность лесотундрового стационара // Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л., 1972б. Ч. 2. С. 118–259.
- Катенин А. Е. Структура растительного покрова территории Гильмимлинейских термальных источников // Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. С. 41–77.
- Катенин А. Е. Растительность восточного берега залива Кресса (Чукотский полуостров, окрестности поселка Конергино) // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 3. С. 316–324.
- Катенин А. Е. Растительность северного равнинного побережья Чукотского полуострова в нижнем течении реки Амгуэмы // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 9. С. 1235–1245.
- Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна р. Малахай-Тари (юго-восток гор Бырранга) // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 10. С. 1362–1371.
- Кожевников Ю. П. О южных тундрах // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 1. С. 65–74.
- Константинова Н. А. Флора печеночников Хибин: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 22 с.
- Константинова Н. А. Особенности таксономической структуры и сравнительная характеристика некоторых флор печеночников Севера // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 126–142.
- Константинова Н. А., Потемкин А. Д. Печеночники Российской Арктики: список видов и библиография // Arctoa. 1996. № 6. С. 125–150.
- [Королева Н. Е.] *Koroleva N. E.* Phytosociological survey of the tundra vegetation of the Kola Peninsula // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5, N 6. P. 803–812.
- Короткевич Е. С. Растительность Северной Земли // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 5. С. 644–663.
- Короткевич Е. С. Полярные пустыни. Л., 1972. 420 с.
- Крючков В. В. Кочкарные тундры // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 2. С. 1711–1730.
- Кубаев В. Б., Ващенко Е. Н. О флоре сосудистых растений окрестностей бухты Медуза (биологическая станция «Виллем Баренц», Северо-Западный Таймыр) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1994. Т. 2. С. 97–120.
- Кубаев В. Б., Кожевникова А. Д., Шелгунова М. Л. Флора и растительность окрестностей бухты Книповича (Северный Таймыр) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1994. Т. 2. С. 44–74.
- Лавренко Е. М. Основные черты ботанико-географического подразделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. М.: Л., 1950. Вып. 1. С. 523–529.
- Лавренко Е. М. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботаника). 1952. Вып. 8. С. 40–70.
- Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. Л., 1959. Т. 1. С. 13–75.
- Лесков А. И. Арктическая тундровая область; Б. Европейско-Сибирская кустарниковая (лесотундровая область); В. Берингийская кустарниковая (лесотундровая) область // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947. С. 18–24.
- Мазинг В. В. Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова // Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 1965. № 1. С. 98–111.
- Мазинг В. В. Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности: Доклад по опубл. работам ... д-ра биол. наук. Тарту, 1969. 95 с.
- Мазинг В. В. Структура растительного покрова полярных пустынь мыса Челюскин // Структура растительности полярных пустынь и болот. Тарту, 1982. С. 3–21. (Учен. зап. Тартуского ун-та. Труды по ботанике. Вып. 590).
- Макрый Г. В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 198 с.
- Мальшев Л. И. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность выборки // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 11. С. 1537–1550.
- Мальшев Л. И. Площадь выявления флоры // Экология. 1991. № 2. С. 3–13.
- 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.* О степени однородности тундровых сообществ // Ботан. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 399–409.
- Матвеева Н. В.* К вопросу о зональных особенностях горизонтальной структуры растительности тундровых сообществ // Продуктивность биоценозов Субарктики: Тез. докл. Свердловск, 1970. С. 39–42.
- Матвеева Н. В.* Динамика оттаивания мерзлоты в тундрах Западного Таймыра // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 45–55.
- Матвеева Н. В.* Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л., 1978. С. 113.
- Матвеева Н. В.* Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979а. С. 5–27.
- Матвеева Н. В.* Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979б. С. 78–109.
- [*Матвеева Н. В.*] *Matveyeva N. V.* An annotated list of plants inhabiting sites of natural and anthropogenic disturbances of tundra cover in western Taymyr: the settlement Kresty // Biol. papers Univ. Alaska. 1979в. N 20. P. 18–29.
- Матвеева Н. В.* Две поездки на остров Большой Бегичев (краткий очерк флоры и растительности) // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 11. С. 1543–1559.
- Матвеева Н. В.* Адаптивные особенности растений и структура сообществ Крайнего Севера // Адаптации организмов к условиям Крайнего Севера. Таллинн. 1984. С. 101–107.
- Матвеева Н. В.* Принципы классификации растительности тундровой зоны (на примере Таймыра) // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 56–89.
- [*Матвеева Н. В.*] *Matveyeva N. V.* Changes in tundra vegetation of Taymyr Peninsula under man's impact // Flora. 1988а. Bd 180. S. 1–6.
- [*Матвеева Н. В.*] *Matveyeva N. V.* The horizontal structure of tundra communities // Diversity and pattern in plant community. Hague (Netherlands). 1988б. P. 59–65.
- Матвеева Н. В.* Общие тенденции антропогенных изменений растительности тундровой зоны // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 426–431.
- [*Матвеева Н. В.*] *Matveyeva N. V.* Floristic classification and ecology of tundra vegetation of the Taymyr Peninsula, northern Siberia // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5, N 6. P. 813–838.
- [*Матвеева Н. В.*] *Matveyeva N. V.* Climatic gradient and taxonomical structure of the flora of the Taymyr Peninsula // Global change and Arctic terrestrial ecosystems. Brussels, 1995. P. 237–244. (Ecosystem research report 10).
- Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* О флоре и растительности острова Сибирякова // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 5. С. 616–624.
- Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* Растительность южных тундр на западном Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986а. С. 5–67.
- Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* Флора сосудистых растений окрестностей пос. Кресты // Южные тундры Таймыра. Л., 1986б. С. 101–117.
- Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* Флора сосудистых растений северо-западной части полуострова Таймыр // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 12. С. 1–20
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И.* Полярные пустыни полуострова Таймыр // Ботан. журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 297–312.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И.* Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. 1 // Ботан. журн. 1977. Т. 62. № 7. С. 938–953.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И.* Арктические тундры на северо-востоке полуострова Таймыр. 2. Структура сообществ // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 1. С. 3–15.
- Матвеева Н. В., Чернов Ю. И.* «Оазис» в тундре // Природа. 1992. № 6. С. 42–46.
- Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогоостайская Е. В.* Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973. Вып. 2. С. 7–49.
- Миддендорф А. Т.* Путешествие на северо-восток Сибири. СПб., 1869. Т. 2. 310 с.
- Мильков Ф. Н.* Основные проблемы физической географии. М., 1967. 251 с.
- Мильков Ф. Н.* Природные зоны СССР. М., 1977. 293 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Фитоценология: Принципы и методы. М., 1978. 212 с.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.
- Москаленко Н. Г.* К флоре окрестностей Норильска (северо-запад Средне-Сибирского плато) // Ботан. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 263–272.
- Ниценко А. А.* О понятии фитоценоза и ассоциации как первичных единиц геоботанического исследования // Ботаника. 1968. Вып. 10. С. 25–40.
- Ниценко А. А.* Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л., 1971. 183 с.
- Норин Б. Н.* Что такое лесотундра? // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 1. С. 21–38.
- Норин Б. Н.* О комплексности и мозаичности растительного покрова лесотундры // Проблемы ботаники. Л., 1962. Вып. 6. С. 161–171.

- Норин Б. Н. О синузальном сложении растительного покрова лесотундры // Ботан. журн. 1965. Т. 50. № 6. С. 745–764.
- Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л., 1979. 200 с.
- Норин Б. Н. Флористическая, экологическая и фитоценологическая интерпретация строения растительного покрова // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 3. С. 273–282.
- Паринкина О. М. К микробиологической характеристике некоторых почв Западного Таймыра // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 108–115.
- Паринкина О. М. Изменения характера микробного пейзажа при смене почвенно-ботанических условий в некоторых почвах Таймыра // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973. Вып. 2. С. 77–82.
- Паринкина О. М. К характеристике микрофлоры почв арктических тундр северо-восточной части Таймыра // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 110–117.
- Паринкина О. М. Микроорганизмы в сообществах подзоны южных тундр Таймыра // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 151–168.
- Паринкина О. М. Микрофлора тундровых почв. Л., 1989. 159 с.
- Пармузин Ю. П. Тундролесье СССР. М., 1979. 295 с.
- Перфильева В. И., Тетерина Л. В., Карнов Н. С. Растительный покров тундровой зоны Якутии. Якутск. 1991. 192 с.
- Петровский В. В. О структуре растительных ассоциаций полигональных болот в низовьях р. Лены // Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 10. С. 1500–1509.
- Петровский В. В. Комплексные ассоциации в растительном покрове тундры и лесотундры // Проблемы ботаники. М.: Л., 1962. Вып. 6. С. 172–181.
- Петровский В. В. Сосудистые растения острова Врангеля: (Аналитический обзор). Магадан. 1988. 36 с. (Препринт).
- Петровский В. В., Заславская Т. М. К флоре правобережья р. Колымы близ ее устья // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 5. С. 662–673.
- Пийн Т. Х. Напочвенные лишайники мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979а. С. 61–73.
- Пийн Т. Х. Напочвенные лишайники окрестностей бухты Марии Прончишевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979б. С. 140–143.
- Пийн Т. Х. Напочвенные лишайники и их местообитания на мысе Челюскин // Структура растительности полярных пустынь и болот. Тарту, 1982. С. 22–38. (Учен. зап. Тартуского ун-та. Труды по ботанике. Вып. 590).
- Пийн Т. Х. Флора и распространение напочвенных лишайников южных тундр Таймыра // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллинн, 1984. С. 134–172.
- Пийн Т. Х., Мартин Ю. Л. Флора напочвенных лишайников // Ары-Мас: Природные условия, флора и растительность самого северного лесного массива. Л., 1978. С. 101–123.
- Пийн Т. Х., Трасс Х. Х. Напочвенные лишайники окрестностей Тарей (Западный Таймыр) // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 151–160.
- Пийн Т. Х., Сдобникова Н. В., Паринкина О. М. Начальные стадии зарастания пятен голого грунта в южных тундрах Таймыра // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллинн, 1984. С. 20–49.
- Полозова Т. Г. К биологии и экологии карликовой березки (*Betula nana*) в восточноевропейской лесотундре // Приспособления растений Арктики к условиям среды. М.: Л., 1966. С. 166–225.
- 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.
- Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л., 1978. С. 114–144.
- Полозова Т. Г. Широтные изменения соотношений жизненных форм сосудистых растений на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 154–159.
- Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений подзоны южных тундр на Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 122–134.
- Полозова Т. Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 12. С. 1700–1712.
- Поспелова Е. Б. Флора северной части бассейна реки Логата (центральный Таймыр) // Ботан. журн. 1994а. Т. 79, № 1. С. 14–24.
- Поспелова Е. Б. Флора сосудистых растений юго-восточных предгорий Бырранга (район озера Прончишева) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1994б. Т. 2. С. 75–96.
- Потемкин А. Д. Печеночные мхи полуострова Ямал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 24 с.
- Прокаев В. И. Основы методики физико-географического районирования. Л., 1967. 157 с.

- Пузаченко Ю. Г. Климатическая обусловленность южной границы тундры // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 22–56.
- [Разживин В. Ю.] Razzhivin V. Yu. Showbed vegetation of far northeastern Asia // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. N 6. P. 829–842.
- Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 231 с.
- Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области. Л., 1983. 215 с.
- Раменский Л. Г. Основные особенности растительного покрова // Материалы по организации и культуре кормовой площади. 1924. Т. 12. С. 105–140.
- Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение: (На основании геоботанических исследований в Воронежской губернии). Воронеж. 1925. 37 с. (Отдельный оттиск).
- Раменский Л. Г. Проективный учет и описание растительности. М., 1929. 55 с.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.
- Рапота В. В., Кожевников Ю. П. К флоре юго-восточной части гор Баррынга (Таймыр) // Ботан. журн. 1981. Т. 66. № 4. С. 549–555.
- Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.
- Ребристая О. В. Опыт применения метода конкретных флор в западносибирской Арктике (полуостров Ямал) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 67–90.
- [Ребристая О. В.] Rebristaya O. V. Comparative floristic studies in the Yamal Peninsula // Arctic researches: Advances and Prospects. M., 1990. Pt 2. P. 249–251.
- Ребристая О. В., Полозова Т. Г. Флористические находки на о. Диксон (Западный Таймыр) // Нов. сист. высш. раст. 1975. Т. 12. С. 280–281.
- Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 1. С. 22–35.
- Ребристая О. В., Хитун О. В., Чернядьева И. В. Техногенные нарушения и естественное восстановление растительности в подзоне северных гипоарктических тундр полуострова Ямал // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 3. С. 122–135.
- Романова Е. Н. Некоторые особенности микроклимата субарктических тундр // Тр. Глав. геофиз. обсерватории. 1969. Вып. 248. С. 35–42.
- Романова Е. Н. Микроклимат тундр в районе Таймырского стационара // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 35–44.
- Савич-Любичкая Л. И., Абрамова А. Л. К флоре мхов Таймырского полуострова // Тр. Ботан. ин-та. АН СССР. Сер. II (Споровые растения). 1954. Т. 9. С. 635–648.
- Самбук Ф. В. Краткий очерк растительности Таймыра // Проблемы Арктики. Л., 1937а. № 1. С. 127–153.
- Самбук Ф. В. О классификации растительности тундровой зоны // Сов. ботаника. 1937б. № 2. С. 34–51.
- Самбук Ф. В., Дедов А. А. Подзоны Припечерских тундр // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботаника). 1934. Т. 1. С. 29–52.
- Сафронова И. Н. Сосудистые растения мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 50–60.
- Сафронова И. Н. Флора острова Колгуева // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1538–1547.
- Сафронова И. Н., Соколова М. В. Сравнительная характеристика четырех конкретных гор Бырранга (Таймыр) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 5. С. 718–731.
- Сдобникова Н. В. Почвенные водоросли в южных тундрах Таймыра // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 68–79.
- Седельникова Н. В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 173 с.
- Секретарева Н. А. Выделение ассоциаций кустарниковых ив по флористическим критериям (восток Чукотского полуострова) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 4. С. 498–508.
- Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив лугового типа (восток Чукотского полуострова) // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 3. С. 388–396.
- Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив луговинно-тундрового типа (восток Чукотского полуострова) // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 5. С. 728–739.
- Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив сырых и влажных местообитаний (восток Чукотского полуострова) // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 9. С. 51–643.
- Секретарева Н. А. Тундровые плакорные сообщества на водоразделах в районе верховьев реки Неизвестной (остров Врангеля) // Ботан. журн. (В печати.)
- Серебряков И. Г. Материалы к флоре долины реки Пясины // Учен. зап. Моск. пед. ин-та. 1960. Вып. 57. С. 147–198.
- Словарь общегеографических терминов / Пер. с англ. М., 1975. Т. 1. 407 с.
- Смирнова З. Н. Растительные ассоциации о-ва Колгуева // Ботан. журн. 1938. Т. 23. № 5–6. С. 413–462.
- Соколова М. В. Флора и растительность центральной части гор Бырранга (Западный Таймыр) // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 11. С. 1499–1505.

- Соколова М. В. Опыт количественного сравнения восьми конкретных флор Таймыра // Ботан. журн. 1984а. Т. 69. № 2. С. 211–217.
- Соколова М. В. Количественное сравнение восьми конкретных флор Таймыра по их таксономической структуре (арктическая Средняя Сибирь) // Ботан. журн. 1984б. Т. 69. № 6. С. 840–849.
- Соколова М. В. Сравнение географической структуры конкретных флор Таймыра из тундровой зоны (арктическая Средняя Сибирь) // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1224–1232.
- Сочава В. Б. О пятнистых тундрах Анадырского края // Тр. Поляр. комиссии АН СССР. 1930. Вып. 2. С. 51–68.
- Сочава В. Б. Некоторые основные понятия и термины тундроведения // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т. 16. № 2. С. 125–135.
- Сочава В. Б. Растительные ассоциации Анабарской тундры // Ботан. журн. 1934. Т. 19. № 3. С. 264–304.
- Сочава В. Б. Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли // Современные проблемы географии. М., 1964. С. 167–173.
- Сочава В. Б., Горюшков Б. Н. Арктические пустыни и тундры // Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». М.: 1:4 000 000. М.: Л., 1956. С. 61–138.
- Стебаев И. В. Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1971. 52 с.
- Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л., 1978. 304 с.
- Сукачев В. Н. Растительные сообщества: (Введение в фитоценологию). Л.: М., 1928. 232 с.
- Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовинова Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М., 1957. 123 с.
- Таймыро-Североземельская область. Л., 1970. 373 с.
- Тихомиров Б. А. К характеристике флоры западного побережья Таймыра. Петрозаводск, 1948. 85 с.
- Тихомиров Б. А. Значение мохового покрова в жизни растений Крайнего Севера // Ботан. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 629–638.
- Тихомиров Б. А. Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики // Ботан. журн. 1957. Т. 42. № 1. С. 1691–1717.
- Тихомиров Б. А. Флора района раскопок таймырского мамонта // Растительность Крайнего Севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 122–134.
- Тихомиров Б. А., Полозова Т. Г. Сосудистые растения района таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тарей, Западный Таймыр) // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 161–183.
- Тихомиров Б. А., Штена В. С. К характеристике лесных форпостов в низовьях р. Лены // Ботан. журн. 1956. Т. 41. № 8. С. 1107–1122.
- Тишков А. А. Первичные сукцессии в арктических тундрах западного побережья Шпицбергена (Свалбард) // Изв. АН СССР. 1985. № 3. С. 99–105.
- Тишков А. А. Географические закономерности природных и антропогенных сукцессий: Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. М., 1994. 81 с.
- Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111–124.
- Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра. Ч. 1–3 // Тр. Поляр. комиссии АН СССР. 1932. № 8. С. 5–126. № 13. С. 5–75; 1935. № 25. С. 5–80.
- Толмачев А. И. Основы учения об ареалах. Л., 1962. 100 с.
- Толмачев А. И. Богатство флор как объект сравнительного изучения // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1970. Т. 9. № 2. С. 71–83.
- Толмачев А. И., Пятков П. П. Обзор сосудистых растений острова Диксон // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1930. Вып. 22. С. 147–172.
- 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.
- Тыртиков А. П. Влияние растительного покрова на промерзание и протаивание грунтов. М., 1969. 192 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Пер. с англ. М., 1980. 327 с.
- Уранов А. А. Число видов и площадь // Труды МОИП. 1966. Т. 17. С. 183–204.
- Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 1. С. 251–254.
- Флора Путорана: Материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири. Новосибирск, 1976. 246 с.
- Фридланд В. М. Структура почвенного покрова. М., 1972. 423 с.
- Ходачек Е. А. Растительная масса тундровых фитоценозов западного Таймыра // Ботан. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1059–1073.
- Ходачек Е. А., Соколова М. В. Флора северо-западного побережья Таймыра (мыс Стерлегова) // Ботан. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1267–1278.

- Частухина С. А. Ценотическая роль *Novosieversia glacialis* (Rosaceae) в горных дриадовых куртинных тундрах плато Путорана // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 3. С. 399–403.
- Чернов И. Ю. Синэкологический анализ группировок дрожжей таймырской тундры // Экология. 1985. № 1. С. 54–60.
- Чернов Ю. И. Геозологическая характеристика территории Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973. Вып. 2. С. 187–200.
- 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. Жизнь тундры. М., 1980. 236 с.
- Чернов Ю. И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филоценогенез. М., 1984а. С. 154–174.
- Чернов Ю. И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филоценогенез. М., 1984б. С. 5–23.
- Чернов Ю. И. Среда и сообщества тундровой зоны // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 8–22.
- Чернов Ю. И. Некоторые закономерности преобразования биоты в экстремальных условиях // Всесоюзное совещание «Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях»: Тез. докл. М., 1986. С. 140–141.
- Чернов Ю. И. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 10. С. 1445–1458.
- Чернов Ю. И. Тепловые условия и биота Арктики // Экология. 1989. № 2. С. 49–57.
- Чернов Ю. И. Отряд двукрылых (Insecta, Diptera) в арктической фауне // Зоол. журн. 1995а. Т. 74, вып. 5. С. 68–83.
- [Чернов Ю. И.] Chernov Yu. I. Diversity of the Arctic terrestrial fauna // Arctic and alpine biodiversity. Berlin et al., 1995b. P. 81–95. (Ecol. studies. Vol. 113).
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 166–200.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Таксономический состав арктической флоры и адаптации растений к условиям тундровой зоны // Журн. общ. биологии. 1983. № 2. С. 187–200.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Южные тундры в системе зонального деления // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 194–204.
- [Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.] Chernov Yu. I., Matveyeva N. V. Arctic ecosystems in Russia // Ecosystems of the world. 3: Arctic and alpine tundra. Amsterdam; Oxford; New York, 1997. P. 361–507.
- Чернов Ю. И., Пенев Л. Д. Биологическое разнообразие и климат // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, вып. 5. С. 515–531.
- Чернов Ю. И., Ананьева С. И., Хаюрова Е. П. Комплекс почвообитающих беспозвоночных в пятнистых тундрах Западного Таймыра // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 198–211.
- Чернов Ю. И., Ананьева С. И., Кузьмин Л. Л., Хаюрова Е. П. Некоторые особенности вертикального распределения беспозвоночных в почвах тундровой зоны // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973. Вып. 2. С. 180–186.
- [Чернов Ю. И., Стриганова Б. Р., Ананьева С. И.] Chernov Yu. I., Striganova B. R., Ananjeva S. I. Soil fauna of the polar desert at cape Chelyuskin, Taymyr Peninsula, USSR // Oikos, 1977. Vol. 29. P. 175–179.
- Чернов Ю. И., Стриганова Б. Р., Ананьева С. И., Кузьмин Л. Л. Животный мир полярной пустыни мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Л., 1979. С. 35–49.
- Чернов Ю. И., Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Опыт изучения природы цветковых растений в сообществах Таймыра // ДАН СССР. 1983. Т. 272, № 4. С. 999–1002.
- Чернов Ю. И., Медведев Л. Н., Хрулева О. А. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) в Арктике // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 9. С. 78–95.
- Четырехязычный энциклопедический словарь терминов по физической географии. М., 1980. 703 с.
- Шляков Р. Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск, 1961. 250 с.
- Шляков Р. Н., Константинова Н. А. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты, 1982. 226 с.
- Щербакова Н. И. Развитие структуры растительности зональных сообществ арктических тундр западного Таймыра (устье р. Убойной): Дипл. работа. ЛГУ, Биол.-почв. ф-т, каф. геоботаники и экологии растений. 1989. 36 с.
- Энциклопедический словарь географических терминов. М., 1968. 437 с.
- Южные тундры Таймыра. Л., 1986. 208 с.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.: Л., 1966. 94 с. (Комаровские чтения, XIX).
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята: Проблема истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

- Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 159 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 // 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. Распределение криофитов во флорах Чукотской тундры // Биологические проблемы Севера. IX симпозиум: Тез. докл. 1981. Сыктывкар. Ч. 1. С. 50.
- Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 4. С. 3–22.
- Юрцев Б. А. Проблемы выделения тундрового типа растительности // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 1. С. 30–41.
- [Юрцев Б. А.] Yurisev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Veg. Sci., 1994. Vol. 5, N 6. P. 765–776.
- Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребростая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9–104.
- 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. Вып. 5. Сообщ. 1. С. 111–121; Вып. 6. Сообщ. 2. С. 74–83.
- Ямало-Гыданская область. Л., 1977. С. 309.
- Ярошенко П. Д. Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на летних пастбищах Азербайджанской ССР // Тр. по геоботан. обследованию пастбищ ССР Азербайджана. Сер. С (Работы стационарных пунктов). Баку, 1931. Вып. 3. С. 1–27.
- Ярошенко П. Д. Основы учения о растительном покрове. М., 1950. 218 с.
- Ярошенко П. Д. Горизонтальное расчленение растительных сообществ // Вопросы ботаники. 1960. Вып. 3. С. 101–103.
- Almqvist E. Lichenologiska iakttagelser på Sibiens nordkust. K. Vetensk. Akad. Forhandl. 1879. Bd. 9. S. 29–59.
- Arnell N. H. Die Moose der Vega-Expedition // Ark. Bot. 1918. Bd 15, N 5. S. 1–111.
- Arnell S. Illustrated moss flora of Fennoscandia. 1: *Hepaticae*. Lund, 1979. 314 p.
- Arrhenius O. Species and area // J. Ecol. 1921. Vol. 9, N 1. P. 95–99.
- Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen. 1958. 628 p.
- Barkman J. J. Das systematische Problem der Microgesellschaften innerhalb der Biozönosen // Pflanzensoziologische systematik. Haag, 1968. S. 12–53.
- Barkman J. J. The investigation of vegetation texture and structure. Hague; Boston; London. 1979. P. 125–160.
- Barkman J. J. Biological minimum areas and the island theory // Vakil. Biol. 1984. Bd. 64, N 9. S. 162–167.
- [Barkman J. J.] Баркман Я. Современные представления о непрерывности и дискретности растительного покрова и природе растительных сообществ в фитосоциологической школе Браун-Бланке // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 11. С. 1545–1551.
- [Barkman J. J.] Баркман Я. Концепция ассоциации в фитоценологической школе Браун-Бланке // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 9. С. 1209–1220.
- [Barkman J. J.] Баркман Я. Верность и характерные виды: критическая оценка // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 7. С. 936–949.
- [Barkman J. J.] Баркман Я. Новое в изучении гомогенности и минимум-ареала в фитоценологии // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 4. С. 1–17.
- Barkman J. J., Moravec J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature // Vegetatio. 1976. Vol. 67. P. 145–195; 1986. Vol. 85, N 1–2. P. 85–104.
- Becking R. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. 1957. Vol. 23, N 7. P. 411–488.
- Beshel R. E. The diversity of tundra vegetation // Productivity and conservation in northern circumpolar lands: Proc. Conf. Morges, Switzerland, 1970. P. 85–92. (IUCN Publications. New ser. N 16).
- Billings W. D., Peterson K. M. Vegetational change and ice-wedge polygons through the thaw-lake cycle in Arctic Alaska // Arctic and Alpine Res. 1980. Vol. 12, N 2. P. 413–432.
- Bliss L. C. Tundra, grasslands, herblands and shrublands and the role of herbivores // Geosci. Man. 1975. N 10. P. 51–79.
- Bliss L. C. North American and Scandinavian tundras and polar deserts // Tundra ecosystems: a comparative analysis. IBP 25. Cambridge, 1981. P. 8–24.
- Bliss L. C. Arctic tundra and polar desert biome // North American terrestrial vegetation. New York, 1988. P. 1–32.
- Bliss L. C., Matveeva N. V. Circumpolar arctic vegetation // Arctic ecosystems in a changing climate. San Diego, 1990. P. 59–89.

- Bliss L. C., Svoboda J., Bliss D. I.* Polar deserts, their plant cover and plant production in the Canadian high Arctic // *Hol. Ecol.* 1984. N 71. P. 305–324.
- Böcher T. W.* Phytogeography of Greenland in the light of recent investigation // *North Atlantic biota and their history.* Oxford, 1963. P. 285–295.
- [*Böcher T. W.*] Бёхер Т. Фитогеография Гренландии (обзор и перспективы) // *Арктическая флористическая область.* Л., 1978. С. 127–142.
- Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. 3 ed. Wien: New York, 1964. 865 p.
- Chapin III F. S., Körner Ch.* Patterns, causes, changes, and consequences of biodiversity in arctic and alpine ecosystems // *Arctic and alpine biodiversity.* Berlin et al., 1995. P. 313–320. (*Ecol. studies.* Vol. 113).
- Churchill E., Hanson H.* The concept of climax in arctic and alpine vegetation // *Bot. Rev.* 1958. Vol. 24, N 2–3. P. 127–191.
- Clements F. E.* Plant succession: an analysis of development of vegetation. Washington, 1916. 512 p. (*Carnegie Inst. Publ.* 22).
- Connor E. F., McCoy E. D.* The statistics and biology of the species-area relationships // *Amer. Nat.* 1979. Vol. 113, N 6. P. 791–833.
- Dahl E., Hadač E.* Strandgeschäften der Insel Ostry im Oslofjord // *Nytt. Mag. Naturv.* 1941. N 82. S. 251–312.
- Daniëls F.* Vegetation of the Angmagssalik District, Southeast Greenland, IV. Shrub, dwarf-shrub and terricolous lichens // *Bioscience*, 1982. N 10. P. 3–80. (*Medd. om Grønland*).
- Daniëls F.* Vegetation classification in Greenland // *J. Veg. Sci.* 1994. Vol. 5, N 6. P. 781–790.
- Dierßen K.* Zur Synsystematik nordeuropäischer Vegetationstypen. 1. Alpine Vegetation and floristischverwandte Vegetationseinheiten tieferer Lagen sowie der Arktis // *Ber. R.-Tüxen-Ges.* 1992. Bd. 4. S. 191–226.
- Dietvorst P., Maarel E. van der, Putten H. van der.* A new approach to minimal area of a plant community // *Vegetatio*. 1982. Vol. 50, N 2. P. 77–91.
- Drury W. H.* Patterned ground and vegetation on southern Bytol Island, Northwest territories, Canada // *Gray Herb. Contr.* 1962. Vol. 190. P. 1–111.
- Edlund S.* Bioclimatic zonation in a High Arctic region: central Queen Elizabeth Islands // *Current Researches.* Part A. Geological survey of Canad. 1983. Paper 83-1A. P. 381–390.
- Edlund S., Alt B. T.* Regional congruence of vegetation and summer climate patterns in the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada // *Arctic*. 1989. Vol. 42, N 1. P. 3–23.
- Elvebakk A.* Higher phytosociological syntaxa on Svalbard and their use in subdivision of the Arctic // *Nord. J. Bot.* 1985. N 5. P. 273–284.
- Elvebakk A.* A new method for defining biogeographical zones in the Arctic // *Arctic research: Advances and prospects.* M., 1990. Pt. 2. P. 175–186.
- Elvebakk A.* A survey of plant association and alliances from Svalbard // *J. Veg. Sci.* 1994. Vol. 5, N 6. P. 791–802.
- Giller P. S.* Community structure and the niche. London; 1984. 184 p.
- Holmen K.* The vascular plants of Peary land. A list of species found between Victoria Fiord and Danmark Fjord // *Medd. om Grønland.* 1957. Bd. 24, H. 9. 149 s.
- Jurko A.* Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // *Praha.* 1973. N 45. S. 41–69.
- Kjellman F. G.* Die Phanerogamenflora der Sibirischen Nordküste // *Die Wissenschaftlichen Ergebnisse der Vega-Expedition.* Leipzig, 1883. Bd. 1. S. 94–139.
- Lynge B.* Vascular plants and lichens. The Norwegian north polar expedition with the «Moud» 1918–1925 // *Sci. results.* Bergen, 1929. Vol. 5, N 1. P. 3–15.
- Maarel E. van der.* The Braun-Blanquet approach in perspective // *Vegetatio*. 1975. Vol. 30, N 3. P. 213–219.
- Maarel E. van der.* Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics // *Diversity and dynamics pattern in plant communities.* Hague (Netherlands), 1988. P. 1–14.
- MacArthur R. H.* Pattern of species diversity // *Biol. Rev.* 1965. Vol. 40. P. 510–533.
- MacArthur R. H., Willson E. O.* The theory of island biogeography. Princeton, 1967. 203 p.
- Magguran A. E.* Ecological diversity and its measurement. London; Sydney, 1989. 181 p.
- May R. M.* Patterns of species abundance and diversity // *Ecology and evolution of communities.* Cambridge, 1975. P. 81–120.
- May R. M.* Patterns in multi-species communities // *Theoretical ecology.* Blackwell, 1976. P. 142–162.
- Moravec J.* The determination of the minimal area of phytocoenoses // *Folia Geobot. Phytotax.* 1973. Vol. 8, N 1. P. 23–47.
- Nylander W.* Lichenes Middendorffiani. Enumeravit prof. W. Nylander. Parisiis, 1886. 157 p.
- Ohba T.* Vergleichende Studien über die alpine Vegetation Japans. I. Carici rupestris – Kobresietea bellardii // *Phytocoenologia.* 1974. N 1. S. 339–401.
- Pianka E. R.* Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts // *Am. Nat.* 1966. Vol. 100. P. 33–34.
- Pielou E. C.* Ecological diversity. New York, 1975. 216 p.

- Pohlin N.* The real Arctic: suggestion for its delimitation, subdivision and characterization // *J. Ecol.* 1951. Vol. 39, N 2. P. 308–315.
- Porsild A. E.* Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago. 2 ed. // *Nat. Mus. Canada Bull.* 1964. N 146. 211 p.
- Porsild A. E., Cody W. J.* Vascular plants of continental Northwest Territories, Canada. Ottawa, 1989. 667 p.
- Rannie W. F.* Summer air temperature and number of vascular species in arctic Canada // *Arctic.* 1986. N 39. P. 133–137.
- Sjörs H.* Amphi-atlantic zonation, nemoral to arctic // *North atlantic biota and their history.* Oxford. 1963. 148 p.
- Steere W. C., Inone H.* The *Hepaticae* of Arctic Alaska // *J. Hattori Bot. Lab.* 1978. N 44. P. 15–29.
- Svoboda J., Henry G. H.* Succession in marginal arctic environments // *Arctic and Alpine Res.* 1987. Vol. 19, N 4. P. 373–384.
- Tedrov H. C. F.* Soil investigation in Inglefield Land, Greenland // *Medd. Grønland.* 1970. Bd 188, N 3. P. 5–93.
- Thomson J. W.* Lichens of the Alaskan North Slope. Toronto; Buffalo; London, 1979. 314 p.
- Troll C.* Structure soils, and frost climates of the Earth. U.S. Army snow ice and permafrost research establishment. Corps of Engineers. Illinois, 1958. 110 p.
- Viereck L. A., Dyrness C. T., Batten A. R., Wenzlick K. H.* The Alaska vegetation classification // *Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-286.* Portland, OR, US. 1992. 278 p. (Dept. of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station).
- Walker D. A.* Vegetation and environmental gradients of the Prudhoe Bay region, Alaska // *Hanover.* 1985. 239 p. (US Army Cold Reg. Res. Eng. Lab., CRREL Rep. 85–14).
- Walker M. D.* Programs for vegetation analysis: a user manual: Manuscript. INSTAAR, University of Colorado. Boulder, 1989. 34 p.
- Walker M. D.* Vegetation and floristics of pingos. Central Arctic Coastal Plain, Alaska // *Dissert. Botan.* Berlin–Stuttgart, 1990. Bd 149. 283 S.
- Walker M. D., Daniëls F., Maarel E. van der.* Circumpolar arctic vegetation: Introduction and perspectives // *J. Veg. Sci.* 1994a. Vol. 5, N 6. P. 758–764.
- Walker M. D., Walker D. A., Auerbach N. A.* Plant communities of a tussock tundra landscape in the Brooks Range Foothills, Alaska // *J. Veg. Sci.* 1994b. Vol. 5, N 6. P. 843–866.
- Walter H., Breckle S.-W.* Ecological systems of the geobiosphere. 3. Temperate and polar zoniobiomes of Northern Eurasia. Berlin; Heidelberg, 1989. 579 p.
- Washburn A.* Classification of patterned ground and review of suggested origins // *Geol. Sci. Amer.* 1956. Vol. 67. P. 823–866.
- Webb D. A.* Is the classification of plant communities either possible or desirable? // *Bot. Tidsskr.* 1954. Vol. 51. P. 362–370.
- Wenger M. J. A.* Species-area relationships and plot-size: with some examples from south Africa vegetation // *Bothalia.* 1973. Vol. 10, N 3. P. 583–594.
- Westhoff V., Maarel E. van der.* The Braun-Blanquet approach. 2 ed. // *Classification of plant communities.* Hague, 1978. P. 387–399.
- Whittaker R. H.* Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // *Ecol. Monogr.* 1960. Vol. 30. P. 279–338.
- Whittaker R. H.* Dominance and diversity in land plant communities // *Science.* 1965. N 147. P. 250–260.
- Whittaker R. H.* Communities and ecosystems. New York, 1975. 384 p.
- Whittaker R. H.* Evolution of species diversity in land communities // *Evolution Biology.* 1977. N 10. P. 1–67.
- Wiggins I. L., Thomas J. H.* A flora of the Alaskan Arctic Slope. Toronto, 1962. 425 p.
- Williams C. B.* Area and number of species // *Nature.* 1943. N 152. P. 264–267.
- Young S. B.* The vascular flora of St. Lawrence Island with special reference to floristic zonation in the Arctic regions // *Contrib. Gray Herb.* 1971. Vol. 201. P. 11–115.
- [*Young S. B.*] Янг С. Фитогеография североамериканской Арктики // *Арктическая флористическая область.* Л., 1978. С. 105–126.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 1

Представленность семейств сосудистых растений в конкретных флорах на широтном градиенте Таймыра

Семейство	ЮТ		ТТ											АТ					ПП	Флора	
	АМ	К	Т	С	Р	А	Ш	ЯН	ЯТ	Е	ТК	М	Ш	Д	У	Л	Ст	НТ	М		Ч
<i>Poaceae</i>	33	33	31	21	31	20	26	26	19	21	17	16	6	23	22	18	24	19	15	8	59
<i>Brassicaceae</i>	24	14	25	22	17	24	24	20	22	12	9	16	10	17	16	19	13	16	16	5	42
<i>Cyperaceae</i>	21	21	24	13	14	15	17	8	12	8	9	7	4	8	7	5	8	7	5	2	32
<i>Asteraceae</i>	15	20	21	13	15	11	18	16	15	11	7	7	8	8	10	6	5	7	4	2	32
<i>Caryophyllaceae</i>	14	21	20	14	15	16	16	15	14	10	10	11	10	13	13	10	16	10	11	6	28
<i>Ranunculaceae</i>	18	16	15	14	17	9	11	8	12	13	6	8	5	11	9	6	10	8	7	4	25
<i>Rosaceae</i>	10	8	12	9	10	3	7	6	8	6	4	3	3	5	3	3	3	5	3	3	19
<i>Scrophulariaceae</i>	11	14	10	7	7	7	9	8	8	4	6	3	6	5	5	3	4	4	4	1	18
<i>Saxifragaceae</i>	12	10	13	14	13	11	13	14	14	13	14	13	12	13	14	14	14	14	14	10	16
<i>Salicaceae</i>	12	11	7	5	5	6	10	5	6	5	5	4	3	5	3	4	3	3	3	3	14
<i>Polygonaceae</i>	7	10	9	5	6	5	4	4	7	6	5	3	2	4	4	4	3	2	2	2	12
<i>Juncaceae</i>	9	8	6	6	6	5	5	3	4	5	5	3	3	4	4	3	3	3	3	3	11
<i>Papaveraceae</i>	3	3	3	1	2	4	5	3	3	1	2	1	1	1	1	5	2	3	2	8	
<i>Boraginaceae</i>	4	2	3	2	2	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	6
<i>Primulaceae</i>	1	1	3	3	4	2	3	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	1	1	4
<i>Fabaceae</i>	8	6	11	7	5	8	12	7	7	4	6	4	4	3	2	1	1	1	2	16	
<i>Liliaceae</i>	3	4	3	2	2	2	5	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	5	
<i>Valerianaceae</i>	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Polemoniaceae</i>	2	2	2	2	1	-	2	1	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	3	3
<i>Onagraceae</i>	4	4	2	3	2	2	2	2	2	2	-	1	1	1	-	1	-	1	5	5	
<i>Equisetaceae</i>	2	4	2	2	2	2	2	1	2	1	-	2	-	1	1	2	1	1	4	4	
<i>Crassulaceae</i>	-	1	-	1	1	-	1	1	-	1	1	-	-	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Lycopodiaceae</i>	1	2	1	1	1	-	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2
<i>Apiaceae</i>	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	-	-	-	1	1	1	1	1	3	3	3
<i>Hippuridaceae</i>	1	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	1
<i>Ericaceae</i>	9	7	5	5	3	3	6	1	4	2	2	2	1	2	-	-	-	-	9	9	9
<i>Pyrolaceae</i>	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	3	3	3
<i>Plumbaginaceae</i>	1	1	1	1	1	-	1	1	1	-	1	1	1	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Betulaceae</i>	2	1	1	1	1	-	2	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	3
<i>Aspleniaceae</i>	-	-	-	2	-	2	4	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	4	4	4
<i>Campulaceae</i>	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Lentibulariaceae</i>	1	1	-	-	1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2
<i>Lamiaceae</i>	-	1	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Parnassiaceae</i>	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Empetraceae</i>	1	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2
<i>Rubiaceae</i>	-	2	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	3
<i>Violaceae</i>	-	2	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2
<i>Orchidaceae</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Gentianaceae</i>	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Potamogetonaceae</i>	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2
<i>Portulacaceae</i>	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Pinaceae</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2
<i>Sparganiaceae</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Grossulariaceae</i>	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2
<i>Juncaginaceae</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Lemnaceae</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Diapensiaceae</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Menyanthaceae</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Adoxaceae</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Geraniaceae</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Callirichaceae</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
Всего: в КФ	42	43	35	30	33	27	32	28	27	29	24	23	23	25	25	22	22	19	17	15	51
в подзоне	51	-	-	-	-	-	-	42	-	-	-	-	-	-	-	-	27	-	-	15	-

Примечание: Здесь и в табл. 2-9 прочерк означает отсутствие таксона.

Представленность родов сосудистых растений в конкретных флорах
на широтном градиенте Таймыра

Род	Южные тундры		Типичные тундры						Арктические тундры			ПП		Флора
	АМ	К	Т	С	Р	Ш	Е	ТК	Д	У	МП	Ч		
<i>Draba</i>	15	6	13	9	9	11	7	7	9	8	10	5	24	
<i>Carex</i>	15	15	17	10	9	5	4	4	4	4	2	1	23	
<i>Ranunculus</i>	12	12	11	13	12	8	11	4	10	8	6	3	15	
<i>Salix</i>	12	11	7	5	5	10	5	5	5	3	3	3	14	
<i>Saxifraga</i>	10	9	12	13	12	1	12	13	12	13	13	10	14	
<i>Poa</i>	7	6	6	4	5	5	2	3	2	2	2	3	11	
<i>Potentilla</i>	3	3	4	3	4	2	1	1	1	1	1	1	10	
<i>Papaver</i>	3	3	3	1	2	5	1	2	2	2	3	2	8	
<i>Eriophorum</i>	5	6	5	4	4	4	4	4	3	5	3	1	7	
<i>Cerastium</i>	4	4	4	3	3	2	3	2	3	3	2	2	6	
<i>Luzula</i>	4	3	3	3	3	2	3	2	2	2	2	2	6	
<i>Minuartia</i>	5	5	5	4	4	5	4	3	4	4	2	1	6	
<i>Stellaria</i>	3	4	5	2	4	3	3	2	4	4	4	2	6	
<i>Deschampsia</i>	2	4	3	1	2	—	2	1	2	2	2	1	5	
<i>Juncus</i>	5	5	3	2	2	3	2	2	1	1	1	1	5	
<i>Polygonum</i>	3	4	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	5	
<i>Rumex</i>	4	5	5	3	3	2	3	2	2	2	1	1	5	
<i>Cardamine</i>	2	3	2	3	3	2	2	1	2	2	2	1	4	
<i>Androsace</i>	1	1	3	3	3	3	1	2	1	2	1	1	3	
<i>Dryas</i>	2	2	3	2	1	1	1	1	2	1	1	1	3	
<i>Gastrolychnis</i>	2	3	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	3	
<i>Alopecurus</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	
<i>Arctagrostis</i>	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	2	
<i>Caltha</i>	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	
<i>Cochlearia</i>	2	—	2	1	2	2	2	—	2	2	2	2	2	
<i>Dupontia</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	2	2	1	1	2	
<i>Eritrichium</i>	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	
<i>Myosotis</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	
<i>Phippsia</i>	1	2	2	2	2	—	2	1	2	2	2	1	2	
<i>Lagotis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Oxyria</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Parrya</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Valeriana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Pedicularis</i>	9	11	9	6	6	7	3	5	4	4	2		14	
<i>Taraxacum</i>	3	8	6	2	4	2	2	1	2	1	2		11	
<i>Oxytropis</i>	3	2	5	3	2	2	2	1	2	—	1		8	
<i>Puccinellia</i>	—	1	1	—	3	—	2	—	3	3	1		7	
<i>Astragalus</i>	3	3	4	3	2	5	2	2	1	2	1		5	
<i>Festuca</i>	3	4	3	3	3	4	3	2	3	2	2		5	
<i>Senecio</i>	1	2	4	3	2	3	3	3	2	2	1		4	
<i>Chrysosplenium</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		2	
<i>Hierochloë</i>	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1	1		2	
<i>Nardosmia</i>	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1		2	
<i>Sagina</i>	1	2	1	1	1	—	1	1	1	1	1		2	
<i>Saussurea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	—	1		2	
<i>Arctophila</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	
<i>Eutrema</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	

Таблица 2 (продолжение)

Род	Южные тундры		Типичные тундры						Арктические тундры			ПП	Флора
	АМ	К	Т	С	Р	Ш	Е	ГК	Д	У	МП	Ч	
<i>Lloydia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1
<i>Rhodiola</i>	-	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1		1
<i>Artemisia</i>	3	2	2	2	1	2	1	2	1	2			5
<i>Trisetum</i>	5	2	2	1	2	2	1	1	1	1			5
<i>Equisetum</i>	2	4	2	2	2	2	1	2	1	1			4
<i>Epilobium</i>	3	2	2	2	2	1	2	1	1	1			3
<i>Calamagrostis</i>	3	2	2	1	2	1	1	1	1	1			3
<i>Polemonium</i>	2	2	2	2	2	1	-	1	-	1			3
<i>Erigeron</i>	1	1	1	1	1	2	-	-	-	1			2
<i>Vaccinium</i>	2	2	2	2	2	2	2	-	-	1	2		2
<i>Arabis</i>	1	1	1	1	1	1	1	-	-	1			1
<i>Chamaerion</i>	1	2	-	1	1	1	1	1	-	1			2
<i>Hippuris</i>	1	1	1	1	1	-	1	-	-	1			1
<i>Pachypleurum</i>	1	1	1	1	1	1	1	-	1	1			1
<i>Zerna</i>	1	1	1	1	-	1	-	-	-	1			1
<i>Koeleria</i>	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1			1
<i>Koenigia</i>	-	1	1	-	1	-	1	-	1				1
<i>Thalictrum</i>	-	1	1	1	1	1	1	-	1				1
<i>Tripleurospermum</i>	1	1	1	-	1	-	1	-	1				1
<i>Hedysarum</i>	2	1	2	1	1	1	1	1	1				2
<i>Lycopodium</i>	1	2	1	1	1	1	1	1	1				2
<i>Arnica</i>	1	1	1	-	1	1	1	1	1				1
<i>Batrachium</i>	1	1	1	-	1	-	-	1					1
<i>Cassiope</i>	1	1	1	1	1	1	-	1					1
<i>Silene</i>	1	1	1	1	1	1	-	1					1
<i>Veratrum</i>	-	1	-	-	-	1	-	1					1
<i>Rubus</i>	2	1	1	1	1	1	1						2
<i>Viola</i>	-	2	-	-	1	-	1						2
<i>Allium</i>	-	1	1	-	1	1	1						1
<i>Campanula</i>	-	1	1	-	-	-	1						1
<i>Comarum</i>	1	1	1	1	1	1	1						1
<i>Pyrola</i>	1	1	1	1	1	1	1						1
<i>Sanguisorba</i>	1	1	1	-	1	-	1						1
<i>Tanacetum</i>	1	1	1	1	1	1	1						1
<i>Elymus</i>	3	1	1	-	1	1							4
<i>Betula</i>	1	1	1	1	1	1							2
<i>Castilleja</i>	-	1	-	-	-	1							2
<i>Delphinium</i>	1	1	1	1	1	1							2
<i>Empetrum</i>	1	1	-	-	1	1							2
<i>Ledum</i>	2	1	1	1	1	1							2
<i>Kobresia</i>	1	-	2	-	-	1							2
<i>Pinguicula</i>	2	1	1	-	-	1							2
<i>Tofieldia</i>	2	1	1	-	-	2							2
<i>Trollius</i>	2	1	-	-	1	1							2
<i>Alnaster</i>	1	1	-	-	-	1							1
<i>Antennaria</i>	1	1	1	1	1	1							1
<i>Arctous</i>	1	1	-	-	-	1							1
<i>Armeria</i>	1	1	1	1	-	1							1
<i>Descurainia</i>	1	1	1	1	-	1							1
<i>Dianthus</i>	-	1	-	1	-	1							1
<i>Lychnis</i>	1	-	1	-	-	1							1

Таблица 2 (продолжение)

Род	Южные тундры		Типичные тундры						Арктические тундры			ПП	Флора	
	АМ	К	Т	С	Р	Ш	Е	ТК	Д	У	МП	Ч		
<i>Orthilia</i>	1	1	1	1	1	1								1
<i>Parnassia</i>	1	1	-	-	-	1								1
<i>Thymus</i>	-	1	1	-	-	1								1
<i>Galium</i>	-	2	1	-	1									3
<i>Andromeda</i>	1	1	1	1										1
<i>Claytonia</i>	-	1	1											1
<i>Comastoma</i>	1	-	1											1
<i>Corallorhiza</i>	1	1	1											1
<i>Potamogeton</i>	2	-	1											2
<i>Larix</i>	1	1												2
<i>Arenaria</i>	1	1												1
<i>Oxycoccus</i>	1	1												1
<i>Ribes</i>	1	1												1
<i>Sparganium</i>	1	1												1
<i>Adoxa</i>	1													1
<i>Diapensia</i>	1													1
<i>Lemna</i>	1													1
<i>Leymus</i>	1													1
<i>Menyanthes</i>	1													1
<i>Rosa</i>	1													1
<i>Triglochin</i>	1													1
<i>Vicia</i>	1													1
<i>Angelica</i>	-	1												1
<i>Geranium</i>	-	1												1
<i>Callitriche</i>	-	1												1
<i>Chamaedaphne</i>	-	1												1
<i>Lerchenfeldia</i>	-	1												1
<i>Phlojodicarpus</i>	-	1												1
<i>Rorippa</i>	-	1												1
<i>Trisetokoeleria</i>	-	1												1
<i>Veronica</i>	-	1												1
<i>Novosieversia</i>	-	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Braya</i>	-	-	1	1	-	1	-	-	1	1				2
<i>Alyssum</i>	-	-	1	-	-	1								1
<i>Dendranthema</i>	-	-	1	-	-	1								1
<i>Erysimum</i>	-	-	1	-	1	1								1
<i>Lesquerella</i>	-	-	1											1
<i>Thlaspi</i>	-	-	1	-	-	1								1
<i>Pleuropogon</i>	-	-	-	1	1	-		1	1	1	1	1		1
<i>Corthusa</i>	-	-	-	-	1	-		1						1
<i>Cystopteris</i>	-	-	-	-	1	2								1
<i>Dryopteris</i>	-	-	-	-	1	1								1
<i>Woodsia</i>	-	-	-	-	1	1								1
<i>Oxygraphis</i>	-	-	-	-	-	-		-	1					1
Всего родов:														
в КФ	107	117	103	82	95	99	77	65	63	63	51	34		
в подзоне	129				120						71	34		142

Представленность семейств листостебельных мхов в конкретных флорах
на широтном градиенте Таймыра

Семейство	ЮТ		ТТ		АТ			ШШ	Флора	
	АМ	К	Т	Р	Д	У	МП	Ч		
<i>Amlystegiaceae</i>	23	24	24	16	12	18	12	10	29	
<i>Dicranaceae</i>	16	12	10	6	6	11	5	10	25	
<i>Pottiaceae</i>	9	10	16	>4	2	12	7	7	20	
<i>Bryaceae</i>	8	10	7	>3	9	11	3	5	19	
<i>Hypnaceae</i>	8	12	9	7	2	5	4	5	17	
<i>Polytrichaceae</i>	8	12	9	5	5	11	7	3	14	
<i>Brachytheciaceae</i>	7	4	6	5	1	4	2	3	7	
<i>Ditrichaceae</i>	5	4	5	6	2	5	2	5	6	
<i>Encalyptaceae</i>	—	4	5	3	2	3	1	3	6	
<i>Grimmiaceae</i>	2	2	5	2	2	8	4	7	8	
<i>Thuidiaceae</i>	5	4	4	3	1	2	2	2	6	
<i>Bartramiaceae</i>	3	3	4	5	3	4	4	3	5	
<i>Aulacomniaceae</i>	3	3	3	2	2	2	2	1	3	
<i>Hypnocomiaceae</i>	3	2	1	1	1	1	1	1	3	
<i>Plagiotheciaceae</i>	2	3	—	—	1	1	—	1	4	
<i>Timmiaceae</i>	—	2	2	1	1	2	1	2	2	
<i>Theliaceae</i>	2	2	2	2	1	2	1	2	2	
<i>Sphagnaceae</i>	14	14	17	8	10	10	2		20	
<i>Mniaceae</i>	8	15	11	10	4	7	2		16	
<i>Splachnaceae</i>	3	2	4	2	4	3	2		6	
<i>Funariaceae</i>	—	1	1	—	1	1	1		2	
<i>Meesiaceae</i>	4	4	4	3	1	2			4	
<i>Rhytidiaceae</i>	1	1	1	1	1	2			2	
<i>Orthotrichaceae</i>	1	1	1	—	—	1			2	
<i>Fissidentaceae</i>	2	2	—	1	—	1			2	
<i>Catoscopiaceae</i>	1	1	1						1	
<i>Climaciaceae</i>	—	1							1	
<i>Seligeriaceae</i>	—	—	1	—	—	3	—	2	3	
<i>Leskeaceae</i>	—	—	1						1	
<i>Entodontaceae</i>	—	—	—	1					1	
<i>Andreaeaceae</i>	—	—	—	—	1	1	—	1	1	
Всего семейств:										
в КФ	23	26	25	22	23	27	21	19	31	
в подзоне	26		28			27		19		

Представленность родов листостебельных мхов в конкретных флорах
на широтном градиенте Таймыра

Род	ЮГ		ТТ		АТ			ПП	Флора
	АМ	К	Т	Р	Д	У	МП	Ч	
<i>Dicranum</i>	8	7	7	3	3	5	3	4	11
<i>Bryum</i>	3	2	3	3	4	2	1	2	10
<i>Drepanocladus</i>	8	9	10	7	5	6	5	5	10
<i>Hypnum</i>	6	6	6	5	5	6	2	2	10
<i>Pohlia</i>	4	7	3	2	3	7	3	2	7
<i>Calliergon</i>	5	5	4	3	3	3	2	1	6
<i>Polytrichum</i>	6	6	6	4	4	6	5	2	6
<i>Schistidium</i>	—	—	3	—	2	4	2	2	5
<i>Brachythecium</i>	4	2	3	2	1	1	1	1	4
<i>Desmatodon</i>	2	1	1	—	—	3	2	1	4
<i>Encalypta</i>	—	4	4	2	2	3	1	3	4
<i>Aulacomnium</i>	2	2	3	2	2	2	2	1	3
<i>Campyllum</i>	3	3	2	3	2	2	2	3	3
<i>Didymodon</i>	—	2	3	—	—	2	—	1	3
<i>Distichium</i>	2	2	2	3	1	3	1	2	3
<i>Oncophorus</i>	2	2	2	2	1	3	2	3	3
<i>Orthothecium</i>	2	2	2	1	1	3	1	2	3
<i>Tortula</i>	2	2	2	2	—	2	2	2	3
<i>Myurella</i>	2	2	2	1	1	2	1	2	2
<i>Timmia</i>	2	2	2	2	—	2	1	1	2
<i>Bartramia</i>	1	1	2	2	1	1	1	1	2
<i>Racomitrium</i>	2	2	2	2	2	4	2	2	4
<i>Tortella</i>	2	2	2	2	1	2	—	1	2
<i>Trichostomum</i>	1	1	2	—	—	1	1	2	2
<i>Bryoerythrophyllum</i>	1	1	1	—	—	1	1	1	1
<i>Ditrichum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ceratodon</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Tomenthypnum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Eurhynchium</i>	1	1	1	1	—	1	1	1	1
<i>Cirriphyllum</i>	—	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Conostomum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dicranoweisia</i>	—	1	—	—	1	1	—	1	1
<i>Hylocomium</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Saelania</i>	—	1	1	1	—	—	—	1	1
<i>Philonotis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sphagnum</i>	14	14	17	7	10	10	2		20
<i>Rhizomnium</i>	3	2	1	—	—	2	1		4
<i>Cinclidium</i>	3	2	3	3	2	3	1		3
<i>Psilopilum</i>	1	1	2	—	1	1	2		2
<i>Tetraplodon</i>	1	1	1	—	2	1	1		2
<i>Scorpidium</i>	2	2	2	—	1	1	1		2
<i>Aplodon</i>	1	1	1	—	1	1	1		1
<i>Funaria</i>	1	1	1	—	1	1	1		1
<i>Anisothecium</i>	1	—	—	1	—	1	—		1
<i>Meesia</i>	3	3	3	2	1	2	—		3
<i>Mnium</i>	3	—	3	2	2	1	—		4
<i>Plagiothecium</i>	2	3	—	—	—	1	—		3
<i>Pogonatum</i>	1	2	—	—	—	2	—		2
<i>Thuidium</i>	1	3	2	3	1	1	—		3
<i>Splachnum</i>	—	—	2	—	1	1	—		2
<i>Fissidens</i>	2	2	—	1	—	1	—		2
<i>Plagiomnium</i>	2	2	2	—	1	1	—		2
<i>Dicranella</i>	1	1	1	1	1	1	—		1

Таблица 4 (продолжение)

Род	ЮТ		ТТ		АТ			ПП		Флора
	АМ	К	Т	Р	Д	У	МП	Ч		
<i>Cratoneuron</i>	1	-	1	-	-	1			1	
<i>Isopterygium</i>	1	1	-	-	-	1			1	
<i>Leptobryum</i>	1	1	1	-	-	1			1	
<i>Rhytidium</i>	1	1	1	1	1	1			1	
<i>Orthotrichum</i>	1	1	1	-	1				1	
<i>Cyrtomnium</i>	2	1	2	-	1				2	
<i>Aloina</i>	1	1	1						1	
<i>Catoscopium</i>	1	1	1						1	
<i>Paludella</i>	1	1	1						1	
<i>Loeskypnum</i>	1	1							1	
<i>Pleurozium</i>	1	1							1	
<i>Pseudobryum</i>	1	1							1	
<i>Cynodontium</i>	2								2	
<i>Amblystegium</i>	1								1	
<i>Cnestrum</i>	1								1	
<i>Helodium</i>	1								1	
<i>Platydictya</i>	1								1	
<i>Tayloria</i>	1								1	
<i>Climacium</i>	-	1							1	
<i>Campylopus</i>	-	1							1	
<i>Dichodontium</i>	-	1							1	
<i>Ptilium</i>	-	1							1	
<i>Lyellia</i>	-	1							1	
<i>Rhytidiadelphus</i>	-	1							1	
<i>Bryobrittonia</i>	-	-	1	1					1	
<i>Campylophyllum</i>	-	-	1						1	
<i>Ctenidium</i>	-	-	1						1	
<i>Gymnostomum</i>	-	-	1						1	
<i>Leskeella</i>	-	-	1						1	
<i>Oxystegus</i>	-	-	1						1	
<i>Pterygoneurum</i>	-	-	1						1	
<i>Stegonia</i>	-	-	1	-	-	1	1		1	
<i>Seligeria</i>	-	-	1	-	-	2	-	1	2	
<i>Hygrohypnum</i>	-	-	-	1	-	2	-	1	2	
<i>Entodon</i>	-	-	-	1					1	
<i>Andreaea</i>	-	-	-	-	1	1	-	1	1	
<i>Oligotrichum</i>	-	-	-	-	-	-	1		1	
<i>Plagiobryum</i>	-	-	-	-	-	-	1		1	
<i>Amphidium</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1	
<i>Arctoa</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1	
<i>Blindia</i>								1	1	
<i>Kiaeria</i>								1	1	
Всего родов:										
в КФ	64	66	65	51	47	62	44	40		
в подзоне	75		70			64		40	95	

Представленность семейств печеночных мхов
на широтном градиенте Таймыра

Семейство	ЮТ		ТТ						ЛТ				ГП	Флора	
	АМ	К	Т	С	Р	КТ	ТК	Ож	Д	У	МП	В			Ч
<i>Lophozia</i>	19	23	25	17	24	15	16	21	24	16	15	10	12	43	
<i>Scapania</i>	6	9	6	-	13	8	6	1	13	7	7	2	9	22	
<i>Jungermannia</i>	1	3	4	2	7	1	1	1	4	3	4	-	1	11	
<i>Cephalozia</i>	1	2	3	2	4	1	2	1	2	3	1	1	1	8	
<i>Gymnomitria</i>	1	1	-	1	2	4	2	1	3	2	2	1	2	4	
<i>Aneura</i>	1	1	1	-	1	-	-	-	1	1	-	-	1	1	
<i>Trichocolea</i>	1	2	2	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	2	
<i>Ptilidia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Anthelia</i>	-	1	2	-	1	1	1	-	1	1	1	-	1	2	
<i>Plagiochila</i>	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Radula</i>	1	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	1	1	1	
<i>Frullania</i>	-	1	1	-	-	-	1	-	1	-	1	-	1	1	
<i>Marchantia</i>	3	2	1	-	2	1	-	-	2	2	2	1	-	4	
<i>Cephalozia</i>	5	5	6	3	4	2	4	1	4	3	2			11	
<i>Geocalycaceae</i>	1	2	1	1	2	1	-	-	1	1	1			3	
<i>Clevea</i>	1	2	-	2	-	1	-	-	2	2	3			3	
<i>Arnella</i>	1	1	-	2	-	1	-	-	2	2	3			3	
<i>Pallavicinia</i>	-	-	-	1	1	-	-	-	1					2	
<i>Aytonia</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	2					2	
<i>Herberta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1					1	
<i>Blasia</i>	-	1	-	1										1	
<i>Riccia</i>	-	1	-	1										1	
<i>Pellia</i>	-	-	2											2	
<i>Calypogeia</i>	2													2	
Всего семейств:															
в КФ	16	18	15	14	16	12	13	9	20	15	15	10	13		
в подзоне	20				22					20			13	24	

**Представленность родов печеночных мхов
на широтном градиенте Таймыра**

Род	ЮТ		ТТ						АГ				ПП	Флора
	АМ	К	Т	С	Р	Ож	КТ	ТК	Д	У	МП	В	Ч	
<i>Scapania</i>	6	9	6	3	14	1	8	8	12	7	6	2	9	21
<i>Lophozia</i>	8	7	7	7	11	6	7	7	7	8	6	2	2	15
<i>Barbilophozia</i>	4	5	5	3	5	3	4	3	7	3	3	3	2	9
<i>Cephaloziella</i>	2	2	4	2	4	1	2	2	2	3	1	1	1	8
<i>Leiocolea</i>	2	3	5	3	4	1	-	-	1	3	2	1	3	6
<i>Tritomaria</i>	2	4	2	2	1	4	3	3	3	3	1	2	3	5
<i>Sphenolobus</i>	2	2	3	1	1	3	1	1	2	1	1	1	1	4
<i>Tetralophozia</i>	-	1	-	-	-	1	1	1	1	-	1	1	1	1
<i>Gymnomitrium</i>	1	1	-	1	1	-	2	2	2	2	2	1	2	2
<i>Odontoschisma</i>	1	1	2	1	1	-	-	1	1	-	1	1	1	2
<i>Aneura</i>	1	1	1	-	1	-	-	-	1	1	-	-	1	1
<i>Anthelia</i>	-	1	2	-	1	-	1	1	1	1	1	-	1	1
<i>Arnellia</i>	1	1	1	1	1	-	-	-	-	1	1	-	1	1
<i>Blepharostoma</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Frullania</i>	-	1	1	-	-	-	-	1	1	-	1	-	1	1
<i>Mesoptichia</i>	1	1	1	1	1	1	-	-	1	1	1	1	1	1
<i>Ptilidium</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Radula</i>	1	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1	1	1
<i>Marchantia</i>	2	1	1	-	1	-	1	-	1	1	1	1	1	4
<i>Plagiochila</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Jungermannia</i>	-	2	1	-	3	-	-	-	-	-	-	1	-	7
<i>Chiloscyphus</i>	1	2	1	1	1	-	1	-	1	1	1	-	-	2
<i>Nardia</i>	-	-	1	1	1	-	1	-	1	1	1	-	-	2
<i>Athalamia</i>	-	-	-	1	-	-	1	-	1	1	1	-	-	1
<i>Peltolepis</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Pleurocladula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
<i>Preissia</i>	1	1	-	-	1	-	-	-	1	1	1	-	-	1
<i>Sauteria</i>	-	-	1	-	1	-	-	-	1	1	1	-	-	1
<i>Cephalozia</i>	3	3	4	1	3	1	2	1	3	3	-	-	-	7
<i>Gymnocolea</i>	1	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	2
<i>Asterella</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-	-	-	2
<i>Diplophyllum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>Moerkia</i>	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>Prasanthus</i>	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	1
<i>Herbertus</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Marsupella</i>	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	2
<i>Mylia</i>	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Blasia</i>	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Cryptocolea</i>	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Lophocolea</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Riccia</i>	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Pellia</i>	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Calypogeia</i>	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Pseudolepicolea</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Cladopodiella</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Всего родов:														
в КФ	23	26	26	20	30	16	19	18	29	24	25	17	18	
в подзоне	32				42					34				45

**Представленность семейств напочвенных лишайников в конкретных флорах
на широтном градиенте Таймыра**

Семейство	ЮТ		ТТ					АТ			ПП	Флора
	АМ	К	Т	С	Р	Е	ТК	Д	У	МП	Ч	
<i>Lecideaceae</i>	24	46	19	5	23	4	12	33	5	30	19	72
<i>Cladoniaceae</i>	27	31	5	28	5	11	17	27	9	18	11	44
<i>Parmeliaceae</i>	19	23	31	4	21	11	17	25	7	19	17	34
<i>Pertusariaceae</i>	18	21	15	4	14	1	12	20	4	20	14	27
<i>Peltigeraceae</i>	16	16	18	4	19	4	10	19	6	15	8	25
<i>Verrucariaceae</i>	5	8	5	1	5	1	3	10	1	5	10	18
<i>Physciaceae</i>	11	12	9	2	4	4	4	12	3	12	5	15
<i>Theloschistaceae</i>	7	4	7	-	2	-	5	8	3	8	3	14
<i>Baeomycetaceae</i>	6	8	3	2	4	1	4	3	1	6	1	11
<i>Collemaaceae</i>	4	2	3	-	1	-	2	3	1	6	3	6
<i>Lecanoraceae</i>	3	3	3	1	3	1	3	4	2	5	1	6
<i>Stereocaulonaceae</i>	5	4	1	1	3	1	1	5	1	2	2	6
<i>Arthrorhaphidaceae</i>	2	3	3	-	1	1	1	4	1	2	2	4
<i>Lichenes imperfecti</i>	3	-	1	-	1	1	2	2	-	1	3	4
<i>Pannariaceae</i>	3	4	3	1	3	-	1	4	1	3	4	4
<i>Candelariaceae</i>	3	2	1	1	-	1	-	1	-	1	1	3
<i>Hypogyniaceae</i>	2	2	2	1	2	-	1	2	1	3	1	3
<i>Siphulaceae</i>	2	2	2	1	2	1	1	2	1	2	3	3
<i>Arctomiaceae</i>	2	2	1	-	2	-	1	2	-	1	1	2
<i>Lichinaceae</i>	2	1	-	-	-	-	2	2	-	-	1	2
<i>Nephromataceae</i>	2	2	2	1	2	2	1	2	1	1	1	2
<i>Sphaerophoraceae</i>	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	2
<i>Thrombiaceae</i>	1	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	2
<i>Hymeneliaceae</i>	1	1	1	-	-	-	1	1	1	1	1	1
<i>Trapeliaceae</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
?	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Gyalectaceae</i>	3	2	1	-	-	-	1	1	-	3		4
<i>Lobariaceae</i>	-	2	2	-	2	2	2	2	2	3		4
<i>Rhizocarpaceae</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	1		1
<i>Acarosporaceae</i>	2	1	1	1	1	-	1	1	1			2
<i>Tricholomataceae</i>	-	1	-	-	1	-	1					1
<i>Ostropaceae</i>	-	1	-	-	1							2
Всего семейств:												
в КФ	28	29	26	18	24	17	25	28	20	27	26	
в подзоне	31			29					29		26	32

Представленность родов папочвенных лишайников в конкретных флорах
на широтном градиенте Таймыра

Род	ЮТ		ТТ					АТ			ПП	Флора
	АМ	К	Т	С	Р	Е	ТК	Д	У	МП	Ч	
<i>Cladonia</i>	23	27	18	4	26	11	14	26	8	17	9	41
<i>Lecidea</i> s.l.	8	21	7		11	1	1	13	1	8	4	25
<i>Peltigera</i>	11	12	14	1	14	3	7	13	4	11	5	19
<i>Pertusaria</i>	10	14	8	2	7	—	8	13	1	11	6	16
<i>Cetraria</i>	8	11	7	1	11	4	7	12	2	7	9	16
<i>Bacidia</i>	—	3	6	3	—	4	1	4	1	2	6	11
<i>Caloplaca</i>	6	4	6	—	4	—	3	6	2	6	3	11
<i>Leptogium</i>	5	5	5	—	3	—	1	5	1	3	2	11
<i>Polyblastia</i>	1	5	1	—	3	—	—	6	1	2	7	11
<i>Toninia</i>	2	4	5	1	2	1	3	4	1	4	4	11
<i>Baeomyces</i>	5	7	3	2	4	—	4	4	—	6	1	9
<i>Ochrolechia</i>	—	4	5	2	4	1	3	4	2	6	5	8
<i>Collema</i>	5	2	2	—	1	2	—	5	—	6	4	6
<i>Lecanora</i>	3	3	3	—	1	—	2	4	—	4	1	6
<i>Rinodina</i>	5	6	4	1	4	3	3	6	2	6	3	6
<i>Stereocaulon</i>	5	4	2	—	3	—	—	5	—	2	2	6
<i>Dactylina</i>	2	3	3	1	2	2	1	3	1	2	3	5
<i>Parmelia</i>	2	4	2	1	3	1	2	3	1	3	1	5
<i>Solorina</i>	4	3	4	3	4	1	2	5	2	4	3	5
<i>Buellia</i>	2	2	2	—	—	—	—	2	—	2	1	4
<i>Cladina</i>	4	3	3	1	2	2	1	2	—	2	2	4
<i>Lepraria</i>	3	—	1	—	1	1	2	2	—	1	3	4
<i>Arthrorhaphis</i>	3	3	2	—	1	1	—	3	1	2	2	3
<i>Candelariella</i>	3	2	1	1	—	1	—	1	—	1	1	3
<i>Hypogymnia</i>	2	2	2	—	2	—	1	2	1	3	1	3
<i>Lopadium</i>	2	3	2	2	2	1	1	2	1	2	2	>3
<i>Mycoblastus</i>	1	2	1	—	1	—	1	1	—	1	1	3
<i>Placidopsis</i>	2	1	1	—	1	—	—	2	—	1	1	3
<i>Alectoria</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Arctomia</i>	2	2	1	—	2	—	2	2	—	1	1	2
<i>Bryocaulon</i>	1	2	2	—	1	1	1	2	1	1	1	2
<i>Leciophysma</i>	2	1	—	—	1	—	—	1	—	1	1	2
<i>Micarea</i>	1	1	1	—	1	—	1	1	1	1	1	2
<i>Microglæna</i>	1	—	1	—	—	—	—	1	—	1	2	2
<i>Nephroma</i>	2	2	2	1	2	1	2	1	2	1	2	2
<i>Pannaria</i>	2	2	2	—	1	—	2	—	—	2	2	2
<i>Sphaerophorus</i>	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	2
<i>Thamnotia</i>	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2
<i>Thelidium</i>	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2
<i>Varicellaria</i>	2	2	1	—	2	—	1	2	—	2	2	2
<i>Bryoria</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dacampia</i>	—	1	—	—	—	—	—	1	—	1	1	1
<i>Euopsis</i>	1	1	—	—	—	—	1	1	—	—	1	1
<i>Megaspora</i>	1	1	1	—	—	—	1	1	1	1	1	1
<i>Parmeliella</i>	—	1	—	—	1	—	—	1	—	—	1	1
<i>Physconia</i>	1	1	1	1	—	—	—	1	1	1	1	1
<i>Psoroma</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Catillaria</i>	1	2	1	—	—	—	—	1	—	3		>3
<i>Gyalecta</i>	3	1	1	—	—	—	1	1	—	3		3
<i>Lobaria</i>	—	1	1	—	1	1	1	1	1	2		3
<i>Catapyrenium</i>	1	2	2	—	1	—	2	2	—	2		2
<i>Xanthoria</i>	1	—	1	—	—	—	2	1	—	2		2
<i>Anaptychia</i>	—	1	1	—	—	—	1	1	—	1		1

Таблица 8 (продолжение)

Род	ЮТ		ТТ					АТ			ГП	Флора
	АМ	К	Т	С	Р	Е	ТК	Д	У	МП	Ч	
<i>Brigantiaea</i>	-	1	-	1	-	-	-	1	-	1		1
<i>Coelocaulon</i>	1	1	-	-	1	-	-	1	-	1		1
<i>Epilichen</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	1		1
<i>Lecidoma</i>	1	1	-	-	-	-	1	1	-	1		1
<i>Phaeophyscia</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1		1
<i>Phaeorrhiza</i>	1	1	1	-	-	-	-	1	-	1		1
<i>Sicta</i>	-	1	1	-	1	1	1	1	1	1		1
<i>Asahinea</i>	1	1	1	1	-	-	1	-	1			1
<i>Biatorella</i>	1	1	1	1	1	-	-	1	1			1
<i>Lecidella</i>	2	-	1	-	-	-	-	1				2
<i>Lempholemma</i>	1	-	-	-	-	-	1	1				1
<i>Physcia</i>	1	1	-	-	-	-	-	1				1
<i>Polychidium</i>	1	1	-	-	1	-	1	1				1
<i>Icmadophila</i>	1	1										1
<i>Steinia</i>	1											1
<i>Trapeliopsis</i>	1											1
<i>Omphalina</i>	-	1	-	-	1	-	-	1				1
<i>Dimerella</i>	-	1										1
<i>Ramonia</i>	-	1										1
<i>Thrombium</i>	-	1										1
<i>Protoblastenia</i>	-	-	1	-	-	-	-	1	-	1	1	1
<i>Shadonia</i>	-	-	1	-	1	-	-	1	-	1		1
<i>Arctoparmelia</i>	-	-	1	1	-	-	1	1	-	1		1
<i>Fulgensia</i>	-	-	1	-	-	-	-	1	1			1
<i>Evernia</i>	-	-	1									1
<i>Neoaopalinia</i>	-	-	1	-	-	-	1	1				1
<i>Absconditella</i>	-	-	-	-	1							1
<i>Pycnothelia</i>	-	-	-	-	1							1
<i>Siphula</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1
<i>Gypsoplaca</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1		1
<i>Ramalina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Всего родов: в КФ	63	66	60	26	49	26	47	68	33	61	50	
в подзоне	73					73			72			84

Изменение активности видов сосудистых растений
на широтном градиенте Таймыра

Вид	ЮТ		ТТ					АТ					ШТ
	К	Т	Р	С	Е	Л	КТ	Д	У	МП	Ч		
<i>Alopecurus alpinus</i>	4	4	4	3	3	3	3	2	2	2	2	2	
<i>Caltha arctica</i>	3	3	3	3	3	4	4	3	3	3	5	5	
<i>Cardamine bellidifolia</i>	5	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	3	
<i>C. pratensis</i>	4	4	4	4	3	5	3	3	3	5	5	5	
<i>Carex stans</i>	2	2	2	2	2	2	2	3	2	3	5	5	
<i>Cerastium beeringianum</i>	5	4	4	4	4	4	4	3	3	3	4	4	
<i>C. regelii</i>	5	4	4	3	3	4	3	4	3	4	2	2	
<i>Deschampsia glauca</i>	4	5	5	3	4	-	4	4	4	-	3	3	
<i>Draba alpina</i>	5	4	3	4	4	-	4	3	3	4	4	4	
<i>D. oblongata</i>	5	4	4	4	4	4	3	3	3	4	2	2	
<i>Dryas punctata</i>	2	1	1	1	2	2	2	2	2	3	5	5	
<i>Dupontia fisheri</i>	4	3	4	3	3	3	2	3	2	3	5	5	
<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	2	3	3	3	3	4	3	3	3	3	5	5	
<i>Gastrolychnis apetala</i>	5	4	5	4	3	5	3	3	4	4	5	5	
<i>Juncus biglumis</i>	3	3	4	3	3	4	3	3	3	3	5	5	
<i>Lagotis minor</i>	4	4	4	3	4	4	4	4	4	5	5	5	
<i>Luzula confusa</i>	4	3	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	
<i>L. nivalis</i>	4	4	3	+	4	4	3	3	3	2	3	3	
<i>Minuartia macrocarpa</i>	3	4	3	4	5	4	3	4	3	2	4	4	
<i>Myosotis asiatica</i>	3	4	3	3	3	4	3	3	3	3	5	5	
<i>Oxyria digyna</i>	4	4	4	4	3	4	3	3	4	3	4	4	
<i>Phippsia algida</i>	5	4	-	5	4	4	4	3	3	3	2	2	
<i>Poa alpigena</i>	3	4	4	3	3	3	4	3	3	3	3	3	
<i>Polygonum viviparum</i>	3	3	3	2	2	4	3	3	4	4	5	5	
<i>Ranunculus nivalis</i>	5	3	4	4	3	3	3	4	3	3	4	4	
<i>R. sulphureus</i>	5	4	4	4	3	3	3	4	3	3	3	3	
<i>Salix arctica</i>	5	3	-	-	4	-	-	5	1	3	5	5	
<i>Saxifraga cernua</i>	3	3	3	3	3	3	3	2	3	2	2	2	
<i>S. foliolosa</i>	5	4	4	4	3	4	3	3	4	4	3	3	
<i>S. hirculus</i>	4	3	3	3	3	3	3	2	2	2	5	5	
<i>S. hyperborea</i>	5	4	5	5	4	5	3	4	4	4	3	3	
<i>S. nivalis</i>	5	4	4	4	4	4	3	4	4	4	3	3	
<i>S. spinulosa</i>	4	3	4	4	4	5	3	4	4	5	5	5	
<i>S. tenuis</i>	5	4	5	5	4	4	3	4	4	4	4	4	
<i>Cochlearia arctica</i>	-	5	-	4	4	4	5	4	3	3	5	5	
<i>C. groenlandica</i>	-	5	5	5	4	5	4	4	4	4	4	4	
<i>Draba macrocarpa</i>	-	3	-	-	-	-	5	5	5	4	5	5	
<i>D. paucifolia</i>	-	4	4	4	4	5	4	4	4	4	5	5	
<i>D. subcapitata</i>	-	4	4	4	4	4	3	3	3	3	3	3	
<i>Eritrichium villosum</i>	-	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3	3	
<i>Novosieversia glacialis</i>	-	5	3	4	3	3	2	3	3	2	5	5	
<i>Papaver polare</i>	-	4	4	4	3	4	3	3	3	2	3	3	
<i>Potentilla hyparctica</i>	-	4	4	4	4	3	4	4	4	3	5	5	
<i>Saxifraga cespitosa</i>	-	4	4	4	4	4	3	3	3	2	4	4	
<i>S. oppositifolia</i>	-	4	4	4	4	3	4	-	3	+	2	2	
<i>Saussurea tilesii</i>	-	4	4	3	3	4	4	5	4	4	5	5	
<i>Senecio atropurpureus</i>	-	4	4	4	3	4	3	4	4	4	5	5	
<i>Ranunculus sabinii</i>	-	-	5	5	5	5	-	5	5	4	4	4	
<i>Saxifraga serpyllifolia</i>	-	-	4	-	-	4	4	-	5	3	4	4	
<i>S. setigera</i>	-	-	-	-	-	-	3	4	3	3	4	4	
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	3	3	3	3	4	4	4	4	4	3	5	5	
<i>Arctagrostis latifolia</i>	3	3	3	3	3	4	3	3	3	3	3	3	
<i>Arctophila fulva</i>	3	3	4	3	4	4	3	3	4	5	5	5	

Таблица 9 (продолжение)

ЮТ	ГТ				АТ					ПП	
	К	Т	Р	С	Е	Л	КП	Д	У		МП
2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	4	
4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	4	
5	4	3	3	3	4	4		2	2	3	
5	4	5	5	-	3	5	-	-	-	5	
2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	3	
4	4	4	-	4	4	3	5	5	5	5	
5	4	4	4	4	4	-	3	3	4	5	
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
3	3	4	3	3	5	-	4	4	4	5	
3	4	4	4	4	4	4	-	4	4	4	
5	4	3	3	3	4	4	3	3	3	3	
5	4	4	4	4	4	4	4	4	3	4	
3	4	4	4	3	-	4	4	4	4	5	
5	4	4	4	4	4	4	4	-	-	4	
5	4	4	4	4	4	4	4	4	3	2	
5	4	-	4	-	-	-	3	-	-	2	
4	3	3	3	3	4	4	3	3	3	4	
5	4	4	4	4	4	5	4	4	4	3	
3	3	3	4	4	4	5	3	3	3	3	
5	4	4	3	3	-	4	3	4	4	4	
3	3	3	3	3	4	3	3	3	3	3	
4	4	4	4	3	4	3	3	3	3	4	
4	4	5	5	4	-	-	-	-	-	4	
3	3	4	4	4	3	4	4	4	3	3	
5	-	5	4	4	-	4	4	5	4	4	
4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	
3	3	2	2	1	2	2	1	1	1	1	
2	2	2	2	2	4	4	4	4	4	5	
4	4	4	3	+	+	3	3	3	3	4	
3	3	3	3	3	4	3	3	3	3	5	
5	5	4	4	4	4	-	4	4	4	4	
5	4	4	4	4	4	4	3	4	4	4	
-	3	3	3	3	4	4	-	4	4	4	
-	4	-	-	-	-	-	4	-	-	4	
-	4	-	4	4	-	3	4	3	4	4	
-	-	-	5	4	5	3	2	4	5	5	
-	-	-	4	-	-	-	5	4	4	4	
-	-	-	4	5	-	-	4	4	4	4	
-	-	-	4	-	-	-	4	4	4	4	
-	-	-	5	-	-	-	4	4	4	4	
4	4	4	4	5	5	4	-	4	4	4	
5	4	5	-	-	5	5	-	4	4	4	
3	4	4	4	4	4	-	5	5	5	5	
3	3	3	3	3	-	4	-	4	4	4	
3	3	3	3	3	4	3	4	4	4	4	
4	4	4	4	4	4	5	-	5	4	4	
4	4	4	4	-	-	-	3	4	4	4	
5	4	4	4	4	5	5	5	4	4	4	
2	2	3	3	3	4	5	4	4	4	4	
5	4	4	4	4	4	-	3	4	4	4	
4	4	4	4	4	5	-	-	-	-	4	
4	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	
5	4	5	4	4	-	-	-	-	5	5	
5	5	-	5	4	-	-	4	5	5	5	
4	4	4	4	-	-	-	-	-	5	5	
4	4	4	4	4	-	5	5	5	5	5	

Таблица 9 (продолжение)

Вид	ЮТ		ЛТ			ЛТ					ПТ
	К	Т	Р	С	Е	Л	КТ	Д	У	МП	
<i>Pachypleurum alpinum</i>	3	4	4	4	4	4	—	5	3		
<i>Polemonium boreale</i>	4	4	4	—	4	4	—	—	4		
<i>Ranunculus affinis</i>	5	3	4	4	3	—	3	3	4		
<i>R. borealis</i>	3	4	4	3	3	4	4	3	3		
<i>Rumex arcticus</i>	5	4	4	3	3	4	3	4	4		
<i>Senecio resedifolius</i>	—	4	3	3	3	4	4	5	3		
<i>Taraxacum macilentum</i>	5	4	4	4	—	—	—	—	4		
<i>Trisetum spicatum</i>	4	4	5	4	4	5	—	5	5		
<i>Valeriana capitata</i>	3	3	3	3	3	4	4	4	4		
<i>Androsace chamaejasme</i>	—	4	4	5	—	5	5	—	5		
<i>Braya purpurascens</i>	—	5	5	—	—	—	—	5	4		
<i>Draba fladnizensis</i>	—	5	4	4	4	4	4	4	4		
<i>D. pseudopilosa</i>	—	5	4	4	4	4	3	4	3		
<i>Luzula tundricola</i>	—	4	5	4	4	—	—	4	4		
<i>Carex subspathacea</i>	—	—	—	3	5	—	—	3	3		
<i>Dupontia psilosantha</i>	—	—	—	4	—	—	—	4	4		
<i>Puccinellia tenella</i>	—	—	—	5	5	—	—	5	5		
<i>Bromopsis pumpelliana</i>	5	4	5	—	—	—	—	5			
<i>Eriophorum vaginatum</i>	3	4	4	4	4	—	4	5			
<i>Festuca vivipara</i>	4	4	4	4	4	—	—	4			
<i>Hierochloë alpina</i>	5	4	4	4	4	5	—	5			
<i>Koeleria asiatica</i>	3	3	—	5	4	—	—	4			
<i>Lycopodium selago</i>	4	5	4	5	5	5	4	5			
<i>Minuartia biflora</i>	5	5	5	5	—	—	—	5			
<i>Oxytropis arctica</i>	5	4	4	5	—	—	—	5			
<i>Polemonium acutiflorum</i>	4	4	4	4	3	—	5	5			
<i>Pyrola grandiflora</i>	3	4	4	4	4	—	4	5			
<i>Ranunculus lapponicus</i>	4	4	5	4	4	—	5	5			
<i>Salix lanata</i>	2	3	2	3	4	5	—	5			
<i>S. pulchra</i>	2	2	3	4	4	—	5	5			
<i>Stellaria crassifolia</i>	5	5	—	5	—	—	—	5			
<i>Tripleurospermum phaeocephalum</i>	4	4	—	5	5	—	—	5			
<i>Vaccinium uliginosum</i>	1	4	4	4	4	—	—	5			
<i>V. vitis-idaea</i>	2	3	3	4	3	—	4	5			
<i>Caltha caespitosa</i>	—	3	—	5	—	—	—	5			
<i>Arctagrostis arundinacea</i>	4	4	4	4	—	5	5				
<i>Carex rupestris</i>	5	5	4	—	—	—	5				
<i>C. tripartita</i>	4	4	—	—	—	—	5				
<i>C. misandra</i>	5	5	4	5	5	—	4				
<i>C. saxatilis</i>	4	4	4	5	5	—	4				
<i>Cassiope tetragona</i>	2	2	3	4	—	—	4				
<i>Chamaerion latifolium</i>	5	—	4	4	—	—	4				
<i>Draba parvisiliquosa</i>	5	4	5	—	—	—	5				
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	3	4	4	3	4	—	5				
<i>Polygonum bistorta</i>	4	4	4	3	4	—	4				
<i>Thalictrum alpinum</i>	5	5	4	4	4	—	5				
<i>Potentilla rubella</i>	—	5	5	5	—	—	5				
<i>Poa pseudoabbreviata</i>	—	—	5	5	—	—	4				
<i>Cystopteris fragilis</i>	—	—	—	5	—	—	5				
<i>Papaver paucistaminum</i>	—	—	—	—	—	—	5				
<i>Armeria maritima</i>	5	4	4	4	—	5					
<i>Papaver angustifolium</i>	5	—	5	—	5	5					
<i>Rumex graminifolius</i>	4	5	—	—	—	5					
<i>Salix nummularia</i>	4	4	4	4	—	4					
<i>Saxifraga platysepala</i>	—	5	5	5	4	4					
<i>Allium schoenoprasum</i>	4	4	—	3	4						
<i>Arnica iljinii</i>	4	4	5	4	5						

Вид	ЮТ		ТТ			АТ					ПП
	К	Т	Р	С	Е	Л	КТ	Д	У	МП	Ч
<i>Campanula rotundifolia</i>	4	4	—	—	5						
<i>Comarum palustre</i>	3	3	4	4	5						
<i>Equisetum variegatum</i>	5	3	5	4	5						
<i>Epilobium palustre</i>	5	4	5	5	5						
<i>Eriophorum brachyantherum</i>	5	4	—	4	5						
<i>Juncus castaneus</i>	4	5	5	5	5						
<i>Puccinellia sibirica</i>	5	5	5	—	4						
<i>Ranunculus pallasii</i>	4	4	5	4	5						
<i>Salix reticulata</i>	4	5	—	—	5						
<i>Sanguisorba officinalis</i>	4	3	—	5	5						
<i>Senecio congestus</i>	5	5	5	—	5						
<i>Stellaria peduncularis</i>	5	5	—	—	5						
<i>Tanacetum bipinnatum</i>	4	4	4	4	5						
<i>Taraxacum lateritium</i>	4	4	—	—	4						
<i>Viola biflora</i>	5	—	—	4	5						
<i>Draba arctica</i>			5	—	5						
<i>Alyssum obovatum</i>	—	—	—	4	5						
<i>Calamagrostis lapponica</i>	—	—	—	5	5						
<i>Cortusa matthioli</i>	—	—	—	3	4						
<i>Oxytropis sordida</i>	—	—	—	—	5						
<i>Puccinellia gorodkovii</i>	—	—	—	—	5						
<i>Androsace septentrionalis</i>	2	4	5	5							
<i>Antennaria villifera</i>	4	4	5	5							
<i>Batrachium trichophyllum</i>	5	5	—	5							
<i>Betula nana</i>	1	3	4	5							
<i>Cardamine macrophylla</i>	5	—	—	5							
<i>Carex chordorrhiza</i>	3	3	3	3							
<i>C. maritima</i>	5	5	—	5							
<i>C. rariflora</i>	4	4	4	4							
<i>C. rotundata</i>	4	4	5	5							
<i>Empetrum subholarcticum</i>	3	—	—	5							
<i>Ledum decumbens</i>	2	4	—	5							
<i>Orthilia secunda</i>	4	4	5	5							
<i>Pedicularis amoena</i>	5	4	4	4							
<i>P. verticillata</i>	4	4	—	3							
<i>Poa alpina</i>	4	5	—	4							
<i>P. glauca</i>	4	4	4	4							
<i>Potentilla gelida</i>	4	—	—	5							
<i>P. stipularis</i>	4	4	4	4							
<i>Ranunculus monophyllus</i>	4	5	5	5							
<i>Rubus chamaemorus</i>	3	4	5	4							
<i>Silene paucifolia</i>	3	4	4	4							
<i>Taraxacum ceratophorum</i>	4	4	—	4							
<i>Tofieldia coccinea</i>	3	4	—	5							
<i>Trollius asiaticus</i>	4	—	—	5							
<i>Veratrum lobelianum</i>	4	—	—	4							
<i>Delphinium middendorffii</i>	—	4	4	4							
<i>Galium densiflorum</i>	—	5	—	4							
<i>Potentilla arenosa</i>	—	3	—	5							
<i>Trisetum sibiricum</i>	—	4	—	5							
<i>Luzula wahlenbergii</i>	—	—	5	5							
<i>Alopecurus pratensis</i>	—	—	—	5							
<i>Draba nivalis</i>	—	—	—	5							
<i>Dryopteris fragrans</i>	—	—	—	5							
<i>Elymus kronokensis</i>	—	—	—	5							
<i>Juncus leucochlamis</i>	—	—	—	5							
<i>Taraxacum novozeimiae</i>	—	—	—	5							

Таблица 9 (продолжение)

Вид	ЮТ		ТТ				АТ					ПП
	К	Т	Р	С	Е	Л	КТ	Д	У	МП	Ч	
<i>Andromeda polifolia</i>	5	5	5									
<i>Carex melanocarpa</i>	5	4	5									
<i>Carex vaginata</i>	5	4	5									
<i>Descampsia sukatschewii</i>	4	4	5									
<i>Descurainia sophioides</i>	4	4	5									
<i>Dianthus repens</i>	4	–	5									
<i>Dryas octopetala</i>	5	4	5									
<i>Minuartia verna</i>	5	–	5									
<i>Pedicularis dasyantha</i>	4	4	4									
<i>Potentilla nivea</i>	5	–	5									
<i>Astragalus tolmacevii</i>	–	4	5									
<i>Draba groenlandica</i>	–	–	5									
<i>Oxytropis tichomirovii</i>	–	–	4									
<i>Arenaria stenophylla</i>	3	4										
<i>Astragalus norvegicus</i>	5	4										
<i>Calamagrostis neglecta</i>	5	5										
<i>Carex fuscidula</i>	5	5										
<i>Cerastium jenisejense</i>	4	4										
<i>Claytonia joanneana</i>	5	4										
<i>Corallorhiza trifida</i>	5	5										
<i>Eritrichium sericeum</i>	5	5										
<i>Juncus triglumis</i>	5	5										
<i>Pedicularis capitata</i>	3	4										
<i>P. lapponica</i>	4	4										
<i>Pinguicula villosa</i>	5	5										
<i>Polygonum laxmannii</i>	5	3										
<i>Rumex sibiricus</i>	5	5										
<i>Taraxacum taimyrense</i>	5	5										
<i>Thynus reverdattoanus</i>	4	5										
<i>Trisetum subalpestre</i>	5	5										
<i>Carex atrofusca</i>	–	5										
<i>C. marina</i>	–	5										
<i>C. redowskiana</i>	–	5										
<i>C. macrogyna</i>	–	5										
<i>Dendranthema mongolicum</i>	–	5										
<i>Draba prozorowskii</i>	–	5										
<i>Dryas incisa</i>	–	5										
<i>Elymus sajanensis</i>	–	5										
<i>Hedysarum dasycarpum</i>	–	5										
<i>Kobresia myosuroides</i>	–	5										
<i>K. sibirica</i>	–	5										
<i>Lesquerella arctica</i>	–	4										
<i>Lychnis sibirica</i>	–	4										
<i>Minuartia stricta</i>	–	5										
<i>Oxytropis adamsiana</i>	–	4										
<i>O. mertensiana</i>	–	5										
<i>O. middendorffii</i>	–	4										
<i>Poa abbreviata</i>	–	5										
<i>Potamogeton subretusus</i>	–	5										
<i>Potentilla tichomirovii</i>	–	5										
<i>Puccinellia byrrangensis</i>	–	5										
<i>Senecio tundricola</i>	–	5										
<i>Taraxacum phymatocarpum</i>	–	5										
<i>Thlaspi cochleariforme</i>	–	4										
<i>Alnaster fruticosa</i>	2											
<i>Angelica decurrens</i>	4											
<i>Arctous alpina</i>	3											

Таблица 9 (продолжение)

Вид	ЮТ	ГТ				АТ					ПП	
	К	Т	Р	С	Е	Л	КТ	Д	У	МП	Ч	
<i>Astragalus frigidus</i>	4											
<i>Calliriche palustris</i>	5											
<i>Carex aquatilis</i>	5											
<i>C. juncella</i>	5											
<i>Castilleja arctica</i>	5											
<i>C. rubra</i>	5											
<i>Chamaerion angustifolium</i>	4											
<i>Delphinium elatum</i>	5											
<i>Deschampsia obensis</i>	5											
<i>Diapensia obovata</i>	5											
<i>Elymus fibrosus</i>	5											
<i>Equisetum fluviatile</i>	5											
<i>E. scirpoides</i>	5											
<i>Eriophorum callitrix</i>	5											
<i>Festuca rubra</i>	5											
<i>Galium trifidum</i>	5											
<i>G. boreale</i>	4											
<i>Gastrolychnis angustiflora</i>	5											
<i>Geranium albiflorum</i>	5											
<i>Juncus arcticus</i>	5											
<i>Larix sibirica</i>	4											
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	5											
<i>Luzula parviflora</i>	5											
<i>Lycopodium pungens</i>	5											
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	5											
<i>Parnassia palustris</i>	5											
<i>Pedicularis labradorica</i>	4											
<i>P. pennellii</i>	5											
<i>P. sceptrum-carolinum</i>	5											
<i>Phlojodicarpus villosus</i>	5											
<i>Poa sublanata</i>	5											
<i>P. tolmachevii</i>	5											
<i>Polygonum aviculare</i>	5											
<i>Ranunculus reptans</i>	5											
<i>Ribes acidum</i>	5											
<i>Rorippa palustris</i>	5											
<i>Rumex aquaticus</i>	5											
<i>Sagina nodosa</i>	5											
<i>Salix glauca</i>	5											
<i>S. hastata</i>	5											
<i>S. myrtilloides</i>	3											
<i>S. phylicifolia</i>	5											
<i>Saussurea parviflora</i>	5											
<i>Sparganium hyperboreum</i>	5											
<i>Taraxacum bicorne</i>	5											
<i>T. glabrum</i>	5											
<i>T. longicorne</i>	5											
<i>Trisetokoeleria taimyrica</i>	5											
<i>Veronica longifolia</i>	5											
<i>Viola epipsiloides</i>	5											

Синоптическая таблица асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* Матвеева 1994.Викарианты: *Pinguicula villosa* (=Pin), typical (=Typ); *Parmelia omphalodes* (=Par);

подзоны: ЮТ (=южные тундры), ТТ (=типичные тундры), АТ (=арктические тундры)

Викариант	Pin	Typ	Par
Подзона	ЮТ	ТТ	АТ
Местоположение	К	Т.С.Р.	У
Число описаний	6	36	10
Число видов в синтаксоне	137	175	114

Диагностические виды асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*

<i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i>	V/3	V/1-3	V/1-2
<i>Dryas punctata</i>	V/1	V/1. 2	V/r-2
<i>Juncus biglunus</i>	V/+	V/+	V/+. 1
<i>Minuartia rubella</i>	V/+	V/+	V/r-1
<i>Sagina intermedia</i>	V/+	IV/r, +	II/r. +
<i>Aulacomnium turgidum</i>	V/2	V/1-3	V/1. 2
<i>Hylocomium splendens</i> var. <i>alaskanum</i>	V/3	V/2-4	V/3, 4
<i>Ptilidium ciliare</i>	V/+ -2	V/+ -2	V/1. 2
<i>Peltolepis grandis</i>	I/+	III/+	V/+
<i>Tomenthypnum nitens</i>	V/2	V/1. 2	V/1. 2
<i>Pannaria pezizoides</i>	I/+	I/r. +	V/+
<i>Peltigera spuria</i>	I/+	III/r, +	II/r
<i>Solorina saccata</i>	II/+	II/+. 1	IV/r. +
<i>Toninia lobulata</i>	V/2	V/+ -2	V/+. 1

Виды, общие для подзон южных и типичных тундр

<i>Epilobium davuricum</i>	V/+	V/r. +	
<i>Eriophorum vaginatum</i>	V/+	II/r. +	
<i>Gastrolychnis affinis</i>	III/r. +	II/r. +	
<i>Lagotis minor</i>	II/+	IV/r. +	
<i>Nardosmia gmelinii</i>	V/+	III/+	
<i>Polygonum viviparum</i>	V/+	V/+. 1	
<i>Pyrola grandiflora</i>	IV/+	I/+	
<i>Salix reptans</i>	V/1. 2	V/+. 1	
<i>Saxifraga spinulosa</i>	II/+	IV/+. 1	I/+
<i>Valeriana capitata</i>	IV/r. +	V/r-1	
<i>Rhytidium rugosum</i>	II/+. 1	III/+	
<i>Cladonia uncialis</i>	V/+	II/+	I/r
<i>Cornicularia divergens</i>	II/+	I/+	I/r
<i>Peltigera polydactyla</i>	V/+	II/+	

Виды, общие для подзоны южных и в северной полосе типичных тундр

<i>Cassiope teragona</i>	V/2	I/+. 1
<i>Koeleria asiatica</i>	III/2	I/r. +
<i>Minuartia arctica</i>	III/r. +	II/r. +
<i>Orthilia obtusata</i>	II/r. +	I/r. +
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ssp. <i>minus</i>	V/1. 2	I/+
<i>Dicranum congestum</i>	II/+	I/+
<i>Asahinea chrysantha</i>	II/+. 1	I/+
<i>Cladina arbuscula</i> ssp. <i>beringiana</i>	V/+	II/+. 1
<i>C. rangiferina</i>	V/+	II/+
<i>Cetraria laevigata</i>	I/+	I/+

Дифференцирующие виды викарианта *Pinguicula villosa*

<i>Andromeda polifolia</i>	III/r, +	
<i>Arctous alpina</i>	IV/r-1	
<i>Betula nana</i>	V/2	I/r, +
<i>Carex fuscicula</i>	IV/r, +	
<i>C. vaginata</i>	IV/r	I/r
<i>Juncus triglumis</i>	III/+	
<i>Ledum decumbens</i>	V/+	
<i>Pedicularis capitata</i>	V/+	
<i>P. lapponica</i>	V/+	
<i>Pinguicula villosa</i>	V/+, 1	
<i>Polygonum bistorta</i>	V/+, 1	I/+
<i>Rumex arcticus</i>	III/r, +	
<i>Salix pulchra</i>	V/1, 2	I/+, 1
<i>Tofieldia coccinea</i>	V/+, 1	
<i>Vaccinium uliginosum</i> ssp. <i>microphyllum</i>	V/1, 2	

Виды, общие для подзон типичных и арктических тундр

<i>Alopecurus alpinus</i>		IV/r, +	V/+, 1
<i>Cardamine bellidifolia</i>		V/r, +	V/r, +
<i>Cerastium bialynickii</i>		V/+	V/1
<i>Draba alpina</i>		IV/r, +	V/+
<i>D. fladnizensis</i>		V/r, +	V/+
<i>D. micropetala</i>		V/r, +	V/+
<i>D. oblongata</i>		IV/r, +	V/+
<i>D. pseudopilosa</i>		II/+	V/+
<i>Gastrolychnis apetala</i>		IV/r, +	II/r
<i>Luzula confusa</i>	I/r	IV/r-1	IV/r, +
<i>Myosotis asiatica</i>		V/r-1	II/r
<i>Papaver polare</i>	I/r	IV/r, +	II/r, +
<i>Pedicularis oederi</i>		V/r, +	II/r, +
<i>Salix arctica</i>		II/+ -2	V/1, 2
<i>S. polaris</i>	I/r	V/+, 1	V/1, 2
<i>Saxifraga cernua</i>		IV/r, +	IV/r, +
<i>S. cespitosa</i>		IV/r-1	II/r
<i>S. hieracifolia</i>	I/+	V/+	V/+
<i>S. nivalis</i>	II/+	III/r, +	IV/r, 1
<i>S. oppositifolia</i>		II/r, +	III/r, +
<i>Campyllum stellatum</i>		III/+	V/+
<i>Cirriphyllum cirrosum</i>	I/+	V/+	V/+ -1
<i>Dicranum elongatum</i>	II/+, 1	V/+, 1	V/+
<i>Polytrichum strictum</i>		IV/+, 1	V/+, 1
<i>Baeomyces carneus</i>		II/+	III/+
<i>Biatorrella contigua</i>		IV/+, 1	V/+, 1
<i>Cladonia gracilescens</i>		I/+	II/r
<i>Lecanora epibryon</i>		V/+	IV/+
<i>Lobaria linita</i>		I/+	III/r
<i>Nephroma expallidum</i>		V/+, 1	IV/+
<i>Ochrolechia frigida</i>	II/+	V/+, 1	V/1
<i>Pachyospora verrucosa</i>		V/+	IV/1
<i>Peltigera rufescens</i>		V/+	V/1
<i>Pertusaria bryonitha</i>	I/+	V/+	V/+
<i>Rinodina turfacea</i>		V/+	V/1
<i>Stereocaulon alpinum</i>	II/+	V/+, 1	V/+, 1

Дифференцирующие виды викарианта typical

<i>Astragalus subpolaris</i>		I/r. +	
<i>A. umbellatus</i>		II/r. +	
<i>Delphinium middendorffii</i>		I/r. +	
<i>Eritrichium villosum</i>		I/r. +	
<i>Eutrema edwardsii</i>		V/r-1	I/r
<i>Luzula tundricola</i>		II/r. +	
<i>Novosieversia glacialis</i>		III/r-1	II/r
<i>Pedicularis verticillata</i>		I/r	
<i>Ranunculus affinis</i>		I/+	
<i>Rumex pseudoxyria</i>		III/r. +	
<i>Saussurea tilesii</i>		IV/r. +	
<i>Senecio resedifolius</i>		V/r-1	
<i>Silene paucifolia</i>		III/+	
<i>Thalictrum alpinum</i>		II/r	
<i>Bryum</i> sp. 1	I/+	IV/+. 1	
<i>Pertusaria octomela</i>		I/+	

Виды, общие для подзон типичных и арктических тундр

<i>Encalypta alpina</i>	III/+. 1	V/+. 1
<i>Sticta arctica</i>	I/+	IV/+

Дифференцирующие виды викарианта *Parmelia omphalodes*

<i>Pedicularis hirsuta</i>	I/r	I/r	III/r. +
<i>P. sudetica</i>	III/r. +	I/r. +	V/r. +
<i>Ranunculus sulphureus</i>		I/r. +	V/r-1
<i>Saxifraga platysepala</i>			III/r
<i>Orthothecium chryseum</i>		I/+	IV/+. 1
<i>Pseudostereodon procerrimum</i>		I/+	V/+
<i>Riccardia</i> sp.			IV/r
<i>Alectoria nigricans</i>		III/+	V/+
<i>Arthroraphis anziana</i>			II/r
<i>Brigantea fuscilutea</i>			II/r
<i>Cladonia macroceras</i>		I/+	V/+. 1
<i>Parmelia omphalodes</i>		I/+	V/+. 1

Константные виды

<i>Arctagrostis latifolia</i>	V/+	V/+	IV/+
<i>Deschampsia borealis</i>	IV/r. +	II/r. +	V/+ -2
<i>Eriophorum angustifolium</i>	III/+	II/r. +	II/+
<i>Festuca brachyphylla</i>	IV/+	V/+. 1	V/+ -2
<i>Luzula nivalis</i>	V/+	V/+ 1	V/1
<i>Minuartia macrocarpa</i>	III/+	V/r. +	IV/r-1
<i>Parrya nudicaulis</i>	III/r. +	V/r-1	V/+. 1
<i>Poa arctica</i>	IV/r. +	V/r-1	V/+
<i>Saxifraga hirculus</i>	V/+	V/+. 1	V/1
<i>S. nelsoniana</i>	III/+	V/r-1	V/+
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	V/+	V/+	IV/+
<i>Dicranum spadicicum</i>	IV/+. 2	V/+. 1	IV/+
<i>Distichium capillaceum</i>	V/+	V/+	V/+
<i>Ditrichum flexicaule</i>	V/+	V/+. 1	V/1
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	V/+	V/+	V/+. 1
<i>Hypnum bambergeri</i>	III/+	III/+	II/+
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	II/+	I/+	V/+. 1
<i>Polytrichum juniperinum</i>	III/+	V/+. 1	V/1
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	IV/1. 2	V/1	V/+. 1
<i>Sphenolobus minutus</i>	II/+	II/+	II/r-1
<i>Tetraplodon mniooides</i>	I/+	II/r. +	I/r
<i>Bryoria nitidula</i>	I/+	II/+	V/+. 1

<i>Cetraria cucullata</i>	V/+	V/r-1	V/+, 1
<i>C. islandica</i> var. <i>polaris</i>	V/+	V/+, 1	V/!
<i>Cladonia amaurocraea</i>	V/+	V/+, 1	V/r-1
<i>C. gracilis</i>	V/+	V/+, 1	V/+, 1
<i>C. pocillum</i>	II/+	III/+	IV/r-1
<i>C. pyxidata</i>	V/+	V/+, 1	V/r, 1
<i>Dactylina arctica</i>	V/+	V/+, 1	V/+, 1
<i>Lopadium pezizoideum</i>	I/+	III/+	IV/+
<i>Peltigera aphthosa</i>	V/+	V/+, 1	V/!
<i>Psoroma hypnorum</i>	V/+	V/+, 1	V/+, 1
<i>Sphaerophorus globosus</i>	III/+	III/+	IV/+, 1
<i>Thamnolia vermicularis</i>	V/+	V/+, 1	V/!

П р и м е ч а н и е. Дополнительные виды с встречаемостью «r» или «+» и с низкой (1 класс) константностью в каждом из 3 вариантов, встреченные в:

вик. *Pinguicula villosa*: 1 раз — *Carex saxatilis*, *Draba pilosa*, *Equisetum arvense*, *Lycopodium selago*, *Pedicularis lapradorica*, *Salix myrtilloides*; *Polytrichum hyperboreus*, *Tortula ruralis*; *Baeomyces rufus*, *Cladonia furcata*, *Peltigera scabrosa*; 2 раза — *Carex glacialis*, *Cerastium beerlingianum*, *Salix nummularia*, *Salix reticulata*; *Pertusaria panyrge*:

вик. typical: 1 раз — *Calamagrostis holmii*, *Cochlearia groenlandica*, *Nardostymia frigida*; *Pogonatum dentatum*: 2 раза — *Oxypetris nigrescens*, *Potentilla hyparctica*; *Ochrolechia upsaliensis*: 3 раза — *Poa alpigena*; *Blastenia tetraspora*, 4 раза — *Cladonia degenerans*;

вик. *Pinguicula villosa* и typical: по 1–6 раз — *Eriophorum brachyantherum* (1 и 1), *Festuca cryophila* (1 и 6), *Salix lanata* (2 и 2), *Pedicularis dasvantha* (1); *Aplodon wormskioldii* (1 и 1), *Brachythecium mildeanum* (1 и 6), *Campylidium polvganum* (1 и 4), *Cephalozia arena* (1 и 3), *Ceratodon purpureus* (1 и 1), *Dicranum angustum* (1 и 1), *Hypnum subimponens* (1 и 2), *Myurella julacea* (2 и 3), *Polytrichum piliferum* (1 и 4); *Bilimbia sphaeroides* (1 и 2), *Cetraria nivalis* (1 и 5), *Pertusaria glomerata* (1 и 3).

вик. typical и *Parmelia omphalodes*: по 1–4 раза — *Androsace triflora* (3 и 2), *Draba subcapitata* (1 и 1), *Lloydia serotina* (5 и 1), *Ranunculus borealis* (3 и 2), *Timmia austriaca* (4 и 4), *Dactylina ramulosa* (2 и 1);

3 варианта: по 1–6 раз — *Barbilophozia barbata* (1, 6, 1), *Distichium inclinatum* (1, 1, 1), *Eurynchium pulchellum* (1, 2, 4), *Tortella fragilis* (1, 1, 1); *Alectoria ochroleuca* (1, 4, 4).

Асс. Sphagno-Eriophoretum vaginati субасс. **typicum** Walker et al., 1994
викариант Salix lanata vic. nova

Вариант	Dicranum angustum																	Pedicularis capitata							
	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К	К
Число видов в описании	39	33	36	38	46	45	43	45	48	55	52	46	49	42	50	55	51	55	49	40	50	51	50	38	
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	(10)	11	12	13	14	15	16	17	(18)	19	20	21	22	23	24	F

Виды диагностической группы асс. Sphagno-Eriophoretum vaginati субасс. typical

<i>Betula nana</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	3	3	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	25
<i>Eriophorum vaginatum</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3	3	3	3	24
<i>Empetrum subholarcticum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2	1	+	.	1	1	.	21
<i>Ledum decumbens</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	+	24
<i>Salix pulchra</i>	1	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	1	1	1	23
<i>Vaccinium uliginosum</i>	2	2	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	24
<i>V. vitis-idaea</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	23
<i>Dicranum elongatum</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	+	2	2	2	2	2	24

Дифференцирующая группа викарианта *Salix lanata* vic. nova

<i>Arctagrostis latifolia</i>	1	1	1	1	1	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	+	1	1	1	24
<i>Arctostaphylos alpina</i>	.	.	+	+	.	.	+	+	.	+	+	+	+	.	.	.	+	+	10
<i>Calamagrostis holmii</i>	.	.	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	+	+	.	16
<i>Eriophorum angustifolium</i>	.	.	1	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	21
<i>Hieracloë alpina</i>	г	.	.	г	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	.	16
<i>Juncus biglumis</i>	1	1	1	г	+	+	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	17
<i>J. castaneus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	9
<i>Pedicularis labradorica</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	.	1	+	.	14
<i>Salix lanata</i>	+	+	+	г	г	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	22
<i>Polytrichum juniperinum</i>	2	2	+	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	24
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	1	1	+	+	+	1	2	+	+	+	+	1	+	.	+	+	.	2	+	1	.	+	+	.	20
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	24
<i>S. squarrosum</i>	2	2	2	2	2	+	2	+	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	4	3	3	3	3	3	24
<i>Sphenolobus minutus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	23
<i>Cladonia uncialis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	.	22
<i>Sphaerophorus globosus</i>	+	+	.	+	1	1	1	.	+	+	+	+	+	+	+	г	г	+	.	.	.	+	+	.	18

Дифференцирующая группа варианта *Dicranum angustum* var. nova

<i>Carex capillaris</i>	+	.	.	+	.	.	+	+	.	+	.	.	.	г	.	.	.	6	
<i>C. vaginata</i>	+	+	+	.	+	.	+	.	.	+	6	
<i>Minuartia macrocarpa</i>	+	.	+	г	.	.	.	4	
<i>Rubus chamaemorus</i>	+	+	+	+	1	1	+	1	.	.	.	+	10	
<i>Brachythecium turgidum</i>	.	.	+	+	+	+	2	.	+	+	.	+	.	+	.	+	+	11	
<i>Dicranum angustum</i>	+	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	+	.	.	.	+	.	+	20	
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	1	+	+	+	+	+	1	+	1	1	1	1	1	+	1	+	+	.	.	.	2	.	.	.	18	
<i>Polytrichum strictum</i>	+	.	+	.	.	+	+	+	6
<i>Sphagnum rubellum</i>	1	.	.	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10	
<i>Asahinea chrysantha</i>	+	.	.	+	+	+	7	
<i>Baeomyces carneus</i>	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	14
<i>Cetraria nivalis</i>	+	.	.	+	4	
<i>Cladonia coccifera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	17	
<i>C. gracilis</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	11	
<i>Ochrolechia frigida</i>	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	г	11	
<i>Peltigera polydactyla</i>	г	г	6
<i>Pertusaria dactylina</i>	+	.	.	.	+	+	+	4

Дифференцирующая группа варианта *Pedicularis capitata* var. nova

<i>Drvas punctata</i>	.	.	.	+	г	г	1	1	1	1	+	+	+	+	10	
<i>Luzula nivalis</i>	+	+	+	+	+	+	10
<i>Pedicularis capitata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	10
<i>P. lapponica</i>	+	.	+	1	+	+	+	+	+	8	
<i>Nardosmia gmelinii</i>	+	.	+	.	+	+	+	4	
<i>Polygonum viviparum</i>	г	+	+	+	г	+	+	+	8		
<i>Valeriana capitata</i>	+	+	+	+	+	.	+	+	+	9	
<i>Rhytidium rugosum</i>	+	+	+	4	
<i>Cladonia pleurota</i>	+	.	+	+	+	+	.	4	

Виды с широкой амплитудой, константные в асс. *Sphagno-Eriophoretum vaginati*

<i>Cassiope tetragona</i>	2	1	1	+	1	r	1	+	r	r	r	r	r	r	.	r	.	.	1	.	.	1	+	+	.	18
<i>Carex arctisibirica</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	3	+	1	1	21
<i>Aulacomnium turgidum</i>	+	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	23
<i>Hylocomium alaskanum</i>	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	24
<i>Cetraria cucullata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	23
<i>C. islandica</i>	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	r	18
<i>Cladina arbuscula</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	23
<i>C. rangiferina</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	23
<i>Cladonia amaurocraea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	21
<i>Dactylina arctica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	21
<i>Thamnia vermicularis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	21

Прочие виды

<i>Festuca brachyphylla</i>	6
<i>Luzula confusa</i>	10
<i>Parrya nudicaulis</i>	5
<i>Poa arctica</i>	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	15	
<i>Pyrola grandiflora</i>	7
<i>Salix repens</i>	9
<i>Saxifraga nelsoniana</i>	.	.	2	14
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	.	.	.	+	+	+	1	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	19	
<i>Tofieldia coccinea</i>	5
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	+	5
<i>Peltigera aphthosa</i>	+	9

Примечание. Номенклатурный тип: для викарианта *Salix lanata* — (10), для варианта *Pedicularis capitata* — (18). Виды, не включенные в таблицу, встречены: 1 раз — *Andromeda polifolia* (13), *Cerastium bialynickii* (23), *Juncus triglumis* (21), *Koeleria asiatica* (21), *Minuartia rubella* (21), *Pedicularis sudetica* (16), *Pinguicula villosa* (21), *Polygonum bistorta* (24), *Rodiola rosea* (16), *Sagina intermedia* (24), *Salix polaris* (19), *Saxifraga hirculus* (22), *S. spinulosa* (18), *Aulacomnium palustre* (16), *Dicranum congestum* (18), *D. muehlenbeckii* (18); *Cetraria delisei* (9), *Nephroma expallidum* (10), *Pertusaria punyrga* (1); 2 раза — *Orithilia obtusata* (21, 24), *Ranunculus lapponicus* (19, 24); *Brvoria nitidula* (6, 9), *Nephroma arctica* (18, 20); 3 раза — *Tomenthypnum nitens* (6., 23, 24); *Cetraria islandica* s.l. (5, 9, 23), *Peltigera naluca* (15, 18, 21), *Psoralea hypnorum* (11, 21, 22).

Acc. Salici polaris – Hylocomietum alaskani ass. nova

Вариант	Lloydia serotina									typical										
	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У		
Местоположение	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У	У		
Число видов в описании	63	59	58	59	63	66	60	63	58	72	66	79	70	74	66	79	74	70	99	
Номер описания	1	2	3	4	5	(6)	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	F

Диагностическая группа acc. Salici polaris – Hylocomietum alaskani

<i>Atopocurus alpinus</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	19
<i>Androsace triflora</i>	+	+	+	+	+	r	+	.	.	+	.	r	.	.	r	.	+	r	.	12
<i>Draba oblongata</i>	l	.	.	l	l	l	l	+	l	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	16
<i>D. subcapitata</i>	l	l	l	+	l	+	+	l	l	l	+	r	r	.	+	+	+	+	+	18
<i>Papaver polare</i>	+	+	l	+	l	+	+	+	l	+	+	+	.	.	l	+	+	+	+	17
<i>Salix arctica</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	19
<i>S. polaris</i>	l	l	l	l	l	l	l	2	2	l	l	+	+	l	+	+	+	l	l	19
<i>Saxifraga nivalis</i>	+	l	l	+	+	.	l	+	l	r	+	r	.	+	r	.	.	r	r	15
<i>Eurhynchium pulchellum</i>	+	+	l	+	+	l	+	l	+	.	.	+	.	r	.	+	+	.	.	13
<i>Hylocomium alaskanum</i>	2	l	l	2	l	2	2	2	2	2	2	l	3	2	2	3	2	2	3	19
<i>Pseudostereodon pro-cerrimum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	19
<i>Thuidium abietinum</i>	l	+	+	l	l	l	l	l	l	l	l	l	+	+	l	l	l	l	l	19
<i>T. philibertii</i>	+	+	+	+	+	r	l	+	+	.	l	10
<i>Timmia austriaca</i>	l	l	l	l	l	+	l	l	l	l	+	+	+	+	l	+	+	+	l	19
<i>Tortella fragilis</i>	.	.	+	.	+	+	+	+	+	.	r	.	+	+	+	9
<i>T. tortuosa</i>	l	+	+	+	+	.	.	+	.	r	.	r	r	+	.	9
<i>Nephroma expallidum</i>	+	.	.	r	+	+	.	l	.	+	+	+	r	+	r	.	+	+	+	14

Дифференцирующие виды варианта Lloydia serotina

<i>Cochlearia groenlandica</i>	l	.	.	+	+	+	+	l	l	7
<i>Festuca cryophila</i>	l	.	.	l	l	l	l	l	l	7
<i>Lloydia serotina</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	+	l	+	.	.	+	.	+	+	15	
<i>Polytrichum alpinum</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	9

Дифференцирующие виды варианта typical (виды, общие с acc. Carici arctisibiricae – Hylocomietum alaskani вик. parmeliosum)

<i>Draba fladnizensis</i>	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	11
<i>D. micropetala</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	10
<i>D. pseudopilosa</i>	+	l	l	+	+	+	+	+	+	+	+	11
<i>Juncus biglumis</i>	l	l	+	+	+	+	+	+	l	l	10
<i>Luzula confusa</i>	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	10
<i>Ranunculus sulphureus</i>	+	l	.	.	.	+	.	+	r	.	r	+	5
<i>Campylopus stellatum</i>	.	+	+	r	l	l	l	.	l	l	+	2	12
<i>Polytrichum juniperinum</i>	l	+	l	l	l	l	l	l	l	l	10
<i>P. strictum</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	10
<i>Psidium ciliare</i>	.	.	+	+	+	l	.	l	l	l	.	.	.	6
<i>Preissia quadrata</i>	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	10
<i>Biatorella compta</i>	.	.	+	l	l	l	l	l	.	l	l	+	+	9
<i>Pertusaria bryontha</i>	+	+	l	l	l	.	+	+	+	+	10
<i>Toninia lobulata</i>	+	.	.	.	l	l	l	l	l	.	l	l	+	2	10

Константные виды acc. Salici polaris – Hylocomietum alaskani

<i>Cerastium bialynickii</i>	l	l	l	l	l	l	+	l	l	l	l	+	+	+	+	l	l	l	l	19
<i>Deschampsia borealis</i>	+	r	.	+	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	14
<i>Draba alpina</i>	l	+	+	l	l	l	l	l	l	l	l	+	+	+	+	+	+	+	+	19
<i>Festuca brachyphylla</i>	l	l	l	l	l	.	l	l	l	l	+	l	l	l	l	l	l	l	+	19
<i>Luzula nivalis</i>	l	.	l	+	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	18
<i>Minnartia macrocarpa</i>	+	l	+	.	l	+	r	l	l	.	r	r	.	+	.	.	.	r	+	13
<i>M. rubella</i>	.	+	+	+	r	.	.	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	16
<i>Myosotis asiatica</i>	r	l	+	.	r	.	l	.	.	r	r	+	+	.	l	.	.	+	+	12
<i>Novosieviersia glacialis</i>	.	+	.	r	+	+	+	.	.	+	+	7
<i>Parrya nudicaulis</i>	+	.	+	l	l	l	l	l	l	l	l	r	+	+	.	l	l	l	+	17
<i>Pedicularis oederi</i>	+	l	.	.	r	r	r	r	+	+	l	.	r	r	.	r	r	+	+	14
<i>Saxifraga cernua</i>	+	l	r	l	+	+	l	+	l	r	.	+	+	+	l	r	+	+	+	18
<i>S. hieracifolia</i>	r	.	.	.	r	+	r	r	+	+	r	+	.	+	l	r	r	+	+	15
<i>S. hircadus</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	19
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	l	r	+	.	r	r	r	.	.	+	+	+	+	+	.	r	+	.	+	14
<i>Aulacomnium turgidum</i>	l	+	+	l	l	l	l	l	+	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	19

<i>Cirriophyllum cirrostum</i>	+	+	.	l	+	+	+	+	l	r	.	l	l	+	l	+	l	17
<i>Distichium capillaceum</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	19
<i>Ditrichum flexicaule</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	19
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	+	+	l	+	+	+	+	+	+	l	l	l	l	l	l	l	l	19
<i>Encalypta alpina</i>	.	l	l	+	l	.	.	l	l	+	+	l	l	l	l	l	l	16
<i>Tomenthypnum nitens</i>	l	.	+	l	l	l	l	l	+	l	l	l	l	2	l	l	l	18
<i>Alectoria nigricans</i>	r	l	+	.	.	+	.	r	+	.	r	.	r	.	.	.	+	11
<i>Bryoria nitidula</i>	.	+	+	r	.	r	r	+	.	.	.	+	r	+	r	r	r	12
<i>Calopliaca cinnamomea</i>	+	+	l	r	.	r	.	+	r	r	r	.	r	11
<i>Cetraria cucullata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	12
<i>C. ericetorum</i>	l	+	+	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	19
<i>Cladonia pyxidata</i>	+	+	+	+	+	r	.	l	l	l	+	+	+	+	l	l	l	18
<i>Lecanora epibryon</i>	+	l	l	+	+	.	+	+	+	l	l	+	+	+	+	+	+	18
<i>Ochrolechia frigida</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	19
<i>Pachyospora verrucosa</i>	l	l	l	l	l	+	l	+	+	l	l	l	+	+	l	+	+	19
<i>Parmelia omphalodes</i>	+	+	+	l	.	+	+	.	.	r	r	+	.	+	+	.	+	13
<i>Peltigera aphthosa</i>	l	.	l	+	+	+	+	l	l	+	+	l	+	+	l	l	l	18
<i>P. rupestris</i>	+	l	l	+	+	+	+	l	l	r	+	r	l	+	+	l	l	19
<i>Psoroma hypnorum</i>	+	+	.	+	l	.	l	+	+	+	+	+	+	+	l	l	l	18
<i>Rinodina turfacea</i>	l	l	l	l	l	+	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	19
<i>Stereocaulon alpinum</i>	+	+	+	l	+	+	l	.	.	l	l	+	+	+	l	l	l	18
<i>Thamnoha vermicularis</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	19

Прочие виды

<i>Drvas punctata</i>	+	+	+	.	.	r	4
<i>Eritrichium villosum</i>	.	.	.	r	r	+	+	.	.	.	+	.	.	4
<i>Gastrolychnis affinis</i>	+	.	.	r	r	r	4
<i>Pedicularis sudetica</i>	.	.	+	+	+	5
<i>Poa alpigena</i>	l	l	.	.	.	+	+	+	6
<i>Potentilla hyperctica</i>	r	+	.	+	r	.	+	.	.	+	.	r	7
<i>Saxifraga cespitosa</i>	.	r	+	+	.	r	r	.	.	r	.	.	7
<i>S. nelsoniana</i>	r	.	.	.	r	r	.	r	r	r	.	.	.	6
<i>S. oppositifolia</i>	.	l	l	r	.	+	r	+	.	+	r	+	.	10
<i>Bartramia ithyphylla</i>	.	.	.	+	.	+	+	.	+	+	.	5
<i>Bryum</i> sp.1	+	+	+	5
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	+	+	+	l	r	r	r	+	9
<i>Tortula ruralis</i>	l	+	+	4
<i>Brigantea fuscilutea</i>	l	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	+	15
<i>Caloplaca stillicidiorum</i>	+	+	l	+	+	6
<i>Dactylina arctica</i>	.	+	.	.	.	+	r	.	.	r	r	+	.	7
<i>Lobaria linita</i>	.	.	.	r	+	r	+	r	.	r	6
<i>Pannaria pezizoides</i>	+	+	+	+	.	6
<i>Peltigera spuria</i>	.	.	.	r	r	.	.	r	r	.	r	r	.	7
<i>Solorina saccata</i>	r	r	.	.	.	r	r	r	7
<i>Sphaerophorus globosus</i>	.	r	.	+	r	r	.	r	.	.	r	6
<i>Sticta arctica</i>	.	.	r	.	.	+	.	+	.	.	.	+	l	.	.	.	+	7

Примечание. Номенклатурный тип описаний для ассоциации — 19, для вар. *Lloydia serotina* — (6) Виды не включенные в таблицу, встречены: 1 раз — *Gastrolychnis affinis* (12), *Saxifraga spinulosa* (19); *Brachythecium turgidum* (19), *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (14), *Plagiothecium laetum* (16); *Biatora vernalis* (12), *Catillaria sphaeroides* (19), *Cladonia furcata* (6), *Collema ceraniscum* (14), *Hypogymnia subobscura* (12), *Peltigera polydactyla* (10), *Pertusaria octomela* (12), *Rinodina mniararceia* (19); 2 раза — *Gastrolychnis apetala* (10, 19), *Ranunculus borealis* (5, 9); *Barbula* sp. (3, 19), *Distichium inclinatum* (15, 19), *Hypnum hambergeri* (12, 16), *Pohlia prolifera* (17, 19), *Tetraplodon nnioides* (14, 17); *Baeomyces carneus* (13, 14), *Dactylina ramulosa* (12, 13), *Pertusaria glomerata* (11, 18); 3 раза — *Eurema edwardsii* (10, 11, 13), *Pachypleurum alpinum*, (7, 4, 10), *Saxifraga platysepalum* (1, 3, 9); *Peltigera venosa* (14, 18, 19), *Pertusaria* sp. (17, 18, 19), *Sagina intermedia* (14, 18, 19).

Синоптическая таблица acc. *Meesio triquetris* – *Caricetum stantis*
Матвеева, 1994

Викариант	<i>Salix myrtilloides</i>	typical		
		typical	<i>Carex rotundata</i>	<i>Carex chordorrhiza</i>
Вариант		Р	Р	Р
Местоположение	К	Р	Р	Р
Число описаний	8	14	11	8
Число видов в синтаксоне	31	36	39	26

Диагностические виды acc. *Meesio triquetris* – *Caricetum stantis*

<i>Comarum palustre</i>	V/+ – 2	I/r	III/r – 2	II/r, +
<i>Eriophorum russeolum</i>	V/+, 1	V/+ – 3	V/+ – 3	III/r – 1
<i>Aulacomnium palustre</i>	III/+, 3	II/r, +	I/+	I/+
<i>Cinclidium arcticum</i>	I/r	IV/1 – 3	IV/+ – 2	I/3
<i>C. latifolium</i>		V/+ – 2	V/1 – 3	IV/2, 3
<i>Drepanocladus revolvens</i>	V/+, 1	V/+ – 3	V/2, 3	V/1 – 4
<i>Meesia triquetra</i>	V/5	V/r – 3	V/1 – 3	V/2, 3
<i>Pellia</i> sp. + <i>Aneura</i> sp.		II/r, +	III/+, 1	II/+
<i>Polytrichum jensenii</i>	III/+	V/+ – 3	IV/r, 1	III/+ – 2
<i>Sphagnum squarrosum</i>	IV/+ – 3	V/+ – 2	IV/r, +	III/r – 1

Дифференцирующие виды викарианта *Salix myrtilloides*

<i>Betula nana</i>	V/+, 1
<i>Carex rotundata</i>	IV/+ – 4
<i>Ranunculus pallasii</i>	II/+
<i>Salix myrtilloides</i>	IV/+
<i>S. pulchra</i>	III/+
<i>Drepanocladus fluitans</i>	III/+
<i>Sphagnum aongstroemii</i>	II/+
<i>S. balticum</i>	II/+

Дифференцирующие виды варианта *Carex rariflora*

<i>Carex rariflora</i>	III/1 – 3	I/r	V/1 – 4
<i>Saxifraga foliolosa</i>		I/r, +	III/r, +

Дифференцирующие виды варианта *Carex chordorrhiza*

<i>Carex chordorrhiza</i>	III/2, 3		V/2 – 5
---------------------------	----------	--	---------

Дифференцирующие виды acc. *Poo arcticae* – *Dupontietum fisheri*

<i>Cardamine pratensis</i>		II/r	II/r	II/r
<i>Saxifraga cernua</i>		II/r, +	III/r, +	III/r, +
<i>Brachythecium turgidum</i>	I/r	I/+	I/+	
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	I/r	II/+	III/+, 1	I/+
<i>B. tortifolium</i>		I/r, +	II/+	

Константные и дифференцирующие виды союза *Caricion stantis*

<i>Caltha arctica</i>	II/+	III/r, +	V/r – 1	IV/r – 1
<i>Carex stans</i>	V/+ – 5	V/3 – 5	V/2 – 4	III/1 – 4
<i>Dupontia fisheri</i>		IV/+, 1	IV/+, 1	III/+ – 2
<i>Pedicularis sudetica</i>	V/+	IV/+, 1	V/+, 1	V/r – 1
<i>Calliergon giganteum</i>		V/1 – 4	V/+ – 2	V/+ – 2
<i>Campylopus zemliae</i>		III/r – 2	V/+ – 3	IV/1, 2
<i>Drepanocladus vernicosus</i>	V/+, 2	V/1 – 3	V/+ – 3	V/1 – 2
<i>Leocolea rutheana</i> + <i>Chyloscyphus</i> sp.		V/+	V/r, 1	III/+, 1

Прочие виды

<i>Eriophorum angustifolium</i>	IV/+ – 2	II/+	II/+, 1	III/r – 1
<i>Polygonum viviparum</i>		II/r, +	III/+	I/r
<i>Salix repens</i>	III/+, 1	V/r – 1	IV/+, 1	V/r, +
<i>Aulacomnium turgidum</i>	I/+	II/+		
<i>Calliergon stramineum</i>		I/r	I/r	
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>		II/+, 3	IV/+ – 3	IV/1, 2
<i>Tomenthypnum nitens</i>		I/+	III/r – 1	

Примечание. Дополнительные виды с «r» или «+», встречающиеся по 1 разу в викариante *Salix myrtilloides*: *Anulromeda polifolia*, *Sphagnum obtusatum*, *S. subsecundum*; в викариante typical: вариант typical: *Carex saxatilis*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Drepanocladus exannulatus*; вариант *Carex rariflora*: *Calamagrostis holmii*, *Cerastium regelii*, *Epilobium davuricum*, *Filomatia fontana*, *Juncus biglumis*, *Meesia longiseta*, *Stellaria ciliatosepala*.

**Синоптическая таблица асс. Poa arcticae – Dupontietum fisheri
Матвеева, 1994**

Викариант	Calliergon sarmentosum	typical		
		Carex stans	continuum	Dupontia fisheri
Вариант				
Местоположение	У	Р	Р	Р
Число описаний	15	10	15	10
Число видов в синтаксоне	49	27	29	27

Дифференцирующая группа асс. Poa arcticae – Dupontietum fisheri

<i>Cardamine pratensis</i>	V/+, 1	V/+, 1	V/+, 1	V/+, 1
<i>Cerastium regelii</i>	V/+	V/+, 1	V/+, 1	V/+, 1
<i>Ranunculus borealis</i>	III/r-1	II/+	III/+	III/r,+
<i>Saxifraga cernua</i>	V/+, 1	V/+, 1	V/+, 1	V/r, 1
<i>Brachythecium turgidum</i>	II/+	II/+, 1	I/+, 2	II/+, 1
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	IV/+ -2	V/+ -3	III/+ -3	
<i>Mnium rugicum</i>	V/+ -2	V/+, 1	V/+, 1	IV/+, 1

Дифференцирующие виды викарианта Calliergon sarmentosum

<i>Arcyagrostis latifolia</i>	II/r +
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	V/r-1
<i>Hierocloë pauciflora</i>	III/+, 1
<i>Juncus biglumis</i>	II/+
<i>Lagotis minor</i>	II/+
<i>Ranunculus sulphureus</i>	II/+
<i>Saxifraga hieracifolia</i>	II/r
<i>Stellaria edwardsii</i>	II/+
<i>Calliergon sarmentosum</i>	V/+ -5
<i>Filonotis tomentella</i>	III/+, 2

Дифференцирующие виды асс. Meesio triquetris – Caricetum stantis

<i>Saxifraga foliolosa</i>	II/r, +
<i>Cinclidium arcticum</i>	V/+ -3
<i>C. latifolium</i>	III/+, 2
<i>Drepanocladus revolvens</i>	IV/+ -3
<i>Meesia triquetra</i>	III/r, +
<i>Pellia sp. + Aneura sp.</i>	III/+, 1
<i>Polytrichum jensenii</i>	II/r-1

Дифференцирующие виды викарианта typical

<i>Calamagrostis holmii</i>		I/I	II/r, +1	V/r-1
<i>Eriophorum scheuchzeri</i>		V/+ -2	V/+ -4	V/+, 1
<i>Nardosmia frigida</i>	I/+	II/+, 1	II/+ -2	IV/+, 1
<i>Poa arctica</i>		V/+, 1	V/r-1	V/+, 1
<i>Polemonium acutiflorum</i>		I/+	III/r, +	I/+
<i>Rumex arcticus</i>		V/r, +	III/r, +	IV/r, +
<i>Bryum tortifolium</i>			II/+, 1	V/+, 2

Константные и дифференцирующие виды союза Caricion stantis

<i>Caltha arctica</i>	IV/r, +	V/+ -2	IV/r-2	V/+, 1
<i>Carex stans</i>	IV/2-5	V/5	V/r-4	V/+2
<i>Dupontia fisheri</i>	V/3-5	V/+ -2	V/1-4	V/5
<i>Pedicularis sudetica</i>	V/+, 1	V/+, 1	IV/r-1	III/+
<i>Calliergon giganteum</i>	V/+ -3	V/1-4	V/1-4	V/+ -5
<i>Canopylium zemliae</i>	V/+ -3	V/+, 1	V/+ -3	IV/+ -2
<i>Drepanocladus vernicosus</i>	V/+ -3	V/+ -3	V/+ -3	
<i>Leocolea rutheana + Chyloscyphus sp.</i>	V/+ -2	V/+, 1	V/+1	V/+, 1

Прочие виды

<i>Alopecurus alpinus</i>	II/+	I/+	III/r, +	III/+
<i>Equisetum arvense</i>	I/r		II/+	III/r, +
<i>Eriophorum angustifolium</i>	V/1-2	V/+, 1	V/+ -5	V/+, 2
<i>Polygonum viviparum</i>	II/+, 1	II/+	II/+	IV/r, +
<i>Salix reptans</i>	I/+	V/+ -2	IV/r-3	V/r-1
<i>Saxifraga hirculus</i>	I/+	II/+	II/r-1	II/+
<i>Senecio atropurpureus</i>	I/+			
<i>Aulacomnium turgidum</i>	III/r			
<i>Tomenthypnum nitens</i>	III/r			

Примечание. Дополнительные виды с «r» или «+», встреченные по 1 разу в викариante Calliergon sarmentosum: *Aulacomnium palustre*, *Lloydia serotina*, *Pedicularis oederi*, *Ranunculus nivialis*, *Peltigera aphthosa*, *P. rufescens*, *Saxifraga nelsoniana*.

Acc. Rhytidio rugosi – Dryadetum punctatae ass. nova

Викариант	Tofieldia coccinea						Eritrichium villosum												Androsace chamaejasme s. l.																
Вариант							typical																												
Местоположение	K	K	K	K	K	K	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
Число видов в описании	65	69	72	65	66	78	82	62	79	68	76	69	59	78	65	79	73	64	58	52	60	51	51	57	60	63	61	68	54	68	51	56	59	59	
Номер описания	(1)	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	F

Характерные преферентные виды союза Oxytropidion nigrescentis

<i>Dryas punctata</i>	4	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	5	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	5	4	5	34
<i>Oxytropis nigrescens</i>	1	1	2	.	1	+	1	1	2	1	1	2	2	.	2	.	+	1	14

Диагностическая группа acc. Rhytidio rugosi – Dryadetum punctatae

<i>Astragalus subpolaris</i>	+	+	+	1	+	+	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	.	.	+	1	2	+	2	1	+	1	+	.	1	19	
<i>Minuartia arctica</i>	+	+	+	+	1	+	1	.	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	1	1	1	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	30
<i>Salix nummularia</i>	2	2	2	+	1	2	1	1	+	2	.	1	+	.	2	+	2	1	.	1	.	2	.	+	19
<i>Pogonatum urnigerum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	17
<i>Polytrichum piliferum</i>	1	.	.	.	1	.	.	+	9
<i>Rhytidium rugosum</i>	2	1	2	+	2	.	+	1	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	2	1	2	1	2	1	2	27	
<i>Tortula ruralis</i>	+	.	.	.	+	+	1	.	1	+	+	+	+	+	.	+	1	.	+	+	+	1	.	.	19
<i>Brvoria nitidula</i>	+	+	1	+	+	+	+	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	.	+	28
<i>Cetraria nivalis</i>	+	+	+	.	.	.	+	1	1	1	+	+	1	+	.	.	+	+	+	1	.	.	.	27
<i>Hypogymna subobscura</i>	+	.	.	+	+	.	1	+	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	1	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	28
<i>Pertusaria coriacea</i>	+	.	+	+	.	+	2	1	+	+	1	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	.	1	1	+	1	.	29

Дифференцирующие виды викарианта Tofieldia coccinea

<i>Arctous alpina</i>	1	+	1	+	1	1	6
<i>Betula nana</i>	+	+	+	+	+	+	6
<i>Claytonia joanneana</i>	+	+	+	4
<i>Dianthus repens</i>	+	+	+	+	4
<i>Hedysarum hedysaroides</i>	+	+	1	.	.	1	+	+	6
<i>Koeleria asiatica</i>	.	+	+	1	+	+	5
<i>Pedicularis capitata</i>	+	+	+	+	+	+	6
<i>P. dasvantha</i>	+	+	1	+	+	+	9
<i>Polygonum historta</i>	.	.	+	+	+	+	4
<i>Tofieldia coccinea</i>	1	1	1	+	1	1	6
<i>Vaccinium uliginosum</i>	2	2	3	+	2	2	7
<i>Valeriana capitata</i>	+	.	.	+	+	+	6
<i>Cladonia pleurota</i>	+	+	+	+	+	+	6

Дифференцирующие виды викарианта Eritrichium villosum

<i>Androsace triflora</i>	+	+	.	+	13
<i>Draba alpina</i>	+	.	+	+	+	.	+	+	+	+	1	+	.	+	+	20
<i>D. fladnizensis</i>	+	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	22
<i>Draba subcapitata</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	16
<i>Eritrichium villosum</i>	+	22
<i>Gastrolachmis affinis</i>	+	+	.	+	+	+	+	+	.	+	1	+	+	.	+	1	21
<i>Lloydia serotina</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	28
<i>Novosieversia glaciatis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	23
<i>Papaver polare</i>	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	27
<i>Pedicularis oederi</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	22
<i>Potentilla hyparctica</i>	+	.	.	+	+	+	+	+	13
<i>Salix polaris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	21
<i>Saussurea tilesii</i>	1	.	+	1	1	1	+	+	+	+	+	1	+	1	+	+	+	1	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	18
<i>Saxifraga cernua</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	24
<i>S. spinulosa</i>	1	r	+	.	+	+	.	.	+	1	.	+	+	+	+	1	1	+	1	+	.	+	1	1	.	23	
<i>Senecio resedifolius</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	23
<i>Racomitrium canescens</i>	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	1	1	20
<i>Thuidium abietinum</i>	+	.	+	+	+	+	+	.	+	2	+	2	+	1	+	.	.	19
<i>Parmelia omphalodes</i>	.	.	.	+	.	.	2	+	1	1	2	1	1	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	28
<i>Peltigera rufescens</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	+	.	+	15

Синоптическая таблица асс. *Gymnomitrio-Phippsietum concinnae* (Гум-Phi)
и *Deschampsio-Cerastietum regelii* (Des-Cer) Матвеева 1994

Ассоциация	Gym-Phi	Des-Cer	
Вариант		typical	<i>Deschampsia borealis</i>
Местоположение	P	P	P
Число описаний	14	12	10
Число видов в синтаксоне	31	36	39

Виды, общие для асс. *Gymnomitrio-Phippsietum concinnae* и *Deschampsio-Cerastietum regelii*

<i>Cerastium regelii</i>	V/r-1	V/1-3	V/+ -3
<i>Deschampsia borealis</i>	V/r-1	V/+, 1	V/2
<i>Draba glacialis</i>	V/r-1	IV/r-1	IV/r, +
<i>Oxyria digyna</i>	III/r	III/r-1	V/+
<i>Poa arctica</i>	V/+, 1	V/+, 1	V/+ -2
<i>Ranunculus nivalis</i>	III/r	IV/r-1	III/r, +
<i>Salix polaris</i>	III/r, +	III/r-1	V/r-2
<i>Saxifraga cernua</i>	V/+ -2	V/1, 2	IV/r, +
<i>S. hirculus</i>	II/r	II/r, 1	V/r, +
<i>S. hyperborea</i>	I/r, 1	II/r, +	
<i>S. nelsoniana</i>	III/r	IV/r, +	IV/r
<i>S. nivalis</i>	II/r	IV/r-1	IV/r, +
<i>Stellaria edwardsii</i>	III/r, +	I/+, 1	IV/r-1
<i>Anthelia juratzkana</i>	I/r	I/1, 2	II/r, +
<i>Bryum sp.</i>	IV/r-1	II/r, +	V/r-2
<i>Campylopus polygamum</i>	V/r-2	V/+, 1	V/+ -3
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	V/r-2	V/1-5	V/2-4
<i>Ecalypta alpina</i>	IV/+, 1	II/+, 1	IV/r, +
<i>Hygrohypnum polare</i>	II/r-1	II/+	III/+, 1

Дифференцирующие виды асс. *Gymnomitrio-Phippsietum concinnae*

<i>Phippsia concinna</i>	V/2, 3	IV/1, 2	I/r
<i>Brachythecium mildeanum</i>	IV/r, +		II/+
<i>Gymnomitrium coralloides</i>	V/3-5		II/r, +
<i>Preissia quadrata</i>	V/r-1	II/+	III/r, +

Дифференцирующие виды асс. *Deschampsio-Cerastietum regelii*

<i>Artemisia tilesii</i>	I/r	I/+, 1	II/r
<i>Cardamine pratensis</i>	II/r	V/r-1	III/r, +
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>		II/+, 1	III/r, +
<i>Equisetum arvense</i>		II/1, 2	IV/+, 1
<i>Festuca cryophila</i>		II/+	III V/+-1
<i>Lagotis minor</i>	I/r	V/r-1	V/r-1
<i>Luzula confusa</i>		III/+	V/r, +
<i>Nardosmia frigida</i>		III/+, 1	IV/r-2
<i>Pedicularis oederi</i>		II/r, +	III/r
<i>Polygonum viviparum</i>		II/r-1	V/r, +
<i>Ranunculus borealis</i>	II/r	IV/r-1	IV/r, +
<i>R. pygmaeus</i>	II/r	V/r-1	V/r, +
<i>Rumex arcticus</i>	I/r	II/r-1	V/r, +
<i>Saxifraga foliolosa</i>		II/r-1	II/r
<i>Racomitrium ericoides</i>	I/r	III/+, 1	IV/+ -2
<i>Cetraria delisei</i>		IV/r-2	IV/+, 2
<i>Cladonia synphycarpa</i>	II/r, +	II/+, 1	V/+, 1
<i>C. pyxidata</i>		II/+, 1	III/r, +
<i>Strattonostoc commune</i>		V/+ -2	V/+ -2

Дифференцирующие виды варианта typical

<i>Cochlearia arctica</i>	II/+	
<i>Minuartia biflora</i>	I/+	
<i>Poa alpina</i>	I/+, 1	
<i>Ranunculus sulphureus</i>	IV/+, 1	II/r
<i>Peltigera rufescens</i>	I/+	

Дифференцирующие виды варианта *Deschampsia borealis*

<i>Arctagrostis latifolia</i>		V +	III/r-1
<i>Carex arctisibirica</i>			IV/+ -2
<i>Epilobium davuricum</i>	II/r	II/r, +	IV/r-1
<i>Eutrema edwardsii</i>	V/r	V/r	IV/r
<i>Gastrolychnis apetala</i>		V/+	IV/r, +
<i>Juncus biglumis</i>	V/r	V/+	V/r-1
<i>Pedicularis sudetica</i>			III/r
<i>P. verticillata</i>		V/r	II/r, +
<i>Sagina intermedia</i>		V/r	IV/+
<i>Brachythecium turgidum</i>		V/1	IV/r, +
<i>Dicranum spadicicum</i>		V/+	IV/r, +
<i>Polytrichum juniperinum</i>			IV/r, +
<i>Tortella fragilis</i>			IV/r-2
<i>Cetraria ericetorum</i>			IV/r, +
<i>Lopadium coralloideum</i>			III/+ -2
Прочие виды			
<i>Alopecurus alpinus</i>	III/r, +	III/+, 1	III/r-2
<i>Draba oblongata</i>	III/r	V/r	II/r, +
<i>Eriophorum angustifolium</i>			III/+
<i>Minuartia rubella</i>	II/r		II/r
<i>Myosotis asiatica</i>	III/r, +	V/r, +	III/r
<i>Salix reptans</i>	II/r	III/r, +	IV/r, +
<i>Saxifraga cespitosa</i>	II/r	V/+	V/r
<i>S. hieracifolia</i>	III/r, +	V/r-1	V/+
<i>Distichium capillaceum</i>	V/+ -2	II/+, 1	V/r-1
<i>Pohlia sp.</i>	II/+, 1		II/r
<i>Tetraplodon mnioides</i>	II/+		
<i>Solorina saccata</i>	V/r	V/+	II/r, +
<i>S. spongiosa</i>	II/r, +		V/r
<i>Stereocaulon alpinum</i>	II/r	V/+	III/r, +

Примечание. Дополнительные виды с «r» или «+», встреченные в асс. *Gymmonitrio - Phippsietum concinnae*: 1 раз — *Lloydia serotina*, *Papaver polare*, *Taraxacum arcticum*, *Peltigera spuria*; 2 раза — *Toninia lobulata*; в асс. *Deschampsio - Cerastietum regelii*: 1 раз — *Carex saxatilis*, *C. stans*, *Draba pseudopilosa*, *Dryas punctata*, *Nardosmia gmelinii*, *Parva nudicaulis*, *Ranunculus hyperboreus*, *Saxifraga tenuis*; *Blepharostoma trichophyllum*, *Calliergon giganteum*, *Cratoneuron curvicaule*, *Orthocaulis kunzeanus*, *Orthothecium chryseum*, *Pogonatum urnigerum*, *Ptilidium ciliare*, *Timmia austriaca*; *Cladonia coccifera*, *C. macruceras*, *Dactylina arctica*, *Nephroma expallidum*, *Pannaria pezizoides*, *Peltigera aphthosa*; 2 раза — *Oncophorus wahlenbergii*; *Blastenia tetraspora*, *Cuticularia sphaeroides*.

Начальная стадия формирования зональной асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* Матвеева, 1994: *Timmia austriaca* – *Saussurea tilesii* comm. type var. *Inops*

Местоположение	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р
Число видов в описании	12	19	19	15	16	16	20	18	18	18	18	17	
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	F

Виды, общие для всей сукцессионной серии

<i>Alopecurus alpinus</i>	1	1	1	.	1	1	1	.	1	1	1	.	9
<i>Cerastium bialynickii</i>	г	г	г	г	г	5
<i>C. maximum</i>	+	1
<i>Draba alpina</i>	+	+	+	+	.	.	.	1	1	1	+	+	9
<i>Festuca brachyphylla</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
<i>Papaver polare</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
<i>Parrya nudicaulis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12
<i>Senecio resedifolius</i>	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	+	+	12
<i>Myosotis asiatica</i>	1	1	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	11
<i>Saussurea tilesii</i>	.	1	1	1	1	1	1	1	.	1	1	+	10

Виды, общие для стадий 1–3

<i>Androsace triflora</i>	.	г	+	+	.	.	.	+	+	г	.	+	7
<i>Arnica iljinii</i>	.	.	+	.	+	+	+	.	.	+	.	.	5
<i>Delphinium middendorffii</i>	+	+	+	.	1	1	1	1	1	1	1	1	11
<i>Festuca cryophila</i>	+	+	1	1	.	1	1	1	+	+	+	+	11
<i>Galium boreale</i>	+	1
<i>Lagotis minor</i>	.	+	+	.	.	+	+	+	6
<i>Lloydia serotina</i>	.	1	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	10
<i>Pedicularis verticillata</i>	+	г	.	+	3
<i>Poa alpigena</i>	1	1	1	+	+	+	+	1	1	1	1	1	12
<i>Taraxacum arcticum</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	.	.	4

Дифференцирующая группа *Timmia austriaca* – *Saussurea tilesii* comm. type (1–2-я стадии)

<i>Pachypleurum alpinum</i>	.	г	+	.	1	.	+	.	+	.	.	.	5
<i>Taraxacum macilentum</i>	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	.	11

Дифференцирующая группа *Timmia austriaca* – *Saussurea tilesii* comm. type var. *Inops* (1-я стадия)

<i>Erigeron eriocephalus</i>	.	г	.	+	2
<i>Roegneria borealis</i>	.	+	1
<i>Artemisia tilesii</i>	+	.	.	+	+	4

Константные виды 2–4-й стадий

<i>Astragalus umbellatus</i>	.	.	+	.	+	.	+	3
<i>Minuartia rubella</i>	г	.	.	.	1
<i>Valeriana capitata</i>	.	г	г	2

Дифференцирующие виды 2–3-й стадий

<i>Cortusa mathioli</i>	г	г	2
<i>Eritrichium villosum</i>	+	.	+	+	3
<i>Ranunculus borealis</i>	+	+	2

Дифференцирующие виды *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* (3–4-я стадия)

<i>Draba fladnizensis</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	1	.	.	1	4
<i>Saxifraga cernua</i>	.	.	+	+	г	.	3

Стадии формирования зональной ассоциации *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani*

Ассоциация/тип сообщества	Timmia austriaca-Saussurea tilesii comm. type																			
	typical										Dryas punctata									
Вариант	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
Местоположение	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Число видов в описании	51	47	34	47	47	56	54	67	50	51	56	49	47	63	51	64	61	60	59	53
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20

Виды, общие для всей сукцессионной серии

<i>Alopecurus alpinus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	1	1	1	1	1	1
<i>Cerastium bialynickii</i>	r	+	.	r	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	r	.	r	r	+
<i>C. maximum</i>	+	+	.	r	.	.	+
<i>Draba alpina</i>	+	.	.	1	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	1	+
<i>Festuca brachyphylla</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Myosotis asiatica</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Papaver polare</i>	1	+	1	1	1	1	+	1	1	1	1	+	+	1	1	1	1	1	1	1
<i>Parrya nudicaulis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Saussurea tilesii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	1	1	.	+	+	+
<i>Senecio resedifolius</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Виды, общие для стадий 1–3

<i>Androsace triflora</i>	+	+	+	1	1	1	1	1	+	.	+	+	+	+	1	1	1	1	+	+
<i>Arnica iljinii</i>	.	1	+	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Delphinium middendorffii</i>	+	1	1	+	1	1	1	1	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+
<i>Festuca cryophila</i>	+	1	.	+	+	+	+	r	1	1	+	.	.	r	r	+	+	+	+	.
<i>Galium boreale</i>	1	r	+
<i>Lagotis minor</i>	+	+	.	+	.	+	r	r	.	1	+	+	+	+	+	+
<i>Lloydia serotina</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pedicularis verticillata</i>	+	1	.	+	.	+	.	.	+	+	r	.	+	+	.	+	+	.	.	+
<i>Poa alpigena</i>	+	1	+	1	1	1	1	1	1	1	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Potentilla stipularis</i>	r
<i>Taraxacum arcticum</i>	+	+	.	+	.	+	+	+	+	r

Дифференцирующая группа *Timmia austriaca-Saussurea tilesii* comm. type (1–2-я стадии)

<i>Pachypleurum alpinum</i>	+	+	.	+	.	r	r
<i>Taraxacum macilentum</i>	+	.	+	+	+	+	+	+	+

Константные виды 2–4-й стадий

<i>Astragalus umbellatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dryas punctata</i>	.	1	.	.	+	+	.	1	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2
<i>Eutrema edwardsii</i>	1	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Luzula confusa</i>	+	.	.	+	.	.	.	+	+	r	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+
<i>Minuartia rubella</i>	r	+	.	.	+	+	+	r	r	r	r	r	r	+	+	r
<i>Nardosmia gmelinii</i>	+	1	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pedicularis oederi</i>	+	+	+	1	+	1	1	1	1	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	+
<i>Poa arctica</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	+
<i>Salix reptans</i>	+	.	.	+	.	+	+	+	.	.	+	1	1	.	+	+	+	+	+	.
<i>Silene paucifolia</i>	+	1	+	+	.	1	.	+	+	+	+	+	.	1	.	+	.	+	+	r
<i>Thalictrum alpinum</i>	.	+	.	.	.	1	.	+	.	r	r	r
<i>Valeriana capitata</i>	1	1	1	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Brachythecium mildeanum</i>	+	.	+	.	.	.	+
<i>Ditrichum flexicaule</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	+	+	+
<i>Distichum capillaceum</i>	+	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Drepanocladus uncinatus</i>	+	2	1	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	1
<i>Hylocomium alaskanum</i>	+	+	+	1	1	1	+	1	+	+	1	1	1	1	+	1	1	1	1	+
<i>Tomenthypnum nitens</i>	.	+	.	.	r	r	.	+	.	.	.	+	+	.	+
<i>Nephroma expallidum</i>	+	+	+	+	+	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+
<i>Pachyospora verrucosa</i>	+	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Peltigera aphthosa</i>	+	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>P. polydactyla</i>	+	+	r	.	+	+
<i>P. rufescens</i>	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. spuria</i>	+	.	r	.	.	+	r
<i>Stereocaulon alpinum</i>	+	+	.	.	+	+	+	+	1	1	.	.	.	r	+	+	+	+	+	1
<i>Sticta arctica</i>	+	+	+
<i>Thamnochloa vermicularis</i>	.	.	+	1	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1

Matveyeva, 1994

Carici arctisibiricae – *Hylocomietum alaskani* विकारान्त typical
var. *Hedysarum arcticum*

P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	F	
66	58	63	55	73	76	60	73	58	59	67	63	61	77	85	74	87	86	100	78	81	85	91		
22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	F	
l	+	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	+	+	+	+	+	+	+	+	+	45	
.	.	+	+	r	+	+	r	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	36	
.	.	+	.	+	r	8	
+	r	+	r	r	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	38	
l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	+	l	l	l	l	l	l	l	l	45	
l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	+	l	+	l	+	l	+	l	l	44	
l	+	+	+	+	+	l	l	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	.	.	r	+	42
+	l	l	+	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	+	+	+	l	+	+	+	+	+	43	
+	+	+	.	+	l	l	l	l	l	+	+	.	+	+	+	+	r	r	.	.	r	.	37	
l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	+	+	+	+	+	+	l	+	+	.	43	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	33	
.	.	l	.	.	+	.	+	16	
+	l	l	l	+	l	l	l	l	l	l	l	l	r	+	+	.	r	38	
+	l	l	l	r	+	l	l	l	l	l	l	.	.	.	+	29.	
.	l	.	+	+	6	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	r	l	.	+	.	r	.	.	r	+	.	.	30	
+	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	+	+	35	
l	l	+	l	r	+	l	l	l	l	l	l	.	.	.	+	26	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	l	.	.	+	.	r	r	.	.	.	37	
.	.	.	+	2	
.	.	.	.	+	+	16	
.	8	
.	5	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	44	
2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	l	l	l	l	l	41	
+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	l	l	40
+	l	l	+	+	l	l	l	l	.	l	l	l	+	+	+	+	+	r	r	+	l	+	36	
r	.	+	.	.	+	r	.	r	r	r	r	l	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	31	
+	l	+	+	+	l	l	l	l	l	l	l	+	+	+	+	+	+	r	+	+	+	+	44	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	.	+	+	+	+	+	.	r	r	+	41	
l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	44	
+	l	l	+	l	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	l	l	l	l	+	34	
+	l	l	l	r	l	l	l	l	l	l	l	+	+	+	+	+	r	+	+	.	.	.	35	
r	.	.	+	+	r	r	r	r	.	r	.	.	r	.	15	
l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	+	r	+	+	+	+	+	.	.	42	
.	+	+	+	6	
l	l	+	+	+	l	l	+	+	+	+	+	+	+	l	l	l	l	+	+	l	l	l	44	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	45	
l	2	l	l	l	l	l	l	+	l	l	l	l	l	+	+	+	+	+	+	+	+	+	44	
2	2	2	2	2	2	2	2	l	2	2	2	2	4	4	4	4	4	l	4	4	4	4	44	
.	l	l	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	27	
+	.	+	+	+	+	+	l	+	+	+	+	+	+	l	+	+	+	l	l	l	l	+	34	
+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	l	l	+	+	42	
l	+	+	+	+	+	+	l	l	l	l	l	l	l	+	l	+	+	l	l	l	l	l	43	
.	+	+	.	+	+	+	10	
+	+	+	+	+	l	l	l	l	l	l	l	l	+	+	+	+	+	l	l	l	l	l	43	
+	+	.	.	.	r	.	r	r	.	r	r	+	.	+	.	+	+	.	.	r	r	.	20	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	r	r	r	r	r	+	39	
+	r	.	.	r	.	+	.	.	+	.	+	+	+	.	.	.	12	
+	+	+	+	+	+	l	+	+	+	l	l	l	+	+	+	+	l	l	l	l	l	.	40	

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
----------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Виды, общие для 2–3-й стадии

<i>Cortusa matthioli</i>	+	+	.	+	l	l	l	r	l	+	.	l	+	+	+	+	+	+	+	+	R	
<i>Eritrichium villosum</i>	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l
<i>Ranunculus borealis</i>	+	+	.	l	+	+	l	+	l	l	+	+	+	+	+	.	.	
<i>Hypnum revolutum</i>	l	l	.	l	l	l	l	l	l	l	.	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	
<i>Caloplaca stillicidiorum</i>	+	+	+	+	+	.	+	+	+	.	
<i>Collema tenax</i>	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	.	

Дифференцирующая группа *Timmia austriaca*-*Saussurea tulesii* comm. type var. typical (2-я стадия)

<i>Potentilla hyperbatica</i>	.	.	+	.	.	.	r	+	.	.	.	+	+
<i>Barbilophozia barbata</i>	+	+	+	+	+	+	+	.
<i>Bryocryptophyllum recurvirostre</i>	+	+	+	+	.	.	.
<i>Cirriphyllum cirrosium</i>	+	.	.	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	.
<i>Entodon concinnus</i>	+	+	+	r	+	+	.	+	.	.	.
<i>Polytrichum alpinum</i>	.	.	+	+	+	+	r	r	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Thuidium abietinum</i>	.	.	+	+	+	+	.	+	+	l	+	l	l	l	+	+	+	+	+	+	+
<i>Timmia austriaca</i>	l	+	+	l	l	l	.	l	+	+	.	.	.	l	l	l	l	l	l	l	l
<i>Tortula ruralis</i>	.	+	+	l	l	+	l	l	+	+	+	+	+	l	l	l	l	l	l	l	+
<i>Leptogium sinuatum</i>	+	.	.	l	l	l	l	l	+	.	l	l	l	l	.

Дифференцирующая группа асс. *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* (стадии 3–4)

<i>Arctagrostis latifolia</i>
<i>Cardamine bellidifolia</i>	r	r	.	.	.	r	.
<i>Carex arctisibirica</i>	+	.	.	r	+	+
<i>Draba oblongata</i>	r	.	r	r	.	r	.	.	.
<i>Gastrolychnis apetala</i>
<i>Luzula nivalis</i>	r	.	.	.	+	r	.	.	+	+	+
<i>Minuartia macrocarpa</i>	+	.	.	.	r
<i>Polygonum bistorta</i>
<i>P. viviparum</i>	.	l	+	+	+	.	r	.	.	.	r	r	.	+	.
<i>Salix polaris</i>	+	r
<i>Saxifraga cernua</i>	.	.	+	r
<i>S. cespitosa</i>	.	r	+	+
<i>S. nelsoniana</i>	.	.	.	r	r	.	r	.	r	.	r	r	.	.	r	+
<i>S. spinulosa</i>	.	l	.	.	+	.	.	+	+	+	.	l	.	l	l	l	l	l	+	+	+
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	r	r	r
<i>Aulacomnium turgidum</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.	r	.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polytrichum juniperinum</i>
<i>Blastenia tetraspora</i>	+	.
<i>Buellia dactylospora</i>	+	.
<i>Caloplaca tirolensis</i>	+
<i>Cetraria cucullata</i>	+
<i>Cladonia pocillum</i>	r	.	r
<i>C. pyxidata</i>	+	.	r	r	r	r	.
<i>Lecanora epibryon</i>	+	.	+	+	.
<i>Lecidea</i> sp.	r	r	.	.	+
<i>Lopadium pezizoideum</i>	+	+	.	.	.
<i>Psaroma hypnorum</i>	+	+	.	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+
<i>Rinodina turfacea</i>	+

Дифференцирующая группа *Carici arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* var. *Hedysarum arcticum*

<i>Astragalus subpolaris</i>	.	l	+	.	l	l	l	+	.
<i>Hedysarum hedysaroides</i>
<i>Campylium stellatum</i>

Дифференцирующие виды *Carex arctisibiricae* – *Hylocomietum alaskani* (4-я стадия)

<i>Deschampsia borealis</i>
<i>Draba fladnizensis</i>	+	+	+	r	+	
<i>D. micropetala</i>
<i>Epilobium davuricum</i>
<i>Eriophorum vaginatum</i>
<i>Juncus biglumis</i>

22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	F	
.	.	+	.	г	.	.	г	г	22
+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.	+	.	г	.	г	.	г	.	.	.	39
.	+	.	.	г	г	г	г	г	г	г	г	21
.	2	+	.	+	1	1	+	+	+	+	+	+	30
.	+	+	.	+	+	.	+	+	14
.	+	+	14
.	г	7
.	+	10
.	+	+	6
.	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.	.	21
.	8
.	.	.	.	+	17
.	.	.	.	+	+	.	+	+	+	.	.	.	+	24
.	+	.	.	.	+	.	+	+	.	+	+	+	24
.	+	.	.	.	+	+	+	24
.	11
+	.	+	.	+	+	1	.	г	г	+	г	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	20
г	.	+	.	г	г	.	г	.	.	+	.	+	+	+	+	г	.	+	+	.	+	г	.	18
2	+	1	2	1	1	1	1	1	1	3	2	1	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	.	27
+	.	г	.	+	+	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	г	г	.	+	+	+	+	.	22
г	.	+	+	г	г	+	.	+	+	.	.	+	г	г	+	+	г	+	г	+	г	+	.	18
1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	.	31
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	33
.	.	.	.	г	.	.	г	г	.	.	.	г	4
+	+	+	+	+	.	+	г	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	30
+	.	г	.	г	+	+	.	г	+	.	.	1	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	.	19
г	.	.	г	.	.	г	г	г	г	+	.	.	г	+	+	г	г	г	г	г	г	г	.	17
+	.	+	.	.	+	+	+	.	г	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	21
+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	г	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	1	1	+	29
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.	33
+	.	+	.	г	г	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	23
1	1	1	.	1	1	1	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.	31
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	23
.	+	+	3
.	+	+	3
.	+	+	4
.	.	.	+	.	г	.	г	+	+	.	+	г	.	.	г	г	г	11
+	+	+	+	+	+	г	+	.	.	.	+	12
+	+	+	+	+	г	.	г	г	г	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	.	28
.	+	+	.	+	+	1	+	+	.	.	+	+	14
.	+	.	+	+	г	+	+	9
.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	10
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	33
+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	20

3-я стадия)

+	2	1	1	1	1	1	1	1	.	.	+	.	+	+	+	.	20	
г	.	+	+	+	+	+	+	+	г	.	.	.	+	+	.	23	
.	.	+	+	+	г	г	.	11

.	+	+	+	.	.	.	+	.	+	+	+	+	г	.	+	+	г	+	.	13
+	г	г	.	+	+	+	+	г	г	г	г	г	г	г	18
.	+	+	.	г	1	г	.	г	г	г	.	8
.	+	+	.	г	г	г	г	.	8
.	г	.	.	г	г	г	4
.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	10

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
<i>Novosieversia glacialis</i>
<i>Polemonium acutiflorum</i>	+	.	.	.
<i>Rumex pseudoxyria</i>
<i>Sagina intermedia</i>
<i>Saxifraga hieracifolia</i>	г	г
<i>S. nivalis</i>
<i>Bryum</i> sp.
<i>Dicranum elongatum</i>
<i>D. spadicewm</i>
<i>Encalypta alpina</i>
<i>Polytrichum strictum</i>
<i>Ptilidium ciliare</i>
<i>Racomitrium lanuginosum</i>
<i>Tetraplodon mnioides</i>	+
<i>Biatorella contigua</i>
<i>Cladonia amaurocraea</i>
<i>C. gracilis</i>
<i>Dactylina arctica</i>
<i>Ochrolechia frigida</i>	+
<i>Pertusaria bryontha</i>
<i>Solorina saccata</i>
<i>Toninia lobulata</i>

Примечание. Виды, не включенные в таблицу встречены: 1 раз – *Draba hirta* (1), *Gastrolychnis Pyrola grandiflora* (40), *Ranunculus affinis* (43), *R. sulphureus* (43), *Saxifraga oppositifolia* (8), *Trisetum spica* (41), *L. ventricosa* (37), *Pohlia* sp. (14), *Racomitrium canescens* (40), *Rhytidium rugosum* (14), *Tortella fragilis* (40), *P. venosa* (39), *Placidopsis cervinula* (44); 2 раза – *Pedicularis hirsuta* (36, 40); *Cratoneuron curvicaule* (53), *Myurella julacea* (14, 15), *Oncophorus wahlenbergii* (36, 44), *Preissia quadrata* (38, 41), *Tritomaria quinilium* (41, 42, 43), *Salix lanata* (6, 7, 8); *Peltolepis grandis* (52, 53, 54); *Baeomyces carneus* (35, 39, 40), *Blastescida* (16, 31, 44), *Sphaerophorus globosus* (26, 37, 38).

22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	F		
.	+	+	г	г	г	г	+	.	.	.	7	
.	г	.	.	.	г	г	4	
.	+	+	г	.	+	+	+	+	+	г	+	г	+	.	13		
.	г	.	.	г	+	+	+	.	6	
+	.	.	.	г	г	.	г	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	17	
.	+	г	+	г	.	.	г	г	г	г	.	8	
.	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	9	
.	+	.	+	+	+	+	+	+	6	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	11	
.	l	l	l	l	l	l	l	l	l	l	9	
.	+	+	5
.	l	+	l	+	+	+	+	+	l	l	10	
.	+	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	11	
.	г	г	.	г	.	.	.	5	
.	+	+	l	+	+	+	+	l	l	10	
.	+	+	+	.	+	l	+	+	+	9	
.	+	.	.	.	+	+	l	+	+	+	8	
.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	12	
.	+	+	+	+	+	l	l	l	+	+	+	13	
.	+	+	+	+	l	+	+	+	+	11	
.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	8	
.	l	l	l	l	l	l	l	l	l	.	9	

affinis (40), *Luzula tundricola* (27), *Minuartia arctica* (11), *Nardosmia frigida* (42), *Pedicularis amoena* (16), *tum* 15); *Campylium polygonum* (14), *Cephalozia subdentata* (40), *Hypnum vaucheri* (14), *Lophozia alpestris* (44), *Tortula mucronifolia* (34), *Cladonia macroceras* (39), *Ochrolechia lapuensis* (39), *Peltigera glomerata* (40, 44), *Disrichum inclinatum* (7, 15), *Hypnum bambergeri* (40, 41), *H. subplicatile* (40, 42), *Leiocolea* sp. (50, *quedentata* (40, 41); *Collema undulatum* (5, 8), *Pertusaria octomela* (39, 40); 3 раза – *Eriophorum angustifolia tetraspora* (5, 21, 30), *Hypogynnia subobscura* (52, 54, 56), *Pannaria pezizoides* (40, 41, 42), *Rimodina ro-*

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Изменения флористического состава на зональном градиенте в Арктике	14
Глава 2. Ландшафтно-зональное распределение видов	37
Глава 3. Основные растительные сообщества Таймыра и их ландшафтно-зональное распределение	63
Глава 4. Видовая структура арктических сообществ (анализ альфа-разнообразия)	90
Глава 5. Пространственная структура растительных сообществ высоких широт	111
Глава 6. Динамические процессы в арктических сообществах и зональный климатический градиент	127
Глава 7. Зональное деление Таймыра как модель широтной дифференциации растительного покрова Заполярья	145
Выводы	163
Summary	166
Литература	168
Приложения	180

CONTENTS

Introduction	3
Chapter 1. Changes of floristic composition on the zonal gradient in the Arctic	14
Chapter 2. Zonal landscape distribution of species	37
Chapter 3. Main Taymyr plant communities and their zonal landscape distribution	63
Chapter 4. Species structure of the arctic plant communities (an analysis of alfa-diversity).....	90
Chapter 5. Spatial structure of plant communities in the high latitudes	111
Chapter 6. The dynamic processes in the arctic communities and zonal landscape gradient	127
Chapter 7. Zonal division of Taymyr as a model of latitudinal differentiation of plant cover in the polar regions	145
Conclusions	163
Summary (Engl.)	166
References	168
Appendix	180

Н. В. Матвеева

ЗОНАЛЬНОСТЬ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ АРКТИКИ

ТРУДЫ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА им. В. Л. КОМАРОВА

Выпуск 21

Редактор

Лукомская Светлана Ивановна

Подписано в печать 22.01.98 г. Формат 70x108^{1/16}. Объем 13,75 п.л.

Печать офсетная. Тираж 400 экз. Заказ 640.

ОАО ПП-3. 191104. С.-Петербург, Литейный пр., 55