

АКАДЕМИЯ  
НАУК  
СССР

СТРУКТУРА  
И ФУНКЦИИ  
БИОГЕОЦЕНОЗОВ  
ТАЙМЫРСКОЙ  
ТУНДРЫ

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БИОСФЕРЫ  
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

СТРУКТУРА  
И ФУНКЦИИ  
БИОГЕОЦЕНОЗОВ  
ТАЙМЫРСКОЙ  
ТУНДРЫ



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

Ленинградское отделение

1978

В сборник включено 15 работ, основанных на многолетних исследованиях авторов на Тарейском биогеоценологическом стационаре, который расположен на Западном Таймыре, в среднем течении реки Пясины. Статьи посвящены изучению микроклимата, почв, растительного и животного мира, а также взаимосвязям между различными компонентами биосферы. В сборник, кроме того, помещены работы, касающиеся жизненных форм, фенологии и семенной продуктивности цветковых растений, а также по флоре и экологии грибов и водорослей, которые играют большую роль в биогеоценозах тундры.

Ответственные редакторы

засл. деят. науки РСФСР, проф.,  
докт. биол. наук Б. А. Т и х о м и р о в ,  
докт. биол. наук Б. А. Т о м и л и н

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Сборник „Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры“ представляет собой продолжение серии трудов, выпускавшихся ранее под названием „Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность“ (т.1, 1971; т.2, 1973). В этих книгах публиковались работы, касающиеся изучения структурных и функциональных особенностей тундровых биогеоценозов стационара Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР „Тарее“.

Стационар был основан в 1965 г.; он расположен в среднем течении р. Пясины на полуострове Таймыр. Он создан по инициативе выдающегося советского ботаника и тундроведа, прекрасного организатора, заслуженного деятеля науки, профессора Б. А. Тихомирова (1909–1976). Борис Анатольевич был крупнейшим знатоком флоры и растительности Крайнего Севера Советского Союза и зарубежных стран. Большое внимание Б. А. Тихомиров уделял также изучению характера взаимоотношений различных компонентов биогеоценоза со всеми факторами косной и биокосной среды, а также изучению взаимоотношений между различными компонентами этих природных комплексов. Таким образом, Б. А. Тихомиров был одним из первых последователей учения академика В. Н. Сукачева о биогеоценозах. В связи с этим проводившиеся в Тарее работы касались изучения климата, почв, микроорганизмов, растительного и животного мира стационара. Большое влияние на развитие исследований оказала также осуществлявшаяся в эти годы Международная биологическая программа (МБП). Борис Анатольевич не дожил до выхода в свет данного сборника, однако он принимал самое активное участие в его составлении.

Данный сборник включает 15 работ, основанных на многолетних исследованиях авторов.

В статье Е. Н. Романовой приводятся сведения о климатических процессах, протекающих в приземных слоях воздуха и верхних слоях тундровых почв.

В работе В. Д. Васильевской и Г. А. Колпашиковой излагаются материалы, касающиеся динамики химического состава почвенных растворов и природных вод; в ней также сообщается об изменении влажности и кислотности почв в разных условиях.

Статья А. Д. Виталь содержит материалы в отношении прироста арктических растений, работа Т. Г. Полозовой и Н. М. Деевой касается ритмики их развития, а статья Е. А. Ходачек – семенной продуктивности.

В сборнике приводится карта растительности Тарейского стационара (Н. В. Матвеева); в него включена и большая работа Т. Г. Полозовой, посвященная жизненным формам сосудистых растений.

В книге имеются статьи, посвященные споровым растениям. Одна из них касается водорослей (В. И. Михайлов), две – грибов (Н. В. Смирнова, И. В. Степачова, Б. А. Томилин). Три статьи посвящены экологии и численности различных представителей беспозвоночных животных (С. И. Ананьева, Л. Л. Кузьмин, Н. Н. Смирнов, Ю. И. Чернов). Сборник заканчивается небольшой, но интересной заметкой В. А. Орлова о видовом составе позвоночных животных.

Все затронутые в сборнике вопросы имеют важное научное значение, решение их будет способствовать лучшему пониманию сложных процессов, которые протекают в тундровых экосистемах.

Б. А. Томилин

Метеорологические процессы, происходящие в приземном слое воздуха и верхних слоях почвы, определяют типы биогеоценоза. В связи с этим мозаичность микроклиматических условий создает пестроту биогеоценозов в пределах единого ландшафта.

Особенно важен учет микроклиматической изменчивости в неблагоприятных климатических условиях, в которых какой-либо из метеорологических факторов лимитирует развитие биоценозов. В условиях жаркого, сухого климата (пустыни, полупустыни) развитие ценозов определяется наличием влаги. В северных ландшафтах (тундровых, лесотундровых) решающим фактором является тепло. На севере в связи с низким положением солнца над горизонтом количество приходящего тепла очень сильно варьирует в зависимости от рельефа. Южные склоны с крутизной  $20-25^\circ$  получают прямой радиации в околополуденные часы в 1.5 раза больше, чем ровные участки, а северные, напротив, меньше (Голубова, 1967). Это одна из причин, обуславливающих сильную термическую неоднородность, которая приводит к пространственной изменчивости биогеоценозов в пределах небольших территорий.

Использование данных наблюдений метеорологических станций для условий континентальной тундры очень ограничено вследствие редкой их сети. Подавляющее большинство метеорологических станций расположено на побережье Северного Ледовитого океана и его островах, и данные этих станций характерны для морского климата, т.е. для прибрежной полосы Таймырского полуострова. Даже в учебной литературе утверждается, что для высоких широт и в летнее время характерно отсутствие выраженного суточного хода метеоэлементов (Курс метеорологии, 1962).

Данные наблюдений показали, что во внутренних частях Таймырского полуострова суточные амплитуды температуры воздуха ( $A^t$ ) примерно такие же, как в умеренных широтах (Романова, 1971). Режимные материалы подтверждают, что на материковых станциях летом наблюдаются значительные суточные амплитуды. На побережье  $A^t$  меньше, чем на других станциях, и не превышает  $1.5^\circ$ , т.е. суточный ход почти не выражен.

В работе С. М. Дониной (1965), посвященной рассмотрению суточного хода температуры в высоких широтах, отмечено, что

на материковых станциях в июле наблюдается значительно большая  $A^t$ , чем на прибрежных, расположенных на той же широте. В упомянутой работе не уделено достаточного внимания особенностям режима температуры континентальных и морских метеорологических станций высоких широт. Выраженный ход температуры С. М. Доина называет „неправильным“, ссылаясь на очень большую повторяемость пасмурной погоды в высоких широтах. Этот вывод, однако, справедлив только для морских и прибрежных районов.

С помощью режимных материалов можно дать характеристику климата лишь крупными штрихами. Для детальной оценки метеорологических условий существования биоценозов необходимо проведение специальных микроклиматических наблюдений.

Материалы полевых исследований по микроклимату, проводившиеся в 1966, 1967, 1970 гг. на Таймырском биогеоценологическом стационаре Ботанического института АН СССР, позволили разобраться в физике метеорологических процессов, протекающих в приземных слоях воздуха и верхних слоях почвы в тундровой зоне (Романова, 1971, 1972). Полученные выводы, естественно, можно распространять на территории, сходные по микроклиматообразующим признакам, но не охваченные специальными наблюдениями. Надежной корректировкой результатов микроклиматической интерполяции являются режимные данные.

В пределах Таймырского биогеоценологического стационара следует различать микроклиматы различных типов тундры: пятнистой и бугорковой, полигонального болота, яров. Перечисленные типы тундрового ландшафта имеют совершенно четкие микроклиматические различия, улавливаемые наблюдениями в приземном слое воздуха, до высоты 1,5–2,0 м, а также на поверхности и в глубине почвы на участках без выраженного нанорельефа.

Микроклиматы таких участков являются как бы фоном, на котором под влиянием нанорельефа создается чрезвычайно большая пестрота метеорологических условий в самом припочвенном слое воздуха и в верхних слоях почвы. Метеорологические различия, обусловленные нанорельефом, можно называть наноклиматическими. Так, например, в пятнистой тундре к элементам нанорельефа относятся медальоны, в бугорковой – бугорки.

Термин „наноклимат“ новый, пока не включен в официальную метеорологическую терминологию (Хромов, Мамонтова, 1963). Но при детальном изучении метеорологического режима высоких широт пользоваться этим термином необходимо. Влияние наноклиматических различий на мозаичность тундровых биоценозов бесспорно.

В данной работе будут последовательно рассмотрены микроклиматы разных типов тундры и их наноклиматические особенности.

## ПЯТНИСТЫЕ И БУГОРКОВЫЕ ТУНДРЫ

Пятнистые и бугорковые тундры занимают большой процент площади в районе Таймырского стационара. По микроклиматическим особенностям бугорковая и пятнистая тундра различаются очень мало. Оба типа тундр близки и в морфологическом отношении.

При микроклиматических исследованиях и пятнистая, и бугорковая тундры могут быть использованы в качестве контрольных точек, т.е. исследования на других участках тундры (болотах, ярах) нужно сравнивать с данными, полученными на пятнистой или бугорковой тундрах, и производить по ним увязку эпизодических наблюдений с данными метеорологических станций.

По данным полевых исследований 1966 и 1967 гг., были получены количественные показатели микроклиматической изменчивости в тундровом ландшафте в разгар полярного лета (июль). Но микроклиматические различия между разными типами тундр и в элементах нанорельефа весной, летом и осенью характеризуются не только количественными, а в ряде случаев качественно иными соотношениями. Наблюдения 1970 г., проведенные З.А. Уткиной, позволяют проследить микроклиматическую изменчивость различных типов тундр в период перехода от лета к осени и в раннеосенний период.

Рассмотрим, как менялась суточная амплитуда температуры воздуха в течение суток на пятнистой тундре (рис.1). В конце июля суточный ход температуры воздуха выражен четко, амплитуда составляет  $11^{\circ}$ . К середине августа в связи с уменьшением притока солнечной радиации происходит понижение общего уровня температуры, и амплитуда за ясные сутки уменьшается до  $7^{\circ}$ . К концу августа-началу сентября амплитуда уменьшается еще больше: 29-30 августа она составляет  $3.4^{\circ}$ , а 3-4 сентября -  $3.0^{\circ}$ .

Большое значение для растений имеет перепад температур в припочвенном двадцатисантиметровом слое воздуха и в почве на разных глубинах. На рис.2 приводится суточный ход разностей температуры воздуха на высоте 20 см ( $t^{20}$ ) и почвы на глубине 5 см ( $t_5$ ) (а) и 20 см ( $t_{20}$ ) (б) на пятнистой тундре.

В конце июля рассматриваемые разности  $t^{20}-t_5$  и  $t^{20}-t_{20}$  положительны в течение всех суток. Максимальные различия  $t_{20}-t_5$  наблюдаются в дневные часы и составляют приблизительно  $14^{\circ}$ , минимальные ночью -  $3.5^{\circ}$ .<sup>1</sup> Разности  $t^{20}-t_{20}$  еще больше: днем достигают  $20^{\circ}$ , ночью -  $8.5^{\circ}$ . Суточная амплитуда разностей температур  $t^{20}-t_5$  около  $10.5^{\circ}$ , в слое  $t^{20}-t_{20}$  несколько больше - примерно  $11.5^{\circ}$ . Эти значения очень близки к величинам суточных амплитуд температуры воздуха, что вполне понятно, поскольку су-

<sup>1</sup>  $t^{20}$  - температура воздуха на высоте 20 см;  $t_5, t_{20}$  - температура почвы на глубинах 5 и 20 см.



точный ход температуры почвы в пятнистой тундре выражен слабо.

К середине августа разности температур почва-воздух уменьшаются (рис.2). Наибольшие значения  $t^{20} - t_5$  составляют

днем  $7^{\circ}$ , а ночью эти разности имеют небольшие отрицательные значения: почва становится немного теплее воздуха. Разности  $t^{20} - t_{20}$  также уменьшаются: днем значения их не превышают  $9^{\circ}$ , ночью сохраняются небольшие ( $1^{\circ}$ ) положительные значения. Суточные амплитуды рассматриваемых разностей уменьшаются до  $7^{\circ}-8^{\circ}$ .

Для конца августа характерен выраженный осенний режим: разности воздух-почва в течение продолжительного времени суток (с 16 до 7 часов утра) отрицательные, в остальное время (с 7 до 15 часов) близки к нулю. Амплитуда суточных колебаний разностей для  $t^{20} - t_5$  составляет  $-2^{\circ}$ , для  $t^{20} - t_{20}$  - минус  $3^{\circ}$ .

Сплошной травяно-кустарниковый и моховой покров тундры создает влаго- и теплоизолирующую прослойку. Наличие этой прослойки способствует сильному нагреванию поверхности почвы (до  $40^{\circ}$  и более) и замедлению теплопередачи в глубину. Для выяснения роли прослойки в термическом режиме почвы в одинаковых условиях в пятнистой тундре и на валике полигонального болота наблюдения проводились с помощью термометров Савинова под естественным покровом и на оголенной площадке. Установлено, что снятие дерна приводит к существенному изменению теплового режима почвы, способствует большему ее прогреванию. Происходит также усиление проникновения тепла в глубь почвы, что вызывает снижение температуры поверхности оголенного участка днем. Ночью приток тепла к поверхности почвы из более глубоких слоев также увеличен, и вследствие этого ночью поверхность на оголенных участках теплее, чем на участках с растительностью.

В табл.1 даны разности температуры почвы на разных глубинах между участками с естественной растительностью и оголенными.

Согласно табл.1, в конце июля на пятнистой тундре оголенный участок на глубине 5 см теплее естественного в дневные часы на  $6-8^{\circ}$ , а ночью, вследствие большой теплоотдачи с оголенного участка, эта величина уменьшается и близка к  $3^{\circ}$ . С глубиной разности уменьшаются, но остаются достаточно большими. Даже на глубине 20 см на пятнистой тундре в конце июля рассматриваемые разности составляют  $4-6^{\circ}$  в течение всех суток, так как ход температуры почвы на глубине 20 см не выражен. К середине августа разности заметно уменьшаются. На глубине 5 см в дневные часы они не превышают  $3-3.5^{\circ}$ , а ночью уменьшаются до нескольких десятых градуса и даже нуля. На глубине 20 см разности мало изменяются в течение суток и составляют  $1-2^{\circ}$ .

Для пятнистой тундры характерна большая пестрота микроклиматических условий. На поверхности валика и канавки, а также на разных глубинах медальона производились измерения температуры почвы. На поверхности температура измерялась ртутными термо-

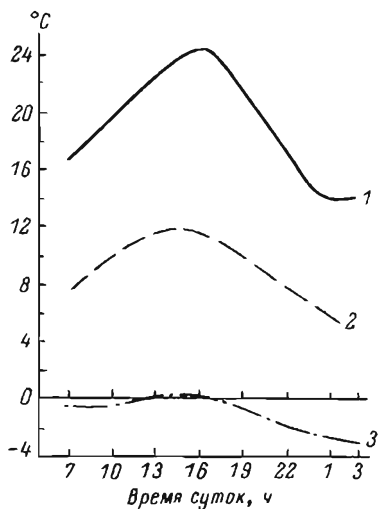


Рис.1. Суточный ход температуры воздуха в пятнистой тундре на высоте 150 см.

1 - 26-27 июля; 2 - 11-12 августа; 3 - 29-30 августа.

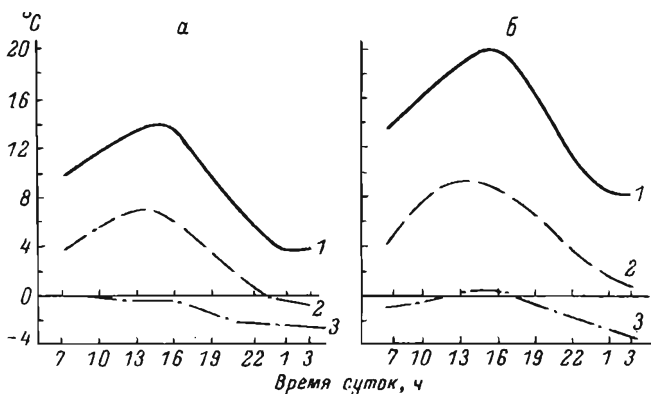


Рис.2. Суточный ход разностей температур воздуха и почвы в пятнистой тундре.

а -  $t^{20} - t_5$  ; б -  $t^{20} - t_{20}$  . 1 - 26-27 июля; 2 - 11-12 августа; 3 - 29-30 августа.

Т а б л и ц а 1

Разности температуры почвы в пятнистой тундре на участках с естественным покровом и снятой дерниной (1970 г.)

Дата	Время суток, ч						
	10	13	16	19	22	1	3
	Г л у б и н а 5 см						
26-27 VII	6.6	7.9	8.0	6.8	3.5	3.3	2.7
2-3 VIII	4.1	4.4	3.6	2.2	1.3	0.2	0.3
11-12 VIII	1.9	3.7	3.2	1.9	0.7	0.2	0.0
17-18 VIII	2.0	3.7	3.0	1.7	0.6	-0.4	-0.2
3-4 IX	-	0.7	-	0.0	-	-0.5	
	Г л у б и н а 20 см						
26-27 VII	4.0	4.9	5.4	5.8	5.5	4.8	4.1
2-3 VIII	2.2	2.6	2.8	2.8	2.5	2.1	1.8
11-12 VIII	0.9	1.4	1.9	2.0	1.9	1.4	1.2
17-18 VIII	0.4	0.7	1.4	1.5	1.3	1.2	1.0
3-4 IX	-	0.1	-	0.5	-	0.1	

метрами, в глубине - с помощью термометров сопротивления. Отсутствие дернины на пятне приводит к усилению проникновения тепла в глубь почвы, следовательно способствует ее большему прогреванию. Результаты наблюдений на валике и пятне за 19-20 и 27-28 июля 1967 г. представлены в табл.2.

Как видно, температура поверхности пятна днем ниже на 4-6°, а ночью за счет притока тепла из глубины почвы к поверхности несколько выше, чем валика. На глубине 5 см и 20 см пятно в течение суток теплее валика.

Таким образом, термический режим почвы пятна аналогичен режиму участков со снятой дерниной. Несколько меньшие различия в термическом режиме пятна и валика по сравнению с участками с искусственно снятой дерниной объясняются прежде всего небольшой площадью пятна, так как горизонтальный теплообмен в почве уменьшает термические различия между пятном и валиком. В середине августа эти различия также уменьшаются, а в начале

Температура почвы в разных частях медальона на поверхности (1)  
и на глубинах 5 см (2) и 20 см (3)

Форма микро- рельефа	Время суток, ч												
	9	11	13	15	17	18	21	23	1	3	5	7	
Валик 1	21.3	23.0	21.5	20.2	17.0	13.5	9.4	5.5	3.7	5.7	9.9	13.4	
2	4.9	5.4	6.2	6.5	6.7	6.5	6.1	5.8	5.2	4.9	4.6	4.6	
3	3.5	3.5	3.6	3.8	4.0	4.2	4.2	4.2	4.1	4.0	3.9	3.7	
Пятно 1	14.9	17.0	18.4	16.3	13.2	10.5	7.7	5.1	4.0	4.7	6.6	10.0	
2	9.3	11.3	12.6	13.2	12.4	10.5	9.1	7.5	5.8	5.2	5.5	6.2	
3	4.3	4.6	5.2	5.7	6.2	6.3	6.1	5.9	5.3	4.8	4.4	4.2	
1	6.4	6.0	3.1	3.9	3.8	3.0	1.4	0.4	-0.3	1.0	3.3	3.4	
Валик- пятно 2	-4.0	-5.9	-6.4	-6.7	-5.7	-5.0	-3.0	-1.7	-0.8	0.3	-0.9	-1.6	
3	-0.8	-0.9	-1.6	-1.9	-2.2	-2.1	-1.9	-1.7	-1.2	-0.8	-0.5	-0.5	

сентября термический режим в элементах нанорельефа пятнистой тундры становится однородным.

Если сравнивать наноклиматические особенности пятнистой и бугорковой тундры, то очевидно, что различия между ними возникают вследствие увеличения на пятне потока тепла в почву, т. е. температура поверхности на вершине бугорка в разгар полярного лета днем на  $5-10^{\circ}$  выше, чем на пятне, а ночью на  $0,5-1,5^{\circ}$  ниже. Склоны медальонов и бугорков по термическому режиму, также как и ложбинка между медальонами и бугорками, практически не различаются.

Различия в термическом режиме между склонами северных и южных экспозиций в нанорельефе проявляются очень четко, имеется зависимость от крутизны наносклона. Дневные различия температуры, естественно, больше ночных вследствие большего притока солнечной радиации.

В табл.3 приведены разности температуры поверхности почвы между южным и северным склонами в нанорельефе.

Т а б л и ц а 3

Разности температуры поверхности почвы ( $^{\circ}\text{C}$ ) между южным и северным склонами нанорельефа (июль)

Время суток	Крутизна наносклона, $^{\circ}$							
	5	10	15	20	25	30	35	40
День . .	4-5	7-8	11-12	14-16	18-20	22-24	26-28	32-34
Ночь . .	-1	-1,5- 2,0	-2,0- 2,5	-3,0- 3,5	-4	-5	-6	-7

Эта таблица иллюстрирует влияние крутизны наносклонов на термические различия. Для высоких широт характерно существенное возрастание рассматриваемой величины при изменении крутизны склонов от  $5^{\circ}$  до  $30-40^{\circ}$ . В более южных широтах (около  $40^{\circ}$  с.ш.) на склонах крутизной  $> 20^{\circ}$  наблюдается уменьшение притока солнечной радиации (Голубова, 1967). Ночью, при низком стоянии солнца, крутые северные склоны теплее южных на несколько градусов.

Наноклиматическая изменчивость в пределах пятнистой и бугорковой тундры отдельно для дня и ночи представлена на рис.3. На пятнистой тундре (а) выделено четыре термические градации; за фоновые значения принят термический режим ложбинки; термическая характеристика других форм нанорельефа (пятен, северных и южных склонов валиков) дается в отклонениях от фона. На бугорковой тундре (б) выделено три градации термических условий; за фоновые значения принята температура межбугорковых прост-

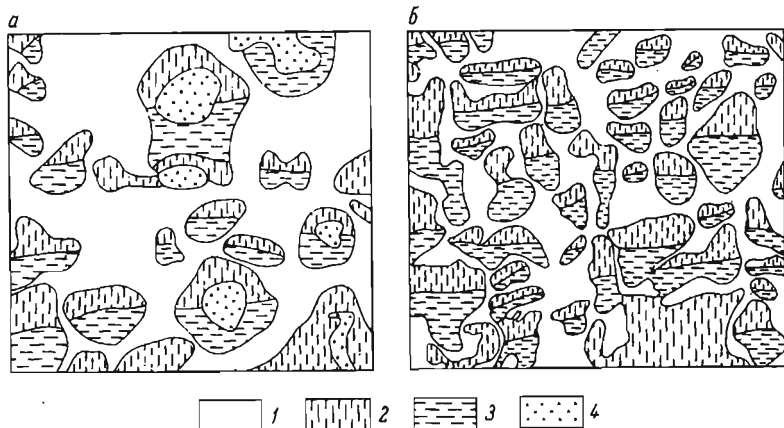


Рис.3. Каргосхема наноклиматических различий на поверхности почвы в пятнистой (а) и бугорковой (б) тундре днем ( $\Delta t_{\text{г}}$ ) и ночью ( $\Delta t_{\text{н}}$ ).

1 - ложбинка ( $\Delta t_{\text{г}} = 0^{\circ}$ ,  $\Delta t_{\text{н}} = 0^{\circ}$ ); наносклоны: 2 - северные ( $\Delta t_{\text{г}} = -4+5^{\circ}$ ,  $\Delta t_{\text{н}} = +1-2^{\circ}$ ), 3 - южные ( $\Delta t_{\text{г}} = +3-4^{\circ}$ ,  $\Delta t_{\text{н}} = -1-0^{\circ}$ ); 4 - пятна ( $\Delta t_{\text{г}} = -2+4^{\circ}$ ,  $\Delta t_{\text{н}} = +1-2^{\circ}$ ).

ранств; температура для северных и южных склонов бугорка дается в отклонениях от фона.

### БЕРЕГОВЫЕ СКЛОНЫ СОЛНЕЧНЫХ ОРИЕНТАЦИЙ (ЯРЫ)

Яры - наиболее благоприятные в микроклиматическом отношении местоположения. На поверхность яра поступает большее по сравнению с другими участками тундры количество солнечной радиации. Наклонная поверхность способствует стоку избыточной влаги. Склоны защищены от преобладающих летом холодных ветров северных направлений (Романова, 1972б).

В табл.4 дается сравнительная характеристика температуры почвы (по данным наблюдений 1970 г.) в пятнистой тундре и на яру. Согласно литературным данным (Голубова, 1967; Романова, 1971), яр получает в дневные часы в июле примерно в 1.5 раза больше солнечной радиации, чем горизонтальная поверхность. Увеличение количества приходящей солнечной радиации обуславливает более высокие температуры почвы на яру: различие между пятнистой тундрой и яром в июле достигает 8-9 $^{\circ}$  на глубине 5 см и 5 $^{\circ}$  на глубине 20 см.

В августе, в связи со значительным сокращением количества приходящей радиации в высоких широтах, уменьшаются абсолютные

различия в притоке радиации к пятнистой тундре и яру, что приводит к уменьшению разностей температуры почвы между этими точками. Действительно, согласно табл. 4, разности температур на глубине 5 см составляют в конце июля  $4-6^{\circ}$ , в середине августа  $2-4^{\circ}$ , в конце августа  $0,3-1,7^{\circ}$ . На глубине 20 см рассматриваемые различия составляют в конце июля  $3-5^{\circ}$ , в середине августа  $3-4^{\circ}$  и в конце —  $1^{\circ}$ . По мере увеличения глубины диапазон разностей температуры почвы между разными типами тундры, естественно, уменьшается по абсолютным значениям, но эти разности сохраняются на глубине 20 см осенью дольше, чем на меньших глубинах (табл. 4). В первую половину сентября различия в температуре почвы между яром и пятнистой тундрой сглаживаются, начинается уже промерзание почв. Термические различия мерзлых почв определяются, очевидно, прежде всего мощностью снежного покрова.

На Таймырском полуострове в холодный период года преобладают ветры южных направлений. Яры, имеющие южную ориентацию, оказываются наветренными склонами, и снежный покров может сдуваться с гребней яров. Возможно, что промерзание почвы зимой здесь будет сильнее, чем, например, в бугорковой тундре.

Вдоль вертикального профиля яра проводились наблюдения за скоростью ветра, температурой воздуха и почвы. Комплекты термометров Савинова были установлены в верхней, средней и нижней частях склона. Согласно исследованиям Е. П. Архиповой (1962), в средних широтах наиболее теплыми бывают верхние части склонов, наиболее холодными — нижние. По данным наблюдений на яру, наиболее теплыми оказались нижние части склонов, более холодными — верхние, средние занимали промежуточное положение. При ясной погоде температура почвы на глубине 5 см в середине яра в 13–15 часов на  $2,5-2,0^{\circ}$  ниже, чем в низу яра, и на  $3,5-4,0^{\circ}$  выше, чем в его верхней части. В 2–3 часа, в период минимума, средняя часть яра холоднее нижней на  $1,5^{\circ}$  и примерно на такую же величину теплее верхней.

На глубине 15 см температура почвы также убывает от подножия склона к его верхним частям: в 14–16 часов средняя часть яра теплее верхней на  $2,5-3,0^{\circ}$  и холоднее нижней на  $2,0-2,5^{\circ}$ . В период минимума средняя часть яра отличается от других частей склона на  $1,5-2,0^{\circ}$ .

Если яр является наветренным склоном (направление ветра с южной составляющей), то скорости ветра возрастают от подножия к вершине. Большие скорости способствуют большей теплоотдаче, и поэтому верхние части яра наиболее холодные.

Если яр является подветренным склоном, то скорости увеличиваются вдоль склона по направлению сверху вниз. Но и в этом случае распределение температуры почвы такое же как на наветренном склоне: наиболее теплая почва на глубине 5 см и 15 см находится в нижних частях яра, наиболее холодная — вверху, однако различия здесь несколько меньше.

Существование микроклиматических различий в пасмурную погоду и при скоростях ветра порядка 10 м/с и более, отмеченное в районе стационара, очевидно, составляет характерную особенность северной тундры. В средних широтах, как известно, при таком типе погоды микроклиматические различия сглаживаются.

Т а б л и ц а 4

Разности температуры почвы пятнистой тундры и яра

Дата	Время суток, ч						
	10	13	16	19	21	1	3
Г л у б и н а 5 см							
26-27 VII	-5.5	-6.2	-6.2	-5.4	-4.5	-3.9	-4.2
11-12 VIII	-2.9	-4.0	-3.9	-2.6	-2.4	-2.2	-2.1
29-30 VIII	-0.5	-0.9	-1.7	-1.5	-0.5	-0.5	-0.3
Г л у б и н а 10 см							
26-27 VII	-3.9	-4.8	-5.0	-4.6	-4.9	-4.1	-3.8
11-12 VIII	-2.9	-3.6	-3.7	-3.0	-3.1	-2.8	-2.6
29-30 VIII	-0.6	-0.9	-1.2	-2.2	-0.5	-0.9	-0.3
Г л у б и н а 20 см							
26-27 VII	-3.2	-3.8	-4.4	-4.6	-4.8	-4.8	-4.7
11-12 VIII	-3.0	-3.4	-3.8	-3.2	-3.8	-3.5	-3.4
29-30 VIII	-1.4	-1.0	-1.1	-1.2	-1.0	-1.0	-0.9

Собранные данные позволяют нам составить микроклиматическую карту участка яра (береговой склон р.Пясины с крутизной 20-25°, превышение  $\Delta h = 20$  м). Эти данные относятся к середине июля (ясная солнечная погода с небольшими скоростями ветра, послеполуденное время с максимальными температурами в суточном ходе).

Микроклиматическая картосхема представлена на рис.4; на картосхеме выделено семь микроклиматических участков. Проведение границ между участками в известной степени условно.

1. К первому участку относятся краевые части коренного берега и верхние части склонов (гребней). По термической характеристике эта зона близка к пятнистой тундре. Температура поверхности почвы ( $t_0$ ) составляет 20-27°, воздуха на высоте 50 см ( $t^{50}$ ) - 12-13°.



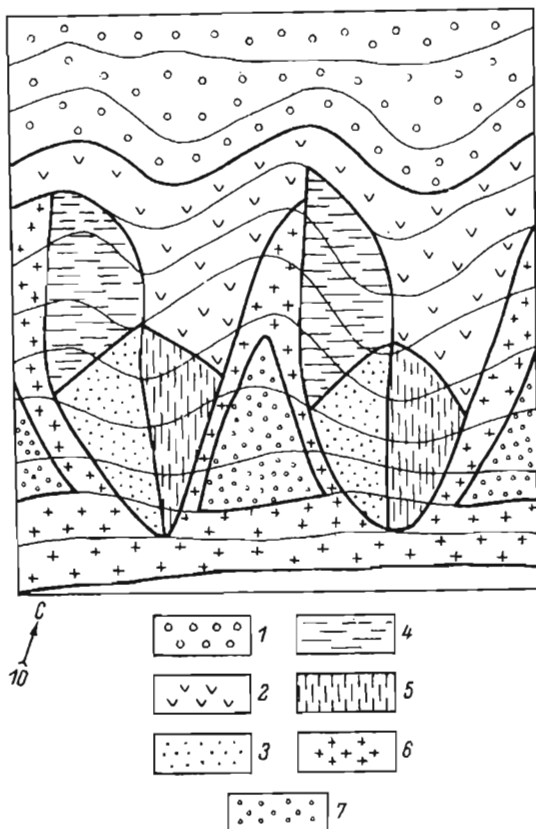


Рис.4. Микроклиматическая картосхема участка яра, характеризующая изменение температуры поверхности почвы ( $\Delta t_0$ ) и температуры воздуха на высоте 50 см ( $\Delta t^{50}$ ) днем.

Изменения температуры ( $\Delta t$ ): 1 - контрольный участок ( $\Delta t_0 = 0^\circ$ ,  $\Delta t^{50} = 0^\circ$ ), 2 - умеренный ( $\Delta t_0 = +2-5^\circ$ ,  $\Delta t^{50} = +1-3^\circ$ ), 3 - умеренно теплые ( $\Delta t_0 = +6-9^\circ$ ,  $\Delta t^{50} = +3-4^\circ$ ), 4 - теплые ( $\Delta t_0 = +12-15^\circ$ ,  $\Delta t^{50} = +5-6^\circ$ ), 5 - наиболее теплые ( $\Delta t_0 = +15-18^\circ$ ,  $\Delta t^{50} = +6-7^\circ$ ), 6 - холодные ( $\Delta t_0 = -1-3^\circ$ ,  $\Delta t^{50} = +1-3^\circ$ ), 7 - наиболее холодные ( $\Delta t_0 = -20-22^\circ$ ,  $\Delta t^{50} = 0^\circ$ ).

2. Второй участок занимает среднюю часть гребня, верхние части ложбинных склонов и средние части ВСВ склонов в ложбине.  $t_0 = 27-28^\circ$ ,  $t^{50} = 14-15^\circ$ .

3. К третьему участку принадлежит нижняя часть восточного, северо-восточного склона в ложбину и нижняя прилегающая часть

гребня. Это умеренно теплый участок:  $t_0 = 28-30^\circ$ ,  $t^{50} = 16-17^\circ$ .

4. К четвертому участку относятся средние части освещенных солнцем склонов ЗЮЗ экспозиции. Температура здесь существенно выше, чем на первых двух участках:  $t_0 = 34-36^\circ$ ,  $t^{50} = 17-18^\circ$ .

5. Пятый участок занимает нижнюю часть солнечного западного и юго-западного склона и прилегающую нижнюю часть яра. Это самый теплый из всех участков яра:  $t_0 = 37-39^\circ$ ,  $t^{50} = 18-19^\circ$ .

6. К шестому участку относятся дно и самые нижние части склонов ложбины („холодный“):  $t_0 = 19-20^\circ$ ,  $t^{50} = 13-15^\circ$ .

7. К седьмому участку принадлежит нижняя часть днища долины, где еще не успел растаять снег. Это самый холодный участок:  $t_0 = 0.1^\circ$ ,  $t^{50} = 12-13^\circ$ .

Обычно в микроклиматологии принято пользоваться относительными характеристиками, т.е. термические условия различных участков даются относительно некоторого, так называемого контрольного участка. В данном случае за контроль целесообразно принять первую зону, поскольку здесь термические условия такие же, как и в пятнистой тундре. К рис.4 прилагается экспликация с относительными характеристиками, причем разности сохраняют свои значения в определенном диапазоне уровня температур. В данном случае эти разности характерны для дневных условий ясной погоды в диапазоне температур на контрольном участке  $10^\circ \leq t_0 \leq 40^\circ$ ,  $5^\circ \leq t^{50} \leq 20^\circ$ .

Согласно приводимой микроклиматической картосхеме (рис.4), на ярах наблюдаются крайне неоднородные термические условия. Однако только на днище долины, где очень долго задерживаются снежники, холоднее, чем на контрольных участках. Остальные местоположения теплее, наибольшие различия наблюдались в пятой зоне, где температура поверхности выше, чем на контроле, на  $17^\circ$ , а воздуха – на  $6^\circ$ .

## ПОЛИГОНАЛЬНЫЕ БОЛОТА

Из тундрового комплекса полигональные болота – наиболее неблагоприятные по микроклиматическим условиям местоположения. Сравнение термических характеристик болот с другими участками тундры показало, что в разгар полярного лета (вторая половина июля) болотные участки самые холодные.

Представляет интерес проследить микроклиматические различия между пятнистой тундрой и болотом в течение всего вегетационного периода. Наиболее длительными наши наблюдения были в 1970 г. (до 15 августа). Однако и эти наблюдения не дают возможности проследить полностью смену знаков микроклиматических различий между пятнистой тундрой и болотом. Болотные почвы характеризуются большой теплоемкостью и малой теплопроводностью, вследствие чего они медленно прогреваются и медленно остывают. Весной и в первую половину лета болотные почвы холоднее почв

Т а б л и ц а 5

Разности температуры почвы между пятнистой тундрой и полигональным болотом

Дата	Время суток, ч						
	10	13	16	19	22	1	3
Г л у б и н а 5 см							
26-27 VII	-0.2	-0.6	-0.4	-1.0	-0.8	-0.6	-0.5
14-16 VIII	-0.6	-0.6	-1.0	-1.2	-0.8	-0.6	-0.6
Г л у б и н а 10 см							
26-27 VII	0.9	1.0	0.5	1.0	0.2	0.4	0.5
14-15 VIII	0.3	0.4	0.5	0.2	0.1	-0.1	-0.2
Г л у б и н а 20 см							
26-27 VII	3.0	3.4	3.8	4.1	4.2	4.1	4.2
14-15 VIII	1.0	1.2	1.6	1.7	1.6	1.4	1.5

пятнистой тундры на всех глубинах. Во второй половине лета эти различия уменьшаются и в верхних слоях болотные почвы (5 см) становятся теплее. Возможно, что осенью в какой-то период болотные почвы становятся теплее почв пятнистой тундры во всем 20-сантиметровом слое, но продолжительность этого периода пока неизвестна.

В табл.5 приводятся разности температуры почвы между пятнистой тундрой и полигональным болотом. В конце июля температура почвы болота на глубине 5 см уже несколько выше, чем на пятнистой тундре (различия не превышают  $1^{\circ}$ ). К середине августа эта величина несколько возрастает ( $1.2^{\circ}$ ). В конце июля и в середине августа на глубине 20 см на болоте холоднее, чем на пятнистой тундре, абсолютные значения разностей температуры этих почв уменьшаются от  $3-4^{\circ}$  в июне и июле и до  $1-1.5^{\circ}$  в августе.

Интересно сравнить термический режим почв различных участков полигонального болота.

На болоте было выбрано 2 участка - полигон и валик. На валике по сравнению с полигоном верхняя граница вечной мерзлоты расположена выше, поэтому температура почвы измерялась здесь только до глубины 15 см, так как на глубине 20 см была уже мерзлота. Согласно измерениям Н. В. Матвеевой (Матвеева, Полозова и др., 1973), многолетний мерзлый грунт на валике находится на глубине 37 см, на полигонах - на глубине 45 см. Этот подъем

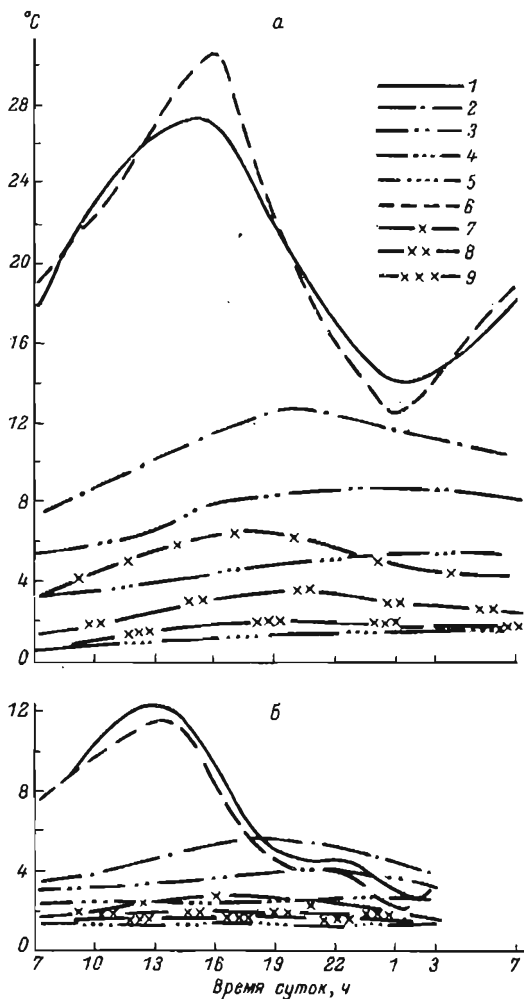


Рис.5. Суточный ход температуры почвы на разных глубинах 26-27 июля (а) и 14-15 августа (б).

На полигоне болота: 1 - поверхность, 2 - 5 см, 3 - 10 см, 4 - 15 см, 5 - 20 см; на валике болота: 6 - поверхность, 7 - 5 см, 8 - 10 см, 9 - 15 см.

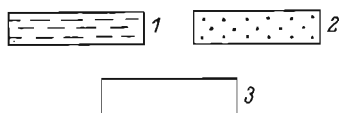
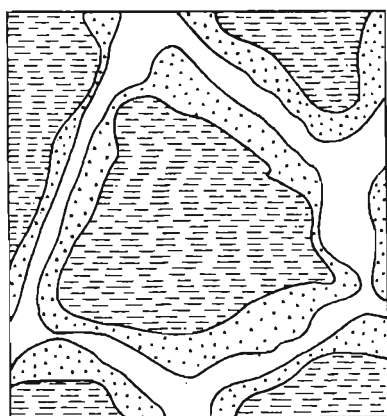


Рис.6. Картосхема наноклиматических различий на полигональном болоте на поверхности почвы ( $\Delta t_0$ ) и на глубине 5 см ( $\Delta t_5$ ).

1 - полигон (день:  $\Delta t_0 = 0^\circ$ ,  $\Delta t_5 = 0$ ; ночь:  $\Delta t_0 = 0^\circ$ ,  $\Delta t_5 = 0^\circ$ ); 2 - валики (день:  $\Delta t_0 = +2-3^\circ$ ,  $\Delta t_5 = -3-5^\circ$ ; ночь:  $\Delta t_0 = -1-2^\circ$ ,  $\Delta t_5 = -5-7^\circ$ ); 3 - мочажины (день:  $\Delta t_0 = +1^\circ$ ,  $\Delta t_5 = +1-2^\circ$ ; ночь:  $\Delta t_0 = 0^\circ$ ,  $\Delta t_5 = +1-2^\circ$ ).

уровня мерзлоты объясняется тем, что мощность мха, который препятствует прогреванию почвы, на валике больше, а влажность почвы меньше, чем на полигоне. Поэтому на валике проникновение тепла вглубь меньше; этим обуславливаются различия в температурном режиме данных участков. В период с 27 VII по 15 VIII на всех глубинах почва полигона теплее почвы валика. Самые большие различия наблюдаются в верхнем 5-сантиметровом слое, с глубиной они уменьшаются.

К концу июля максимальные различия на глубине 5 см достигли  $6,4^\circ$ , на глубине 10 см -  $5,8^\circ$ , а на глубине 15 см -  $3,8^\circ$ , температура почвы на глубине 20 см на полигоне была приблизительно такая же, как и на валике (рис.5). Суточный ход разности здесь выражен очень слабо.

Осенью при остывании почвы происходит отдача накопленного тепла. В почвах с большей теплопроводностью, в данном случае в полигоне болота, этот процесс протекает быстрее, и к середине августа различия в температуре почвы валика и полигона уменьшаются. 14-15 VIII максимальное различие на глубине 5 см составляло  $2,8^\circ$ , а на глубине 20 см -  $1,0^\circ$ . На рис.6 представлена картосхема термических показателей в болотном комплексе. За фоновую болотную характеристику приняты полигоны; термические величины (температура поверхности почвы и на глубине 5 см) для валиков и

мочажин даются в отклонениях раздельно для дня и ночи. Валики имели более высокую температуру поверхности почвы и более низкую на глубине 5 см. Ночью валики были холоднее и на поверхности, и в глубине. Мочажины, занимающие площади между полигонами, несколько теплее как на поверхности почвы, так и на глубине 5 см, чем центральные части полигонов.

Помимо описанных микроклиматических различий, в болотных комплексах существенна и наноклиматическая изменчивость. К последней в первую очередь относятся термические различия на северных склонах валиков. Величина этих различий такая же, как на склонах нанорельефа в пятнистой и бугорковой тундрах.

В работе Н. В. Матвеевой и др. (1973) приводятся картосхемы растительности различных элементов тундрового ландшафта. Эти схемы отличаются очень большой детализацией. Схемы, отражающие изменение термических наноклиматических характеристик, менее подробны (см. рис. 3 и 6). Выделены основные формы нанорельефа: наносклоны подразделяются на северные и южные. Существуют более мелкие микроклиматические различия (например, между центральной и краевой частью полигонов), но они меньше, чем принятые на картосхемах диапазоны термических различий, т. е. меньше  $1^{\circ}$ .

## МИКРОКЛИМАТИЧЕСКАЯ КАРТОСХЕМА ТАЙМЫРСКОГО СТАЦИОНАРА

Выявленные закономерности изменения метеорологических элементов в самом нижнем слое воздуха и верхних слоях почвы; количественные значения микроклиматической изменчивости в различных тундровых ассоциациях дают возможность составить микроклиматическую картосхему Таймырского биогеоценологического стационара. Картирование микроклиматических особенностей выполняется на крупномасштабных картах по методике, разработанной в секторе микроклимата ГТО (Микроклимат СССР, 1967; Методические указания, 1968). При отсутствии крупномасштабной гипсометрической основы картирование микроклимата можно выполнить на основании подробной почвенной карты, карты растительности или какой-либо другой карты, отражающей распределение по площади одной из компонент биогеоценоза. Микроклиматическая изменчивость по площади зависит от неоднородности подстилающей поверхности. Пространственная мозаичность растительного покрова и почвы в конечном счете определяется этой же неоднородностью вследствие единства и взаимодействия компонент биогеоценоза. В данном случае для составления микроклиматической карты была использована почвенная карта Таймырского стационара И. В. Игнатенко (1973).

В пределах Таймырского стационара выделены следующие типы микроклиматов.

М и к р о к л и м а т ы   п я т н и с т о й   и   б у г о р к о в о й   т у н д р ы . Эти типы тундр, занимающие большой

процент площади стационара, расположены на выровненных водо-раздельных участках. И пятнистая и бугорковая тундра, как указывалось выше, близки по микроклиматическим условиям (для пятнистой тундры характерны несколько большие скорости ветра). Эти участки приняты за микроклиматический фон. В панорельефе на бугорках и медальонах четко выражены наноклиматические различия (см. рис.3).

Микроклиматы заболоченных понижений, полигональных болот характеризуются слегка ослабленными скоростями ветра, они более холодные. Наноклиматические различия здесь меньше, чем в пятнистой тундре (рис.6).

Микроклиматы склонов распадков. На территории Таймырского стационара оси распадков в большинстве случаев имеют меридиональную составляющую; преобладают склоны западной или восточной экспозиции. В северных широтах западные и восточные склоны крутизной  $15-20^\circ$  получают при облучении солнцем больше прямой радиации ( $\frac{S_c}{S_r} = 1.4$ ) по сравнению с горизонтальной поверхностью. Скорость ветра в распадках обычно значительно ослаблена: коэффициент изменения скорости ветра ( $K$ ), равный отношению скорости ветра в точке наблюдений ( $V$ ) к скорости на открытом ровном месте ( $V_p$ ), составляет величину 0.6 и менее. Вследствие большего притока солнечной радиации и ослабления скорости ветра потенциальные термические условия здесь несколько лучше, чем в открытой тундре.

Однако распадки в холодное время года являются „аккумуляторами“ снега, который в ложбинах залеживается до середины июля. В период весенне-летнего снеготаяния открытая тундра раньше освобождается от снега; в это время склоны распадков холоднее ровных участков. После схода снега начинается прогревание склонов, и в июле, вследствие несколько большего прихода солнечной радиации и ослабления скоростей ветра, на склонах создаются более благоприятные микроклиматические условия, чем в открытой тундре.

Микроклиматы южных склонов коренного берега р. Пясины (яры). Эти типы тундр занимают очень небольшие площади, но характеризуются наиболее благоприятным микроклиматом из всех типов тундрового ландшафта. Здесь наблюдается большой приход солнечной радиации, скорости ветра при северных направлениях бывают ослабленными и несмотря на большую пестроту микроклимата почти на всех участках яра термические условия лучше, чем в открытой тундре (рис.4).

Микроклиматы днищ распадков, и листых и песчаных отмелей. Эти участки очень сильно переувлажнены за счет больших снегоотложений и стока воды с вышележащих участков и получают несколько меньше

Т а б л и ц а 6

Термическая характеристика микроклиматических участков Таймырского стационара

Микроклиматические участки	$\frac{S}{S_K}$	$\frac{V}{V_K}$	Время суток	$\Delta t^{150}$	$\Delta t_0$	$\Delta t_5$	$\Delta t_{20}$
Бугорковая . . . . .	1.0	1.0	-	0	0	0	0
Пятнистая . . . . .	1.0	1.1	-	0	0	0	0
Полигональные болота и заболоченные пониженные участки	1.0	0,9	Д	-1.0	-3-4	-2-1	-2-4
			Н	-0.5	-1-2	-2-1	-2-4
Склоны распадков (западные и восточные) . . . . .	1.4	0.7 и менее	Д	+0.5	+4-5	+2-4	+1-2
			Н	-1.0	-2	+1-2	
Южные склоны коренного берега р.Пясины (яры)	1.5	0.6-0.8	Д	-1.0	+7-9	+6-7	+2-4
			Н	+1.0	-1	+3-5	+2-4
Днища распадков, илистые и песчаные отмели реки . . . . .	0.9	0,6 и менее	Д	-1.5	-5-6	-2-4	-2-4
			Н	-2.0	-2-3	-2-3	-2-4

П р и м е ч а н и е.  $\frac{S}{S_K}$  - отношение солнечной радиации на микроклиматическом участке к радиации на контрольной точке;  $\frac{V}{V_K}$  - отношение скорости ветра на микроклиматическом участке ( $V$ ) к скорости ветра на контрольной точке ( $V_K$ );  $\Delta t$  - разность температуры воздуха или почвы на микроклиматическом участке и контрольной точке; Д - день; Н - ночь.



прямой радиации, чем горизонтальная поверхность, вследствие затенения склонами при невысоком стоянии солнца; скорости ветра здесь ослаблены. Температура воздуха днем понижена на 1–2°, а ночью повышена на 1.5–2.5° вдоль рек и на 0.5–1° на днищах распадков.

На рис.7 (см. вкл.) дана микроклиматическая картосхема Таймырского стационара; выделено 6 микроклиматических участков. Количественные значения микроклиматических показателей в отклонениях от контрольной точки даны в табл.6, в которой наряду с радиационными и термическими характеристиками представлены значения коэффициента изменения скорости ветра. Ветер очень сильно изменяется под влиянием неоднородности подстилающей поверхности. Скорость ветра оказывает непосредственное воздействие на растительность, уменьшая или увеличивая охлаждение тканей растения.

В ряде работ автора данной статьи (.Романова, 1972) подробно рассмотрено влияние рельефа на ветер, приведены количественные значения коэффициентов изменения скорости ветра в разных формах рельефа, основанные на обобщении большого эмпирического материала. Эти данные и результаты непосредственных наблюдений за ветром в пределах стационара позволили произвести оценку изменчивости скоростей ветра на всей площади Таймырского стационара.

## МЕЗОКЛИМАТИЧЕСКИЕ РАЙОНЫ ТАЙМЫРСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Таймырский полуостров представляет собою наиболее выдвинутую на север часть материка. Весь полуостров расположен севернее 70° с.ш., мыс Челюскин является самой северной материковой точкой.

При выделении мезоклиматических районов Таймыра нельзя опираться только на данные метеорологической сети, так как на этой сравнительно большой территории количество станций очень невелико (сеть крайне редкая). Мезоклиматическое районирование этой территории можно производить лишь на основании учета физико-географических условий, в первую очередь климато- и микроклиматообразующих факторов, к которым относятся широта местности, близость к океану, циркуляционные и орографические особенности. Очевидно, что на основании учета всех перечисленных факторов может быть дана лишь качественная характеристика выделенных районов; количественные показатели можно получить на основании корректного использования данных тех немногих метеорологических станций, которые находятся в разных мезоклиматических районах. Обязателен также учет результатов полевых исследований на Таймыре и данных о закономерностях изменения микроклимата в зави-

симости от свойств подстилающей поверхности (Микроклимат СССР 1967; Гольцберг, 1961, и др.).

Масштаб основы не позволяет при мезоклиматическом районировании отразить непосредственно на карте микроклиматические вариации. Мезоклиматическое районирование позволяет отразить лишь доминирующий по площади тип микроклимата. Так, например, для территорий, аналогичных Таймырскому стационару, будут даны метеорологические характеристики для пятнистых и бугорковых тундр; для заболоченных территорий характерен свой микроклимат, и т.д.

На территории полуострова Таймыр в зависимости от физико-географических условий выделено 8 мезоклиматических районов (рис.8, см. вкл.; табл.7).

Прибрежная полоса от Северного Ледовитого океана до предгорий Бырранги, берег Прончищева, побережье северной части Хатангского залива. Для этого района характерен морской арктический климат с преобладанием пасмурной погоды, малыми суточными амплитудами метеорологических элементов. Эта часть Таймыра в июле захватывается арктическим фронтом (Чуканин, 1965). Преобладают ветры северо-восточных направлений. Средняя многолетняя температура июля в этом районе не превышает  $5^{\circ}$ , средняя минимальная температура  $-2^{\circ}$ , максимальная  $-4-8^{\circ}$ ; суммы температур выше  $0$  и  $5^{\circ}$  также очень невелики ( $100-400^{\circ}$ ). Число дней с температурой выше  $5^{\circ}$  на крайнем севере полуострова всего 2-4, дни со средней суточной температурой выше  $10^{\circ}$  повторяются здесь один раз в 3-5 лет.

Для других частей прибрежной зоны полуострова характерен несколько более высокий термический фон: число дней с температурой выше  $5^{\circ}$  увеличивается до 10-13 дней, с температурой выше  $10^{\circ}$  бывает в среднем ежегодно 3-4 дня. Естественно, что в аномально теплые или холодные годы эти величины существенно изменяются.

Район горный (плато Бырранга) вытянут в широтном направлении. Плато представляет собой однобокий горст, к югу обрывающийся уступом, к северу полого понижающийся. Эти орографические особенности способствуют распространению с севера холодных воздушных масс в глубь гор, что делает климат этой территории еще более холодным. Несколько более благоприятные климатические условия встречаются в защищенных от холодных ветров местоположениях. В пределах этого района нет ни одной метеорологической станции; количественная интерполяция по соседним районам затруднена, поэтому в табл.8 нет количественных значений термических характеристик. В пределах этого района выделяется ледниковый подрайон, занимающий наиболее высокие горы.

## Термическая характеристика мезоклиматических районов

№ п.п.	Район	Температура воздуха в июле, °С			Сумма температур (°С) за период		Температура поверхности почвы в июле, °С		
		сред- няя	мини- маль- ная	макси- маль- ная	t > 0°	t > 5°	сред- няя	мини- маль- ная	макси- маль- ная
1	Прибрежный . . . . .	5° и ниже	2° и ниже	4-8°	100-400°	< 300°	5-7°	0-3°	10-15°
2а	Горный . . . . .	Очень холодный							
2б	Высогорный . . . . .	Ледниковый							
3	Равнинные тундры . . . . .	5-10	4-7	10-15	500-700	300-600	8-12	3-7	18-22
4	Заболоченные тундры и болота . . . . .	3-8	1-4	8-13	200-500	100-400	5-9	0-4	17-19
5	Возвышенности . . . . .	4-9	2-5	9-14	300-500	200-400	5-9	0-3	17-21
6	Возвышенности южной части Северо-Сибир- ской низм. . . . .	9-11	4-6	15-20	600-800	500-700	10-12	2-4	23-27
7	Болота южной части Северо-Сибирской низм.	10-12	5-7	14-18	600-800	500-700	11-13	3-6	21-24
8	Равнинные лесотундры	12-14	8-10	16-20	800-1000	700-900	14-16	5-8	24-28



Рис.7. Микроклиматическая картосхема Таймырского биогеоценологического стационара.

1 - бугорковые тундры; 2 - пятнистые тундры; 3 - заболоченные участки и полигонные болота; 4 - склоны расщадков; 5 - склоны коренного берега рек Пясины и Неры; 6 - илистые и песчаные отмели.

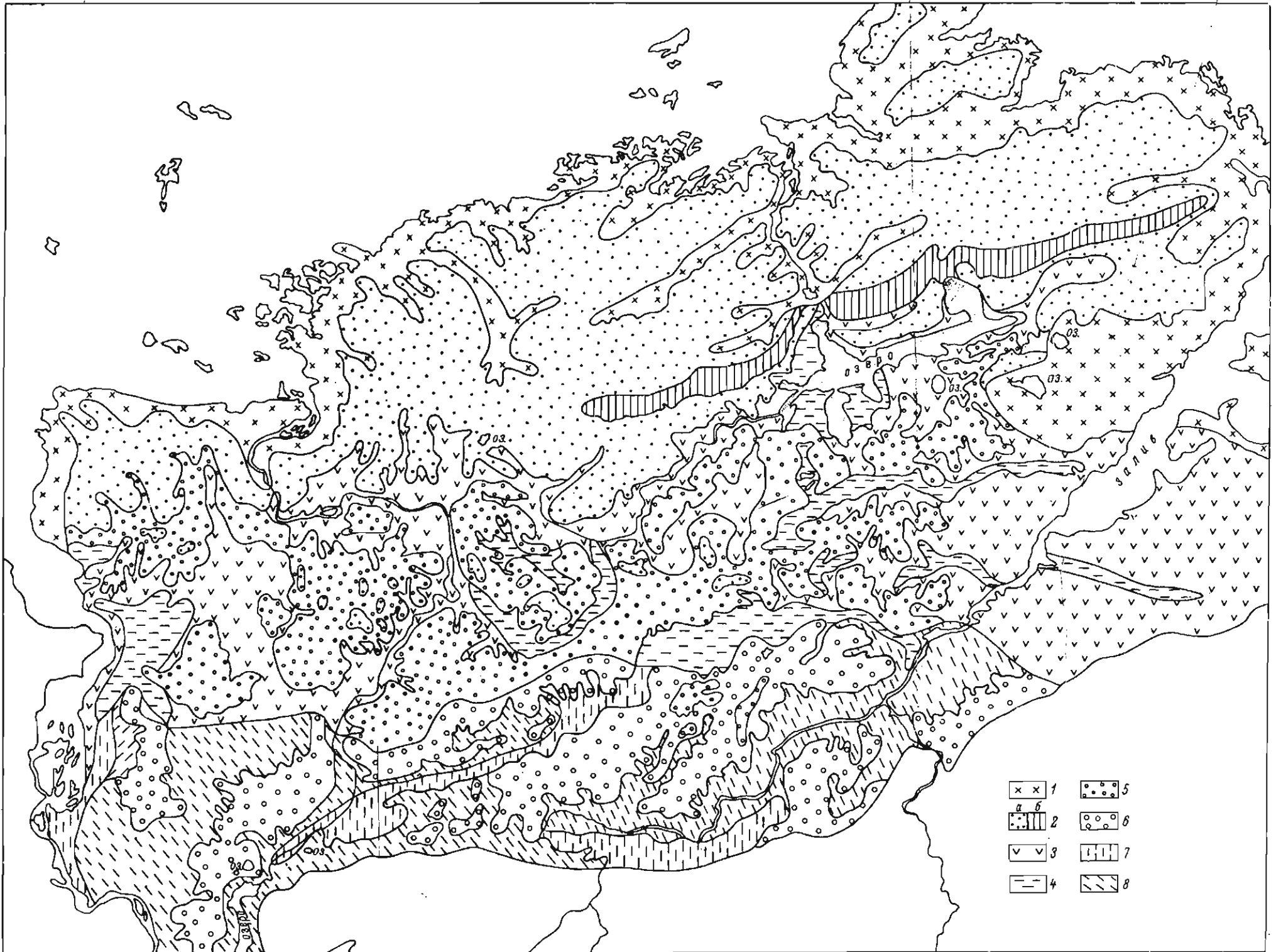


Рис.8. Мезоклиматические районы Таймыра.

1 - прибрежный; 2а - горный; 2б - высокогорный; 3 - равнинные тундры; 4 - заболоченные земли и болота; 5 - возвышенности; 6 - возвышенности южной части Северо-Сибирской низменности; 7 - заболоченные земли и болота южной части Северо-Сибирской низменности; 8 - равнинные лесотундры.

К третьему району отнесены равнинные тундры южнее плато Бырранга. Для этих мест характерна выраженная континентальность климата: район достаточно удален от океана, и горы защищают равнину от его влияния. Число ясных дней здесь сравнительно большое (согласно табл.1, отношение наблюдавшейся продолжительности солнечного сияния к возможной составляет 42–44%). Суточные амплитуды температуры воздуха в ясную погоду составляют 8–10°. Число дней с температурой выше 5° изменяется в пределах района от 13–14 до 25. Бывают теплые и даже жаркие дни: абсолютный максимум температуры воздуха около 30°.

В пределах этого района находится Таймырский биогеоэкологический стационар. Выше рассматривалась микроклиматическая изменчивость на территории стационара, которую масштаб карты мезоклиматического районирования не позволяет отразить. Здесь даются лишь фоновые количественные показатели, характерные для преобладающих по площади типов тундр. Для получения детальных характеристик микроклиматической изменчивости целесообразно воспользоваться табл.6 и рис.7. С помощью приведенных в табл.6 отклонений от фоновых значений можно получить количественные данные микроклиматической изменчивости для разных типов тундрового ландшафта в пределах данного района в абсолютных значениях. Подобным же образом получают наноклиматические характеристики с помощью рис.3, 4 и 6.

К четвертому району относятся площади, занятые заболоченными тундрами и болотами. Для микроклимата такого типа подстилающей поверхности характерно некоторое понижение температуры воздуха и почвы весной и летом и уменьшение суммы положительных температур. Термические условия в этом мезоклиматическом районе несколько хуже, чем в рассмотренном выше третьем районе. Согласно табл.7, средние минимальные температуры поверхности почвы изменяются здесь в пределах 0–4°. Этот диапазон указывает на то, что отрицательные температуры на поверхности почвы наблюдаются часто (10–15 раз в месяц).

На встречающихся здесь возвышенностях термические условия близки к показателям третьего района. Наноклиматические различия в болотных комплексах выражены отчетливо. Для их количественной оценки может быть использован рис.6.

В пределах Северо-Сибирской низменности встречаются также возвышенности с абсолютными высотами 100–200 м, относительные превышения составляют 30–40 м. Возвышенности северной части этой территории выделены в район 5-й, южной – район 6-й. Количественные термические характеристики приведены в табл.7. Большие скорости ветра и выраженный рельеф способствуют перераспределению снежного покрова и летних осадков. Неравномерное залегание снежного покрова, неоднородность увлажнения почвы

летними осадками, большая дифференцированность в поступлении солнечной энергии в зависимости от ориентации склонов — все это обуславливает выраженные микроклиматические различия в районах с возвышенностями. Микроклиматическая неоднородность усугубляется большой изменчивостью скорости ветра в разных формах рельефа (наветренные и подветренные склоны, вершины, распадки и т.д.)

К седьмому мезоклиматическому району отнесены болота и заболоченные территории, расположенные в южной части низменности. Для этого района характерен более высокий термический фон, чем для района 4-го, что объясняется уже макроклиматическими особенностями, т.е. более южным положением 7-й зоны. Однако и в этом районе в июле отрицательные температуры, заморозки — обычное явление. Встречающиеся здесь небольшие возвышенности по термическим условиям близки к 8-му району. Количественные значения наноклиматических различий, так же как для района 4-го, могут быть оценены с помощью рис.6.

Самый южный мезоклиматический район ограничен с юга Средне-Сибирским плоскогорьем, с запада — р.Енисеем, с востока — Хатангским заливом. Этот район находится уже в зоне лесотундры. Средняя температура июля здесь 12–14° (табл.7). Сумма температур выше 5° составляет 700–900° при продолжительности периода около 30 дней. Период с температурами выше 10° порядка 20 дней, сумма температур — 500–600°. Длительность безморозного периода — 60–65 дней, однако заморозки возможны в течение всего лета. Это единственный в мире район, где севернее 70°-й широты имеются такие сравнительно благоприятные термические условия. В Северной Америке на побережье Гудзонова залива сходные термические условия наблюдаются на широте 55–60° (Агроклиматический атлас мира, 1972).

Все приводимые картосхемы характеризуют мезо-, микро- и наноклиматическую изменчивость в июле, т.е. в разгар полярного лета.

Выполненная работа позволяет учесть разнообразие микро- и мезоклиматических условий на Таймыре. Температура июля на полуострове с севера на юг изменяется примерно на 10°. На такую же величину различается июльская температура в Ленинграде и Астрахани или в Осло и Мадриде (Агроклиматический атлас мира, 1972). Суммы положительных температур на Таймыре изменяются от 100 до 1000°. Также велико изменение и других термических характеристик.

Внутри отдельных мезоклиматических районов Таймыра варьирование микроклиматических условий также очень велико. Приводимые в работе микроклиматические показатели позволяют производить количественную оценку изменчивости в пределах того или другого мезорайона.

## Л и т е р а т у р а

- А г р о к л и м а т и ч е с к и й а т л а с м и р а . М.-Л., Гидрометеоиздат, 1972. 175 с.
- А р х и п о в а Е.П. Температура почвы. – В кн.: Микроклимат холмистого рельефа и его влияние на сельскохозяйственные культуры. Л., Гидрометеоиздат, 1962, с.64–90.
- Г о л у б о в а Т.А. Количественные характеристики радиационного режима склонов. – В кн.: Микроклимат СССР. Л., Гидрометеоиздат, 1967, с.11–37.
- Г о л ь ц б е р г И.А. Агроклиматическая характеристика заморозков в СССР и методы борьбы с ними. Л., Гидрометеоиздат, 1961. 198 с.
- Д о н и н а С.М. О суточном ходе температуры воздуха в Арктике. – Тр. ААНИИ, 1965, т.273, с.64–74.
- И г н а т е н к о И.В. Пояснительный текст к почвенной карте тундрового стационара Ботанического института АН СССР. – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.50–57.
- К у р с м е т е о р о л о г и и . Под ред. Н.П. Тверского. Л., Гидрометеоиздат, 1962. 691 с.
- М а т в е е в а Н.В., П о л о з о в а Т.Г., Б л а г о д а т с к и х Л.С., Д о р о г о с т а й с к а я Е.В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.7–49.
- М е т о д и ч е с к и е у к а з а н и я по составлению микроклиматических карт территорий колхозов и совхозов. М., Гидрометеоиздат, 1967. 75 с.
- М и к р о к л и м а т СССР. Под ред. И.А. Гольцберг. Л., Гидрометеоиздат, 1967. 286 с.
- Р о м а н о в а Е.Н. Микроклимат тундры в районе Таймырского стационара. – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1971, с.17–34.
- Р о м а н о в а Е.Н. Основные вопросы изучения микроклимата тундровых биогеоценозов. – В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., „Наука“, 1972а, с.19–25.
- Р о м а н о в а Е.Н. Картирование ветровых характеристик в сложном рельефе на картах разного масштаба. – Тр.ГГО, 1972б, вып.288, с.3–11.
- Х р о м о в С.П., М а м о н т о в а Л.И. Метеорологический словарь. Л., Гидрометеоиздат, 1963. 456 с.
- Ч у к а н и н К.И. Некоторые синоптико-климатические характеристики Арктики. Климатология и радиационный режим Арктики. – Тр.ААНИИ, 1965, т.273, с.75–85.



## ИЗМЕНЕНИЕ СОСТАВА ПОЧВЕННЫХ РАСТВОРОВ И НЕКОТОРЫХ СВОЙСТВ ПОЧВ СТАЦИОНАРА „ТАРЕЯ“ В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

---

Материалом для настоящей работы послужили результаты исследования химизма почвенных растворов и почв в течение вегетационных периодов 1972–1973 гг. В качестве объекта исследования были выбраны мерзлотные тундровые глеевые и тундровые болотные почвы двух типов дриадово–осоково–моховых тундр (пятнистой и бугорковатой) и полигонально–валикового болота.

Наибольшую часть стационара занимает террасовый уровень на высоте 20–25 м над урезом воды Пясины, протянувшийся полосой вдоль крутого берега реки. Для этого уровня характерен четкий мерзлотный полигонально–валиковый рельеф (Данилов и др., 1971). К дренированному краю уступа приурочены пятнистые тундры, к днищам спущенных озер – полигонально–валиковые болота. Бугорковатые тундры типичны для склона морской (каргинской) террасы к террасовому уровню 20–25 м.

Цоколь рассматриваемой территории до высоты 20 м над урезом воды Пясины сложен морскими каргинскими и санчуговскими темно–серыми суглинками с включениями гальки, гравия и с обломками раковин морских моллюсков. С поверхности морские суглинки перекрыты толщей аллювиальных серых и темно–бурых супесей и суглинков (4–5 м). Эти отложения служат почвообразующей породой на большей части территории стационара и, в частности, в изученных нами типах тундр.

В пятнистой тундре четко выделяются три элемента нанорельефа: 1) пятна голого грунта, округлые или овальные, занимающие средний по высоте уровень, 2) окружающие их в виде бордюра бугорки, приподнимающиеся над поверхностью пятен на 5–10 см; 3) разделяющие пятна неглубокие ложбины (10–15 см), в основе образования которых лежат морозобойные трещины. Соединяясь друг с другом, ложбины образуют сеть. Диаметр пятен около 80 см, ширина бордюра примерно 50 см, ширина ложбинок 30 см (Матвеева и др., 1973). Пучинно–бугорковатый нанорельеф характеризуется сочетанием бугорков 10–12 см высотой и 15–30 см в диаметре и ложбин шириной 15–20 см. Бугорки занимают 60–70% площади, ложбины – 30–40%.

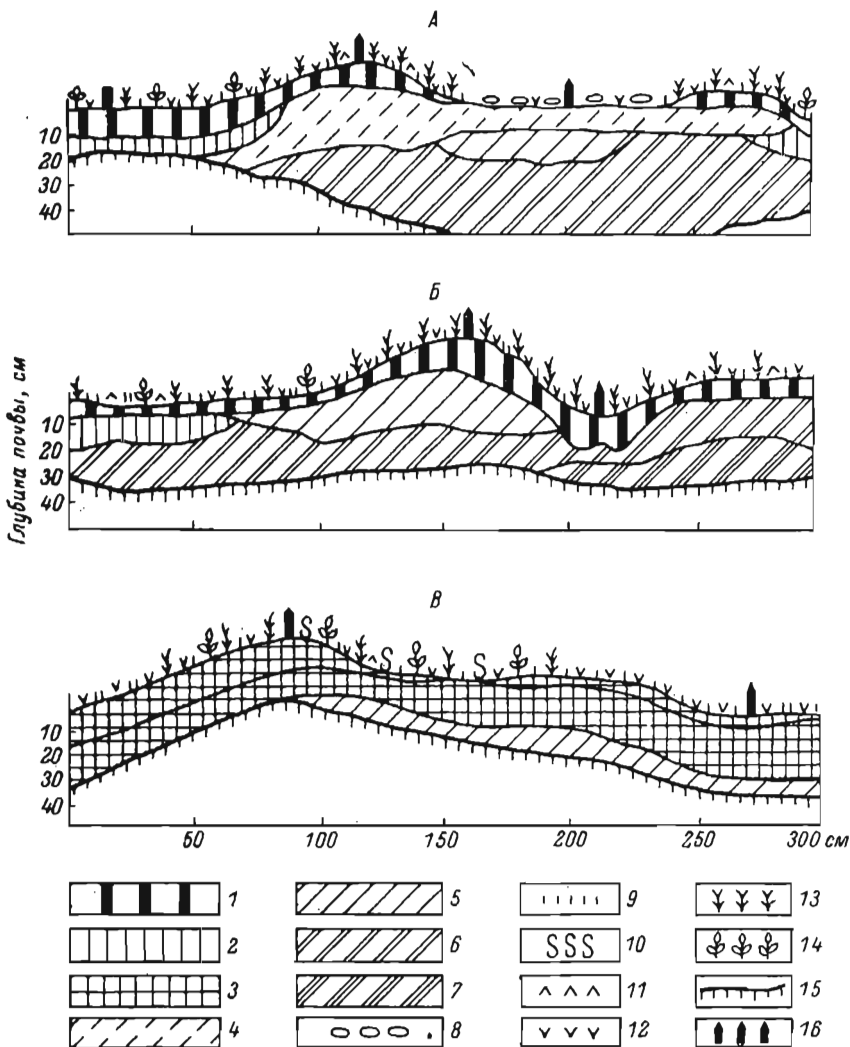


Рис.1. Профили почв: А - пятнистая тундра, Б - бугорковатая тундра, В - полигонально-валиковое болото. Генетические горизонты почвы: 1 -  $A_0/A_1$ , 2 -  $A_1$ , 3 -  $A'_T$ ,  $A''_T$ , 4 -  $B_g$ , 5 -  $G_1$ , 6 -  $G_2$ , 7 -  $G_3$ . Растения: 8 - водоросли, 9 - зеленые мхи, 10 - сфагнумы, 11 - лишайники, 12 - осоки, 13 - кустарнички, 14 - кустарники. Прочие обозначения: 15 - уровень сезонного оттаивания, 16 - место отбора проб для анализа.

В полигонально-валиковом рельефе полигоны многоугольной формы (15–20 м в диаметре) окантовываются валиком шириной 1–1,5 м и высотой 15–30 см. Полигоны отделены друг от друга мочажинами шириной 1,5–2,0 м, образовавшимися в результате вытания ледяных клиньев. Разрезы почв, заложенные в трех перечисленных типах тундровых ландшафтов, охватывают все элементы наноконтекста (рис.1).

Разрез 721. Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра. Почвы: в ложбине – болотно-тундровая торфянисто-перегнойно-глеевая; на бордюрах и пятнах – тундровая глеевая типичная (на пятне лишена органогенного горизонта).

Разрез 722. Дриадово-осоково-моховая бугорковатая тундра. Почвы и на бугорках и в ложбинах – тундровые глеевые перегнойные.

Разрез 723. Осоково-моховое полигонально-валиковое болото. Почвы: полигон-болотная торфяно-глеевая, на бровке – болотно-тундровая торфянисто-глеевая.

Отбор образцов для анализа производился через 10–15 дней; в 1972 г. с 20 июня по 20 августа и в 1973 г. с 20 июня по 10 сентября. На рис.1 показаны места отбора проб на профиле почв. Средний образец для анализа готовился смешиванием пяти образцов, взятых с того или иного элемента наноконтекста. Почвенные растворы отжимались при помощи гидравлического пресса в стакане Крюкова под давлением 150 атм. Фильтрат общим объемом около 50 см<sup>3</sup> анализировался в полевой лаборатории. В почвенных растворах определяли: pH – колориметрически по Алямовскому; HCO<sub>3</sub><sup>'</sup> – титрованием 0.02 N H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> в присутствии индикатора метилоранжа; Ca<sup>..</sup>, Mg<sup>..</sup> – трилонометрически с флуоресцеином и хромогеном в качестве индикаторов; SiO<sub>2</sub> – колориметрически в цилиндрах Генера по сульфатмолибденовому комплексу; Cl<sup>'</sup> – аргентометрически по Мору; SO<sub>4</sub><sup>..</sup> – титрованием 0.02 N BaCl<sub>2</sub> по индикатору нитрохромазо. Минерализация раствора определялась по сумме анализируемых компонентов.

Влажность почвы была определена весовым методом в полевой лаборатории, там же были определены колориметрически pH водной и солевой вытяжек из почв и аммиачный азот в вытяжке 2%-й KCl колориметрически с реактивом Несслера. В сухих образцах в Москве были определены легкорастворимые фосфаты (по Кирсанову) и подвижный калий (по Масловой).

Почвенный покров стационара Тарей был детально изучен И. В. Игнатенко (1971, 1973). Им дана морфологическая, физико-химическая характеристика почв и описана структура почвенного покрова территории. Почвы анализируемых участков легко- и средне-суглинистые. Тундровые почвы (разрезы 721, 722) слабокислые, в глеевых горизонтах даже нейтральные, имеют высокую степень

насыщенности основаниями (80–90%) и значительное содержание органического вещества, которое пропитывает всю почвенную толщу (содержание гумуса 2–5%). В болотных почвах (разрез 723) степень насыщенности основаниями ниже (40–60%), реакция более кислая, содержание органического вещества более высокое, чем в тундровых глеевых почвах (потеря при прокаливании – 30–70%). Химизм почв стационара в значительной степени определяется минералогическим составом почвообразующих пород, которые в пределах морских террас Пясины характеризуются преобладанием монтмориллонита в илистой фракции (Васильевская, Иванов, 1971; Зверева, Игнатенко, 1974).

Погодные условия вегетационного периода в различные годы наблюдений резко менялись. В частности, в 1972 г. лето было прохладным и дождливым, но весна была очень ранняя и снег сошел уже в первой половине июня (ледоход 15 июня). В этом году с 20 июля по 20 августа было всего 6 сухих и солнечных дней и 12 дней с сильными дождями. В 1973 г. зима затянулась, только к 20 июня сошел снег в тундрах, а на полигональном болоте держался до начала июля. Ледоход начался только 27 июня, и лето было очень короткое, но значительно более теплое и сухое, чем в 1972 г. С 20 июля по 20 августа было 8 дождливых дней, а в остальные дни погода была сухой и солнечной.

Динамические исследования режима влажности показали, что в течение сезона вегетации четких закономерностей изменения величины влажности в тундровых почвах не наблюдается, что связано с их практически полной водонасыщенностью в течение всего лета (табл.1). Наиболее динамична влажность органогенных горизонтов, где она может увеличиваться или уменьшаться в течение сезона в 2–3 раза (Васильевская, Солодихина, 1974). Наибольшей влажностью характеризуются торфяные горизонты почв полигонально-валиковых болот (от 120 до 800%).

Глеевые горизонты болотных почв характеризуются влажностью порядка 40–80%. Наименее влажны (из суглинистых и глинистых почв) глеевые горизонты почв пятнистых и бугорковатых тундр (20–30%). При промерзании влажность поверхностных горизонтов (особенно на пятнах) резко возрастает за счет миграции влаги к холодному экрану. Это было установлено и исследованиями на стационаре „Харп“ в лесотундре Западной Сибири (Дедков, 1971), и на стационаре „Агала“ в долине Пясины, южнее стационара „Тарей“ (Иванов, Богатырев, 1970). В целом в распределении влажности по типам тундр (особенно в органогенных горизонтах) отмечается закономерное увеличение ее от элювиальных ландшафтов, занятых пятнистыми тундрами, к аккумулятивным, которым соответствуют полигонально-валиковые болота. В пределах комплексов трещина-бордюр, ложбина-бугор, полигон-бровка заметно перераспределение влаги с меньшим ее содержанием в почвах наноповышений и большим – в нанопонижениях; в основном это типично для органогенных горизонтов, в минеральных горизонтах эти различия выражены сла-

Т а б л и ц а 1

Динамика величины весовой влажности, %

№ раз-реза	Эле-мент на-но-рельефа	Горизонт, глубина, см	1972 г.			
			20 VII	1 VIII	10 VIII	20 VIII
721	Ложби-на	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub> 0-10	62.7	108.9	72.7	186.1
		A <sub>1</sub> 10-17	52.1	80.1	49.2	48.5
		G 17-39	-	54.5	-	26.9
	Бордюр	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub> 0-4	57.0	52.0	181.5	44.5
		B <sub>g</sub> 4-32	18.3	19.8	25.8	24.5
		G 32-50	22.8	23.9	27.6	34.1
Пятно	G <sub>1</sub> 0-19	21.1	23.1	26.6	20.5	
	G <sub>2</sub> 19-52	25.0	24.3	26.4	20.5	
722	Ложби-на	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub> 0-6	75.9	746.7	278.3	125.0
		G <sub>1</sub> 6-23	26.2	132.3	94.8	26.7
		G <sub>2</sub> 23-44	17.3	22.3	25.3	27.5
	Бугорок	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub> 0-7	132.4	95.7	95.1	191.4
		G <sub>1</sub> 7-23	76.4	78.6	24.6	104.9
		G <sub>2</sub> 23-44	35.7	19.1	26.0	33.5
723	Бровка	A' <sub>T</sub> 0-5	34.7	242.7	344.2	202.9
		A'' <sub>T</sub> 5-15	121.1	183.4	150.5	111.2
		G 15-27	78.6	42.4	50.9	32.7
	Полигон	A' <sub>T</sub> 0-3	260.6	535.0	679.4	460.9
		A <sub>T</sub> 3-24	160.4	346.6	264.8	178.9
		G 24-33	54.7	66.5	-	50.6

\* Горизонт мерзлый.

1973 г.							Среднее	
10 VI	20 VII	1 VIII	10 VIII	20 VIII	1 IX	10 IX	1972 г.	1973 г.
170.0	185.5	148.1	187.2	126.9	137.4	172.6	107.6	165.0
111.8*	-	69.6	66.3	60.5	67.2	62.8	57.4	65.3
-	-	-	27.5	34.7	25.1	18.8	40.7	24.5
169.0	83.4	59.0	68.5	38.9	37.6	68.7	83.8	64.2
53.8*	37.5	31.6	36.4	42.1	42.2	62.0	22.1	41.2
27.7*	-	28.0	27.1	23.7	17.2	18.2	27.1	22.8
62.2	30.7	32.9	26.6	29.0	25.6	30.4	22.6	26.3
18.4*	-	33.4	23.4	22.4	12.0	22.3	24.1	25.1
241.7*	220.8	223.1	172.3	181.4	282.8	211.5	306.4	187.6
52.8*	129.8	79.3	26.4	89.7	94.7	109.9	70.0	88.5
-	-	31.3	27.7	31.1	32.0	30.9	23.1	24.9
126.5	89.1	146.0	125.0	121.6	64.8	142.6	128.6	116.4
58.7*	30.7	80.7	57.7	50.2	81.4	32.9	71.7	55.7
-	-	27.2	26.0	24.0	25.9	21.5	28.6	24.9
259.1*	311.3	166.3	176.0	125.1	162.1	187.5	206.1	179.9
181.0*	-	-	118.1	135.9	127.7	159.2	141.6	147.9
165.8*	-	-	-	38.6	43.4	56.9	51.2	46.3
-	723.5	250.1	797.8	433.9	487.6	414.3	481.4	519.5
-	344.7	213.2	327.6	237.1	283.2	255.7	237.6	276.9
-	-	-	51.9	51.9	112.5	86.0	57.3	75.6

Т а б л и ц а 2

Кислотность почв стационара

№ раз-реза	Элемент нао-рельефа	Горизонт, глубина, см	1972 г.		1973 г.	
			I	II	I	II
721	Ложбина	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub> 0-10	6.1	5.7	6.4	5.7
		A <sub>1</sub> 10-17	5.9	4.8	6.2	5.1
		G 17-35	6.1	5.3	7.0	5.6
	Бордюро	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub> 0-4	6.2	5.1	7.1	5.9
		B <sub>g</sub> 4-32	6.1	5.4	6.8	5.2
		G 32-50	6.0	5.6	7.0	5.6
	Пятно	B <sub>g</sub> 0-9	6.5	5.3	7.1	5.9
		G <sub>1</sub> 9-19	6.2	5.0	6.8	5.2
		G <sub>2</sub> 19-52	6.6	5.4	7.0	5.6
722	Ложбина	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub> 0-6	6.0	5.4	6.1	5.3
		G <sub>1</sub> 6-23	6.4	5.1	6.3	5.1
		G <sub>2</sub> 23-44	6.3	5.5	7.1	5.6
	Бугорок	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub> 0-7	6.6	5.5	6.3	5.6
		G <sub>1</sub> 7-23	6.4	5.3	6.3	5.1
		G <sub>2</sub> 23-44	6.3	5.3	7.0	5.6
723	Бровка	A' <sub>T</sub> 0-5	5.9	5.1	5.8	4.9
		A'' <sub>T</sub> 5-15	6.0	5.0	5.4	4.5
		G 15-27	5.9	5.0	5.5	4.3
	Полигон	A' <sub>T</sub> 0-3	5.7	5.1	4.8	4.3
		A'' <sub>T</sub> 3-24	6.0	4.9	4.9	4.1
		G 24-33	5.7	4.4	4.8	3.8

П р и м е ч а н и е . I - рН водной вытяжки, II - рН со-левой вытяжки.

бее. По годам наблюдений влажность изменяется сравнительно мало.

Кислотность почв стационара – также величина мало динамичная во времени. О ее величине можно судить по данным табл.2 (средние данные из 8–12 наблюдений за сезон). К концу августа идет некоторое подкисление почв, что связано, очевидно, с усилением степени разложения органических остатков. Однако в целом слабая интенсивность разложения органического вещества, сравнительно высокое содержание кальция и магния в почвенном растворе (сумма 2–4 мг-экв/л) и в поглощающем комплексе (30–50 мг-экв на 100 г почвы) способствует тому, что pH почвы не снижается ниже величины 5.7 (водная вытяжка). Почвы полигонально-валикового болота характеризуются более кислой реакцией, нежели тундровые глеевые почвы стационара.

Почвы отрицательных элементов нанорельефа (ложбины, полигон), как правило, имеют более кислую реакцию верхних горизонтов по сравнению с аналогичными горизонтами почв положительных элементов наноконтекста (бровка, бугор, бордюр). В болотных почвах кислотность книзу возрастает; в тундрах, наоборот, книзу идет подщелачивание. Более щелочной реакцией характеризуется также верхний горизонт пятна в замерзшем состоянии, что связано с миграцией солей к верхнему фронту замерзания.

Средние величины кислотности за 1972 и 1973 гг. несколько отличаются друг от друга. Более высокие температуры воздуха и почвы летом 1973 г. привели к интенсивной минерализации растительных остатков. В полигональном болоте это вызвало подкисление почвы, так как преобладающие здесь в растительном покрове мхи дают кислые продукты разложения. В тундровых ассоциациях зольный состав растений в среднем более щелочной по сравнению с болотами, к тому же буферные свойства тундровых почв лучше развиты. В связи с этим большая интенсивность разложения растительных остатков в 1973 г. подкисления почв в тундрах, в отличие от болот, не вызвала.

Наблюдения Джерспера (Gersper, 1972) на мысе Барроу (Аляска, США), проведенные в 1970–1971 гг., также показали, что в разные годы в одни и те же сроки измерений величина pH могла быть разной, но в среднем за сезон кислотность оставалась более или менее постоянной величиной. Им было отмечено, что при влажном холодном лете величина pH была довольно постоянной по срокам наблюдений, а в случае резких колебаний температуры и влажности изменения в величине кислотности почв были более существенными. Это связано со скоростью разложения растительных остатков, скоростью оттаивания мерзлых горизонтов почвы и т.п.

Определение подвижного фосфора (в вытяжке 0,2 н HCl) показало, что как тундровые, так и болотные почвы стационара чрезвычайно бедны легкорастворимыми фосфатами (табл.3). По градациям, принятым для дерново-подзолистых почв, изученные почвы могут быть отнесены к группе с очень низкой обеспеченностью



Т а б л и ц а 3

Динамика легкорастворимых фосфатов ( $P_2O_5$ , мг/100 г)

№ раз-реза	Элемент нано-рельефа	Горизонт, глубина, см	1972 г.			
			20 УП	1 УШ	10 УШ	20 УШ
721	Ложби-на	$A_0/A_1$ 0-10	1.1	1.6	1.0	-
		$A_1$ 10-17	0.9	0.7	0.6	0.7
		G 17-39	-	0.5	-	0.6
	Бордю-р	$A_0/A_1$ 0-4	1.3	1.4	1.1	1.2
		Bg 4-32	1.1	1.0	0.7	1.0
		G 32-50	1.0	0.9	0.5	0.5
	Пятно	Bg 0-9	1.0	1.3	0.6	1.0
		$G_1$ 9-19	-	-	0.6	1.2
		$G_2$ 19-52	1.2	1.2	0.5	1.1
722	Ложби-на	$A_0/A_1$ 0-6	0.9	0.4	0.8	-
		$G_1$ 6-23	1.0	1.1	1.0	1.1
		$G_2$ 23-44	1.2	0.9	1.4	1.0
	Буго-рок	$A_0/A_1$ 0-7	0.9	0.6	1.2	-
		$G_1$ 7-23	1.0	1.4	1.0	0.7
		$G_2$ 23-44	1.2	1.5	1.4	1.2
723	Бровка	$A'_T$ 0-5	-	-	-	-
		$A''_T$ 5-15	0.6	0.3	Следы	-
		G 15-27	1.0	0.6	1.0	0.4
	Поли-гон	$A'_T$ 0-3	-	-	-	-
		$A''_T$ 3-24	0.4	0.4	0.4	0.3
		G 24-33	0.7	-	0.3	0.3

1973 г.							Среднее	
10У1	10УII	20УII	30УII	10УIII	20УIII	101X	1972 г.	1973 г.
6.7	4.7	6.7	7.0	3.4	4.2	3.0	1.2	5.3
-	-	-	3.2	3.0	3.3	3.0	0.7	3.1
-	-	-	-	5.9	5.7	7.1	0.5	6.2
5.9	4.7	5.3	4.4	4.7	6.6	4.7	1.2	5.3
5.7	4.3	3.4	4.7	4.4	4.5	2.6	1.0	4.2
-	-	-	5.9	5.5	6.3	4.1	0.7	5.5
4.8	4.4	3.4	4.5	4.2	6.2	3.2	1.0	4.3
4.1	6.2	4.6	4.0	4.5	5.9	2.0	0.9	4.5
-	-	-	5.9	8.0	5.2	4.1	1.0	5.8
6.0	-	5.2	3.9	4.0	3.2	2.3	0.7	4.4
-	-	4.2	3.3	6.9	5.1	3.1	1.1	4.5
-	-	-	7.1	8.0	6.7	6.0	1.1	6.9
7.9	4.7	5.7	4.4	4.1	5.5	5.5	0.9	5.4
5.1	-	5.6	3.5	4.1	4.1	10.4	1.1	5.5
-	-	-	7.2	12.0	5.3	16.9	1.3	10.3
-	1.4	1.6	2.4	3.0	2.0	0.4	-	2.0
-	-	2.4	-	3.9	2.4	1.6	0.4	2.6
-	-	-	-	-	3.0	3.2	0.7	3.1
-	-	1.4	2.2	1.6	2.2	2.1	-	1.9
-	-	3.5	2.9	3.0	3.3	2.6	0.4	3.1
-	-	-	-	3.5	3.8	3.0	0.4	3.4

фосфором (для культурных растений). Однако растения тундры достаточно интенсивно используют запасы фосфора в почвах, и содержание его в растениях не ниже, чем в аналогичных группах видов из лесной зоны. Следует также отметить, что разовые определения фосфора в клеточном соке растений (по Магнишкому) показали довольно высокие дозы фосфора в клеточном соке, свидетельствующие об обеспеченности растений этим элементом.

В течение вегетационного периода содержание подвижных фосфатов в почвах более или менее постоянно. Особенно это типично для холодного лета 1972 г. Этот вегетационный период характеризовался как однообразным, так и крайне низким содержанием легкорастворимых фосфатов в почве. Их количество в почвах в 1972 г. было в несколько раз меньше, чем в более теплом 1973 г.

Определение подвижного фосфора, калия, кальция, магния и аммиачного азота на мысе Барроу (Gersper, 1972) тоже показало, что общее их содержание зависит от температуры, количества осадков и биологической активности почвы. В более теплое и влажное лето 1971 г. содержание воднорастворимых питательных элементов (за исключением аммиачного азота) было выше, чем в более холодном 1970 г. После выпадения дождей содержание воднорастворимых оснований увеличивалось, что связывается автором с более интенсивным вымыванием элементов из разлагающегося тундрового войлока и из органического горизонта. На стационаре „Тарей“ наименее бедны фосфором почвы полигонально-валикового болота.

Болотные почвы оказались также наименее обеспеченными в отношении подвижного калия (табл.4). Тундровые глеевые почвы пятнистой и бугорковатой тундр по градам для дерново-подзолистых почв могут быть отнесены к среднеобеспеченным. Количество калия, переходящего в 1 н вытяжку уксуснокислого аммония, мало изменяется в течение вегетационного периода; из органических горизонтов извлекается больше этого элемента, нежели из минеральных. Исключение составляет почва пятна, где отмечается довольно высокий уровень подвижного калия. Наибольшие величины подвижного калия наблюдаются в почвах непосредственно после оттаивания, затем по мере потребления элемента растениями его содержание несколько уменьшается.

В содержании подвижного калия в почвах в различные сезоны отмечается та же закономерность, что и для подвижного фосфора: в теплое лето 1973 г. его количество в почвах было больше, чем в 1972 г. В этом отношении показательны данные по содержанию калия в почве пятна: термический режим пятен в течение вегетационного периода более благоприятен для разложения, нежели режим окружающих почв под растительным покровом, и в меньшей степени зависит от погодных условий, поэтому и содержание калия в нем осталось постоянным.

Наиболее динамично во времени количество в почве аммиачного азота, особенно это относится к органическим горизонтам. Наибольшими количествами аммиачной формы азота характеризуются

болотные почвы, далее идут тундровые глеевые почвы бугорковатой и затем пятнистой тундр (табл.5). Это может быть обусловлено несколькими причинами: более высоким содержанием органического вещества в болотных почвах, затрудненностью в них процессов нитрификации, вследствие более высокой влажности и более кислой реакции, более низкой общей численностью микроорганизмов. Более высокое содержание аммиачного азота в болотных почвах отмечено также и на стационаре в Прюдо-Бей (Аляска) Билгином и Дугласом (Bilgin, Douglas, 1972). Ими обнаружено также увеличение содержания аммиачного азота по мере увеличения деятельного слоя почвы. На стационаре „Тарей“ в оба года наблюдений максимальное содержание аммиачного азота также было в конце июля-начале августа. В этот наиболее теплый период лета идет более интенсивное разложение органического вещества, и несмотря на максимальное развитие в этот период сосудистых растений и микроорганизмов (Паринкина, 1973) количество аммиачного азота в почве остается достаточно высоким. Наблюдения Билгина и Дугласа подтвердили ранее наблюдавшийся факт, что количество нитратного азота в тундрах очень невелико, он к тому же быстро переходит в аммиачную форму.

При исследовании динамики кислотности и содержания подвижных форм фосфора и аммиачного азота в горно-тундровых почвах Мурманской обл. (Левина, 1969) были вскрыты те же закономерности, что и для таймырских тундр. Все эти показатели мало менялись по срокам наблюдений в течение вегетационного периода. В минеральных горизонтах кольской тундры количество подвижного фосфора колебалось около 2 мг на 100 г почвы, т.е. это данные одного порядка с рассматриваемыми нами почвами; близки и показатели по аммиачному азоту. По калию результаты несравнимы из-за различия в методе вытеснения калия из почвы. В подстилке и в гумусовом горизонте горнотундровой почвы Мурманской обл. фосфора больше в десятки и сотни раз. Это связано с запылением почвы отходами апатитово-нефелиновой фабрики.

Изучение динамики состава почвенных растворов в тундровых почвах Таймыра было начато в 1968 г. на стационаре „Агала“ Московского университета, расположенном на южном пределе подзоны типичных тундр (Иванов, 1970). Постановка такого же рода исследований на стационаре „Тарей“ была целесообразной по нескольким причинам и, в частности, из-за необходимости подтвердить некоторые закономерности изменения химизма растворов, полученных для почв стационара „Агала“, для выяснения различий в химизме вод, связанных с более северным положением „Тарей“ (переход к арктическим тундрам) и несколько иным характером почвообразующих пород.

Прежде всего укажем те особенности химизма почвенных растворов тундровых почв, которые были отмечены В. В. Ивановым (1970) для тундр района устья реки Агалы и которые оказались свойственными почвам района Тарей. В первую очередь - значи-

Т а б л и ц а 4

Динамика подвижного калия ( $K_2O$ , мг/100 г)

№ раз-реза	Элемент нано-рельефа	Горизонт, глубина, см	1972 г.			
			20 VII	1 VIII	10 VIII	20 VIII
721	Ложбина	$A_0/A_1$ 0-10	4.3	-	9.4	-
		$A_1$ 10-17	3.0	4.8	2.7	3.2
		G 17-39	-	3.9	-	6.7
	Бордюр	$A_0/A_1$ 0-4	14.4	13.7	8.4	10.2
		Bg 4-32	6.8	7.3	7.6	4.6
		G 32-50	7.1	10.2	4.1	7.6
	Пятно	Bg 0-9	-	-	9.2	11.5
		$G_1$ 9-19	12.2	14.0	8.3	9.8
		$G_2$ 19-52	11.8	11.6	7.8	12.5
722	Ложбина	$A_0/A_1$ 0-6	4.8	6.7	13.1	-
		$G_1$ 6-23	4.6	2.5	3.5	2.6
		$G_2$ 23-44	3.9	3.7	3.9	5.3
	Бугорок	$A_0/A_1$ 0-6	-	5.2	6.8	-
		$G_1$ 7-23	3.3	4.1	4.1	8.0
		$G_2$ 23-44	4.2	4.5	5.0	5.3
723	Бровка	$A'_T$ 0-5	-	-	-	-
		$A''_T$ 5-15	7.4	2.8	-	1.2
		G 15-27	2.4	0.9	0.7	-
	Полигон	$A'_T$ 0-3	-	-	-	-
		$A''_T$ 3-24	2.4	2.9	1.4	1.2
		G 24-33	1.6	2.5	0.7	-

1973 г.							Среднее	
10 VI	10 VII	20 VII	30 VII	10 VIII	20 VIII	10 IX	1972 г.	1973 г.
11.2	16.8	12.7	14.4	13.6	11.0	-	6.8	12.7
-	-	-	6.0	6.0	7.0	7.0	3.4	6.5
-	-	-	6.8	9.4	12.1	11.4	5.3	9.9
10.8	18.8	17.0	17.5	12.2	13.9	13.0	11.7	14.5
6.8	6.7	6.0	10.2	6.0	12.6	4.8	6.6	7.6
-	-	-	13.7	11.4	8.0	7.4	7.2	10.1
8.0	9.4	11.2	14.8	9.6	9.9	7.4	10.2	9.8
11.9	13.8	11.3	15.0	12.7	8.9	8.5	11.1	11.7
-	-	-	14.4	11.6	7.6	11.0	10.9	11.1
12.5	17.0	21.0	17.6	10.1	8.5	8.8	8.2	14.1
-	-	6.0	6.8	4.9	4.2	4.2	3.3	5.2
-	-	-	6.7	7.6	4.0	3.8	4.2	5.1
10.8	13.0	12.7	16.8	12.2	12.0	16.8	6.0	13.9
7.6	6.1	7.4	5.2	4.4	4.8	4.6	4.9	5.7
-	-	-	7.3	8.5	6.7	8.8	4.7	7.8
-	9.6	9.0	4.3	3.4	7.6	8.3	-	6.9
-	2.3	2.3	2.2	1.3	2.4	2.6	3.8	2.2
-	-	-	-	-	2.3	1.2	1.3	1.7
-	-	16.6	13.9	7.8	10.0	9.6	-	11.6
-	-	2.9	4.7	3.1	3.2	2.5	2.0	3.3
-	-	-	-	1.7	1.7	2.3	1.6	1.9

Т а б л и ц а 5

Динамика аммиачного азота (  $\text{NH}_3$ , мг/100 г)

№ раз-реза	Элемент нано-рельефа	Горизонт, глубина, см	1972 г.			
			20 VII	1 VIII	10 VIII	20 VIII
721	Ложбина	$A_0/A_1$ 0-10	2.5	2.0	3.7	2.7
		$A_1$ 10-17	3.1	2.0	1.3	2.1
		G 17-39	-	1.6	3.0	1.7
	Бордюр	$A_0/A_1$ 0-4	1.3	2.0	3.7	2.7
		$G_1$ 4-32	0.9	2.0	1.3	2.1
		$G_2$ 32-50	0.6	1.6	3.0	1.7
	Пятно	$G_1$ 0-19	0.8	2.1	4.7	1.5
		$G_2$ 19-52	1.5	1.6	1.3	2.1
	722	Ложбина	$A_0/A_1$ 0-6	1.8	15.3	6.8
$G_1$ 6-23			0.6	3.5	3.5	1.9
$G_2$ 23-44			0.4	2.1	2.9	1.5
Бугорок		$A_0/A_1$ 0-7	-	2.9	9.8	-
		$G_1$ 7-23	0.9	2.1	0.6	2.7
		$G_2$ 23-44	0.6	1.5	1.9	2.3
723	Брозка	$A_T^I$ 0-5	-	7.0	4.6	3.6
		$A_T^{II}$ 5-15	1.6	6.2	5.0	7.0
		G 15-27	2.7	7.5	-	13.4
	Полигон	$A_T^I$ 0-3	4.7	10.8	28.8	11.2
		$A_T^{II}$ 3-24	31.2	23.9	43.8	14.8
		G 24-33	31.6	88.7	-	12.1

1973 г.							Среднее	
30 VI	10 VII	20 VII	30 VII	10 VIII	20 VIII	1 IX	1972 г.	1973 г.
8.4	6.5	6.6	7.2	3.4	2.3	4.4	2.7	5.6
-	-	-	3.9	3.5	1.3	2.9	2.1	2.9
-	-	-	-	2.7	1.7	2.5	2.1	2.3
3.5	2.2	3.8	3.3	3.9	19.5	2.7	2.6	5.3
-	1.2	2.5	2.1	2.9	2.8	2.1	1.6	2.3
-	-	-	2.7	2.3	0.6	2.1	1.7	1.9
3.0	2.3	2.1	2.4	2.7	4.4	3.9	2.3	3.0
-	2.2	2.3	2.6	2.5	2.5	3.7	1.6	2.6
3.9	4.6	6.7	7.4	5.7	4.8	7.2	6.7	6.1
4.0	-	3.7	3.9	2.6	3.0	5.5	2.1	3.7
-	-	-	2.1	2.9	2.1	2.1	1.7	2.3
4.7	5.0	3.0	5.2	3.6	3.6	4.4	6.3	4.5
4.1	-	2.8	2.9	2.5	2.4	2.8	1.6	2.9
-	-	-	2.3	2.3	2.0	1.9	1.6	2.1
7.5	6.0	7.4	12.0	5.5	4.7	4.6	5.1	6.8
3.6	-	5.6	-	12.6	3.8	4.1	4.9	4.0
-	-	-	-	-	6.3	5.4	7.9	5.9
-	-	18.9	9.2	28.7	7.7	11.8	13.9	15.3
-	-	8.0	10.6	19.2	7.7	7.5	28.4	10.6
-	-	-	-	21.3	9.7	3.0	44.1	11.3



тельно бо́льшая минерализация почвенных растворов минеральных горизонтов почвы по сравнению с органогенными (табл.6). Это объясняется слабой минерализацией органического вещества в суровых климатических условиях севера, возрастанием роли минеральной части почвы в формировании состава почвенных растворов и несомненно большей обводненностью органогенных горизонтов. Расчеты запасов воднорастворимых веществ с учетом естественной влажности почв, проведенные В. В. Ивановым, показали, что различия между минеральными и органогенными горизонтами при этом значительно сглаживаются, хотя общая тенденция большего накопления растворимых продуктов почвообразования в минеральной части профиля сохраняется. Органогенные горизонты тундровых почв имеют значительно бо́льшую порозность, более легкий механический состав. Поэтому внутрипочвенный боковой сток (горизонтальное надмерзлотное элювирование) идет в основном по этим горизонтам и приводит к их выщелоченности.

И. Н. Скрынниковой (1959) была отмечена тенденция уменьшения минерализации растворов из органогенных горизонтов в почвах лесной зоны по направлению с юга на север. Но все-таки во всех лесных почвах концентрация растворов в органогенных горизонтах выше, чем в минеральных. В этом мы видим принципиальное отличие лесных почв по сравнению с тундровыми почвами Таймыра. Отсутствие материалов по составу почвенных растворов в других провинциях тундровой зоны не позволяет нам достоверно считать эту особенность минерализации почвенных растворов типичной для тундрового почвообразования вообще. Особенно интересен был бы материал, полученный при изучении почв, развитых на „бедных“ породах, так как в пределах Таймырской низменности бо́льшая роль минеральной части профиля почв в формировании химизма растворов связана с богатством суглинистых отложений элементами минерального питания растений.

В пятнистых тундрах района Тарей и Агапы отмечается в зимний период накопление растворимых продуктов в верхнем горизонте почв обнаженных пятен в результате восходящей миграции веществ к фронту зимнего промерзания. Общей закономерностью является также увеличение степени минерализации почвенных растворов к началу-середине августа (рис.2, 3, 4). Это связано с усилением в этот период степени разложения органического вещества одновременно с увеличением мощности деятельного слоя почвы за счет оттаивания. Более активное поступление растворимых веществ в верховодку по мере увеличения деятельного слоя отмечают и Билгин и Дуглас на станции „Барроу“ (Bilgin, Douglas, 1972).

Наряду с некоторыми общими тенденциями в изменении химизма почвенных растворов наблюдаются и существенные различия в их составе, связанные в первую очередь с происхождением и составом почвообразующих пород в районе Тарей и Агапы. Созревшие почвы в долине Пясины в районе устья Агапы находятся под бо́льшим воздействием отложений бореальной трансгрессии, нежели

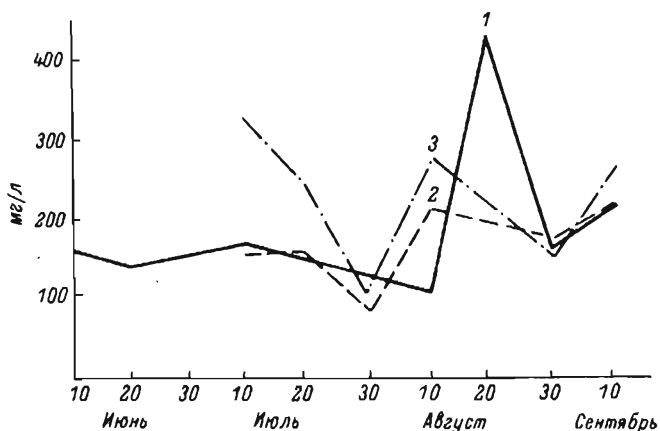


Рис.2. Динамика минерализации почвенных растворов в почве пятнистой тундры.

Глубины отбора образцов (в см): 1 - 0-9, 2 - 9-19, 3 - 19-52.

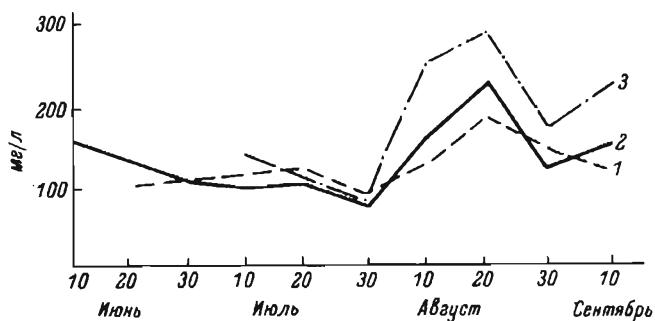


Рис.3. Динамика минерализации почвенных растворов в почве бордюра пятнистой тундры.

Глубины отбора образцов (в см): 1 - 0-4, 2 - 4-32, 3 - 32-40.

в районе Тарей, где толща современных аллювиальных отложений достигает нескольких метров и в связи с этим влияние морских пород на формирование свойств почв более слабое.

Прежде всего это сказывается на количестве хлор-иона в почвенных растворах. Если в почвенных растворах стационара „Агапа“ его содержание составляло от 30 до 100 мг /л, то в почвенных растворах стационара „Тарей“ количество хлор-иона в большинстве

Т а б л и ц а 6

Динамика состава почвенных растворов, мг/л (1973 г.)

№ раз-реза	Элемент нано-рельефа	Горизонт, глубина, см	№ горизонта	pH	Сумма ионов	SO <sub>4</sub> <sup>''</sup>	SiO <sub>2</sub>	K'	Na'
721	Ложбина	A <sub>0</sub> /A <sub>2</sub> 0-10	1	6.6	113	3	2	2	9
		A <sub>1</sub> 10-17	2	6.4	103	3	2	3	6
		G 17-35	3	7.2	233	3	2	3	6
	Бордюр	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub> 0-4	4	6.7	138	4	2	4	6
		B <sub>g</sub> 4-32	5	6.6	129	4	2	5	10
		G 32-40	6	6.8	200	4	2	3	6
	Пятно	B <sub>g</sub> 0-9	7	7.1	183	7	2	6	13
		G <sub>1</sub> 9-19	8	7.1	178	3	2	7	14
		G <sub>2</sub> 19-52	9	7.5	219	4	2	4	10
722	Бугорок	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub> 0-7	10	6.5	121	3	2	4	7
		G <sub>1</sub> 7-23	11	6.5	109	4	2	2	5
		G <sub>2</sub> 23-44	12	7.2	122	4	3	5	6.5
	Ложбина	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub> 0-6	13	6.5	88	3	2	2	4
		G <sub>1</sub> 6-20	14	6.5	91	4	1	1	4
		G <sub>2</sub> 20-29	15	7.3	153	3	2	3	11
723	Полигон	A <sub>T</sub> 0-3	16	6.6	72	3	1	3	4
		A <sub>T</sub> <sup>''</sup> 3-24	17	6.6	66	3	1	4	20
		G 24-33	18	7.1	131	3	3	5	12
	Бровка	A <sub>T</sub> 0-5	19	6.4	79	3	1	3	4
		A <sub>T</sub> <sup>''</sup> 5-15	20	6.5	79	3	1	3	4.5
		G 15-27	21	6.7	217	3	2	12	17

\* Горизонт мерзлый.

HCO<sub>3</sub>'

20 VI	30 VI	10 VII	20 VII	30 VII	10 VIII	20 VIII	1 IX	10 IX
98*	76	93	71	68	74	38	116	162
-	49*	-	-	39	42	66	92	105
-	-	-	-	-	32	144	179	247
81*	64	73	74	61	37	157	103	146
61*	-	44	50	44	49	84	128	115
-	-	32	-	39	39	36	88	259
118	82	82	65	61	43	366	138	247
-	-	68	66	56	51	205	144	234
-	-	84	78	66	61	179	128	259
156*	74	67	49	68	67	64	104	124
-	44*	-	42	33	44	64	102	102
-	-	-	-	39	49	117	104	167
77*	61	61	62	69	68	85	117	61
-	44*	-	45	34	43	21	103	91
-	-	-	-	37	51	56	116	287
-	-	-	49	29	51	43	61	63
-	-	-	16	19	40	29	57	95
-	-	-	-	-	32	61	79	156
-	61*	48	51	43	23	84	64	82
-	29*	-	24	-	23	41	55	68
-	-	-	-	-	-	61	162	234

Т а б л и ц а 6 (продолжение)

№ разреза	Элемент на- норельефа	Горизонт, глубина, см		№ горизонта	С'						
					20 У I	30 У I	10 У II	20 У II	30 У II	10 У III	20 У III
721	Лож- бина	A/A <sub>1</sub>	0-10	1	45*	26	10	11	10	15	146
		A <sub>1</sub>	10-17	2	-	30*	-	-	32	34	51
		G	17-35	3	-	-	-	-	-	158	103
	Бор- дюр	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub>	0-4	4	58*	44	32	30	18	94	72
		Bg	4-32	5	39*	-	51	54	39	72	71
		G	32-40	6	-	-	84	-	37	159	188
Пят- но	Bg	0-9	7	37	71	77	74	57	44	111	
	G <sub>1</sub>	9-19	8	-	-	84	79	32	126	34	
	G <sub>2</sub>	19-52	9	-	-	188	98	32	170	54	
722	Буго- рок	A/A <sub>1</sub>	0-7	10	21*	18	32	54	21	35	60
		G <sub>1</sub>	7-23	11	-	54*	-	64	17	23	61
		G <sub>2</sub>	23-44	12	-	-	-	-	32	32	39
	Лож- бина	A <sub>0</sub> /A <sub>1</sub>	0-6	13	6*	14	14	20	10	11	35
		G <sub>1</sub>	6-20	14	-	50*	-	10	21	32	59
		G <sub>2</sub>	20-29	15	-	-	-	-	30	34	84
723	Поли- гон	A' <sub>T</sub>	0-3	16	-	-	-	10	10	10	42
		A'' <sub>T</sub>	3-24	17	-	-	-	10	10	10	44
		G	24-33	18	-	-	-	-	-	23	98
	Бров- ка	A' <sub>T</sub>	0-5	19	-	13*	10	13	13	10	55
		A'' <sub>T</sub>	5-15	20	-	18*	-	15	-	17	50
		G	15-27	21	-	-	-	-	-	-	126

		Ca <sup>++</sup>								
I IX	10 IX	20 YI	30 YI	10 VII	20 VII	30 VII	10 VIII	20 VIII	I IX	10 IX
22	20	36*	18	18	14	18	18	50	40	20
25	25	-	18*	-	-	12	20	48	34	19
35	33	-	-	-	-	-	48	54	36	48
32	30	34*	18	20	20	18	32	72	32	39
32	20	24*	-	20	26	20	26	62	28	11
164	33	-	-	22	-	20	44	62	44	48
32	28	30	24	26	28	20	20	12	40	45
34	30	-	-	20	32	24	40	54	44	54
32	39	-	-	48	44	20	48	60	44	58
42	30	32*	14	16	20	18	26	34	36	29
35	25	-	18*	-	28	12	16	40	40	26
35	19	-	-	-	-	16	18	34	36	26
32	25	18*	14	16	16	12	18	30	36	21
17	25	-	16*	-	12	12	18	32	32	24
30	33	-	-	-	-	18	18	34	42	48
32	23	-	-	-	12	6	14	30	32	19
16	23	-	-	-	6	6	12	30	20	24
32	23	-	-	-	-	-	16	54	28	26
38	25	-	12*	14	12	12	8	48	32	24
26	23	-	12*	-	12	-	6	30	28	12
39	33	-	-	-	-	-	-	68	48	46

Т а б л и ц а 6 (продолжение)

№ раз-реза	Элемент нано-рельефа	Горизонт, глубина, см	№ горизонта		
				20 У1	30 У1
721	Ложбина	$A_0/A_1$ 0-10	1	14*	12
		$A_1$ 10-17	2	-	8*
		G 17-35	3	-	-
	Бордюр	$A_0/A_1$ 0-4	4	16*	14
		Bg 4-32	5	9*	-
		G 32-40	6	-	-
	Пятно	Bg 0-9	7	16	22
		$G_1$ 9-19	8	-	-
		$G_2$ 19-52	9	-	-
722	Бугорок	$A_0/A_1$ 0-7	10	16*	8
		$G_1$ 7-23	11	-	13*
		$G_2$ 23-44	12	-	-
	Ложбина	$A_0/A_1$ 0-6	13	6*	7
		$G_1$ 6-20	14	-	16*
		$G_2$ 20-29	15	-	-
723	Полигон	$A'_T$ 0-3	16	-	-
		$A''_T$ 3-24	17	-	-
		G 24-33	18	-	-
	Бровка	$A'_T$ 0-5	19	-	7*
		$A''_T$ 5-15	20	-	8*
		G 15-27	21	-	-

Mg<sup>2+</sup>

10 VII	20 VII	30 VII	10 VIII	20 VIII	1 IX	10 IX
10	6	4	2	24	5	12
-	-	5	7	2	5	18
-	-	-	24	30	24	28
12	9	6	18	11	12	10
14	11	7	14	7	16	19
19	-	7	31	30	17	24
24	17	11	10	17	14	22
29	17	5	24	14	12	17
46	22	11	34	17	10	28
11	14	7	5	10	10	8
-	13	5	6	7	7	11
-	-	7	6	13	12	19
18	7	5	6	5	12	8
-	5	5	5	1	6	12
-	-	4	8	17	14	37
-	5	4	4	2	2	7
-	2	2	2	1	4	8
4	-	-	2	12	10	19
-	5	5	2	2	4	8
-	2	-	Следы	2	5	10
-	-	-	-	10	12	28



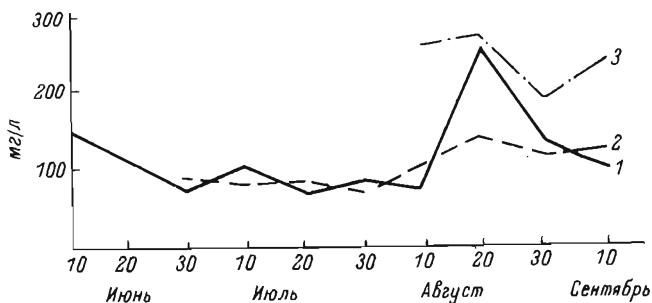


Рис.4. Динамика минерализации почвенных растворов в почве ложбины гатнистой тундры.

Глубины отбора образцов (в см): 1 - 0-10, 2 - 10-17, 3 - 17-35.

образцов не превышало 10-50 мг/л, хотя в ряде случаев содержание его поднималось до 100 мг/л и более. Кроме того, максимум концентрации хлоридов в растворах на стационаре „Тарейя“ наблюдался 10-20 августа, т.е. в период максимального оттаивания почвы, в то время как на стационаре „Агала“ максимум хлоридов был приурочен к замерзшим или только что оттаявшим весной образцам, где хлор накапливался при криогенном подтягивании растворов. Высокое содержание хлоридов в летний период в почвах района Тарейи может быть связано с поступлением хлора с атмосферными осадками, но мы не располагаем конкретными данными по содержанию в них хлора.

Влияние почвообразующих пород сказывается и на соотношении ионов магния и кальция в растворе. В растворах из почв окрестностей Агалы доля магния несколько выше, чем из окрестностей Тарейи; и по абсолютным величинам количество ионов кальция и магния в Агале больше. В почвах стационара „Тарейя“ ниже подвижность кремнезема; содержание его в течение всего периода вегетации не превышает 1-2 мг/л (на стационаре „Агала“ - 5-20 мг/л).

Несомненно, что кроме влияния почвообразующих пород более низкая минерализация почвенных растворов на стационаре „Тарейя“ объясняется меньшей, чем в Агале, интенсивностью биологического круговорота элементов, более медленным темпом их поступления из разлагающихся растительных остатков, снижением интенсивности внутрипочвенного выветривания минералов. Стационар „Тарейя“ по климатическим условиям близок к арктическим тундрам, в то время как стационар „Агала“ приурочен к границе типичной и южной тундры. Содержание сульфат-иона в растворах почв стационара „Тарейя“ не превышает 3-4 мг/л и мало меняется в течение сезона вегетации. Реакция почвенных растворов слабокислая или нейтральная.

При сравнении состава растворов почв различных типов тундр отчетливо видно, что в тундровых глеевых почвах пятнистых и бу-

горковатых тундр они значительно более минерализованы, чем в почвах полигонально-валикового болота (табл.6); различия особенно заметны в органогенных горизонтах. Это связано с их большей обводненностью, меньшим влиянием минеральной части почвы в торфянистых горизонтах болотных почв, с иным составом растительного опада в болотных сообществах по сравнению с тундровыми. По элементам криогенного комплекса (бугорок-ложбина, бордюро-ложбина) заметна меньшая минерализация растворов в органогенных горизонтах понижений микрорельефа по сравнению с повышениями. Это также обусловлено большей обводненностью и выщелоченностью почв понижений.

Изучение особенностей динамики некоторых свойств почв и состава почвенных растворов позволяет нам более обоснованно подойти к генетическому определению почв как различных типов тундр и болот, так и элементов наноконцентрации в пределах одного типа тундры или болота. По составу и минерализации почвенных растворов, по величине pH и количеству подвижных форм азота, фосфора и калия почвы полигонально-валикового болота четко отличаются от тундровых глеевых почв бугорковатой и пятнистой тундры.

В пределах комплекса полигонально-валикового болота почвы днища полигона характеризуются более высокой влажностью и кислотностью и меньшей степенью минерализации растворов. Последнее связано с большей обводненностью днища полигона. Поэтому можно ориентировочно считать, что в отличие от собственно болотных почв полигона почвы валиков следует рассматривать как болотно-тундровые.

Почвы бугорков и понижений бугорковатой тундры довольно близки между собой почти по всем показателям. Это подтверждает наше предположение, сделанное при полевом описании почв, что почвы и наноповышений и нанопонижений в этом типе тундр можно считать одинаковыми тундровыми глеевыми.

В пятнистой тундре наибольшей влажностью и кислотностью характеризуются почвы ложбин, в них же отмечается и наименьшая минерализация почвенных растворов. По свойствам органогенного горизонта мы можем отнести их к переходному типу почв между тундровыми и собственно болотными почвами, т.е. к болотно-тундровым. Почвы бордюров в пятнистой тундре близки по своим свойствам к почвам бугорковатой тундры и могут быть отнесены к тундровым глеевым. Не совсем ясен вопрос о генетической принадлежности почв пятен. По всем свойствам почва пятна близка к минеральной части профиля почвы под бордюром, но из-за отсутствия органогенного горизонта водный и тепловой режимы, характер динамики состава раствора почвы пятна резко отличны от окружающей части тундры под растительностью. Это дает нам основание выделять почвы пятен на типовом уровне.

- В а с и л ь е в с к а я В. Д., И в а н о в В. В. Тундровые глеевые почвы в долине р. Пясины (Западный Таймыр). - Почвоведение, 1971, № 11, с.8-19.
- В а с и л ь е в с к а я В. Д., С о л о д и х и н а Г. А. Динамика некоторых свойств почв стационара „Тарей“ (Западный Таймыр) в течение вегетационного периода. - В кн.: Биологические проблемы Севера, вып.6. Якутск, 1974, с.41-46.
- Д а н и л о в А. Д., П о п о в А. И., С м и р н о в а Т. И. Геолого-геоморфологическое и мерзлотное строение района Таймырского стационара (устье Тарей). - В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.1. Л., „Наука“, 1971, с.17-34.
- Д е д к о в В. С. Изменение свойства поверхностно-глеевых почв приобской лесотундры в связи с процессами пятнообразования. - Экология, 1971, № 2, с.35-44.
- З в е р е в а Т. С., И г н а т е н к о И. В. Глинистые минералы некоторых почв полуострова Таймыр. - В кн.: Биологические проблемы Севера, вып.6. Якутск, 1974, с.134-140.
- И в а н о в В. В. О составе почвенных растворов тундровых почв Западного Таймыра. - Вестн. МГУ. Сер. биол. почв, 1970, № 3, с.86-91.
- И в а н о в В. В., Б о г а т ы р е в Л. Г. К характеристике процесса оглеения в тундровых почвах. - Вестн. МГУ. Сер. биол. почв, 1970, № 6, с.72-77.
- И г н а т е н к о И. В. Почвы основных типов тундровых биогеоценозов Западного Таймыра (на примере стационара Ботанического института АН СССР). - В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.1. Л., „Наука“, 1971, с.57-107.
- И г н а т е н к о И. В. Пояснительный текст к почвенной карте тундрового стационара Ботанического института АН СССР. - В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.50-57.
- Л е в и н а В. И. Сезонная динамика влажности и химических свойств подзолистых, горно-подзолистых и горно-тундровых почв Мурманской области. - В кн.: Почвенные режимы на Полярном Севере. Л., „Наука“, 1969, с.5-58.
- М а т в е е в а Н. В., П о л о з о в а Т. Г., Б л а г о д а т с к и х Л. С., Д о р о г о с т а й с к а я Е. В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. - В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.7-50.
- П а р и н к и н а О. М. Биологическая продуктивность бактериальных сообществ тундровых почв. - В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.58-76.

- С к р ы н н и к о в а И. Н. Почвенные растворы южной части лесной зоны и их роль в современных процессах почвообразования. - В кн.: Современные почвенные процессы в лесной зоне европейской части СССР. М., „Наука“, 1959, с.50-170.
- B i l g i n A., D o u g l a s L. A. Relationship of soils and hydrological nutrient cycling in a tundra ecosystem. - In: Proceedings Tundra biome symposium. Washington, Univ. press, 1972, p.80-86.
- G e r s p e r P. L. Chemical and physical soil properties and their seasonal dynamics at the Barrow intensive site. - In: Proceedings Tundra biome symposium. Washington, Univ. press, 1972, p.87-93.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПРИРОСТА АРКТИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ  
ПО НАБЛЮДЕНИЯМ НА ЗАПАДНОМ ТАЙМЫРЕ

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

В настоящее время большое внимание уделяется изучению биологической продуктивности надземной фитомассы и, в частности, годового прироста. Но в подобных работах обычно учитывается весовое значение прироста текущего года в определенных фитоценозах или группах растений в пересчете на единицу площади (Поспелова, 1971). Гораздо меньше внимания уделяется линейному приросту побегов и листьев отдельных видов растений. Немного найдется исследований, посвященных сезонному ритму роста растений, зависимости его от факторов внешней среды.

В Арктике растения находятся в крайних условиях существования, испытывают прямое воздействие суровых условий среды. Основным отрицательным фактором здесь является недостаток тепла. Под верхним слоем почвы находится вечная мерзлота. Как отмечают многие исследователи (Городков, 1938; Андреев, Вахтина, 1959; Тихомиров, 1963, и др.), жизнь арктических растений сосредоточена в узком слое приповерхностного воздуха и почвы. Этот слой измеряется всего несколькими десятками сантиметров. Выше и ниже этого слоя наблюдается резкое падение температуры и протекание жизненных процессов тормозится. Как было отмечено Б. А. Тихомировым (1951), бутоны и цветки арктических растений располагаются близ самой поверхности почвы и только позднее, по мере отцветания, происходит значительное увеличение высоты стебля. Особенно бросается в глаза влияние температуры на рост растений, если сравнивать максимальную высоту стеблей одних и тех же видов растений в каком-нибудь пункте в разные по метеоусловиям годы. Такие наблюдения были проведены Б. А. Тихомировым (1963) в устье реки Нижней Таймыры в 1945–1946 гг. Например, в более теплом вегетационном сезоне 1945 г. растения достигли большей высоты, чем в более суровом 1946 г. Особенно резко на изменение условий среды реагируют злаки.

Отрывочные сведения о характере роста отдельных видов растений лесотундры были получены попутно с изучением биологии размножения и ветвления некоторых эрикоидных кустарничков, карликовой березки, осок и пушиц сотрудниками Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова

Наиболее обстоятельное исследование роста растений в связи с микроклиматическими условиями и в первую очередь температурой воздуха и почвы было проведено Блиссом (Bliss, 1956) в арктических тундрах северной Аляски и в горных тундрах Скалистых гор. В обоих типах тундр был изучен рост растений в разных местообитаниях в зависимости от положения в рельефе, экспозиции и крутизны склонов. Было отмечено, что темп роста варьирует не только у особей разных видов, но и в пределах одного вида. На разворачивание и рост листьев требуется гораздо меньше времени, чем на удлинение стебля. Блисс отмечает, что травянистые растения, особенно злаки, начинают рост раньше древесных (и кустарников) и заканчивают его в более ранние сроки. Данным автором также отмечена общая низкорослость растений в обоих типах тундр, значительное уменьшение прироста и угнетение развития на обдуваемых гребневых местообитаниях. В результате сопоставления прироста растений (измерявшегося через каждые три дня) с ходом температур воздуха и почвы было обнаружено, что рост 8 из 14 измерявшихся видов обнаружил значительную степень корреляции с температурой воздуха. Четыре из шести видов, не показавших определенной корреляции темпов роста с ходом температуры, были слабо растущими хамефитами. Прекращение роста растений определяется не температурой, а другими факторами, — возможно, физиологическими изменениями, происходящими в растении к концу вегетации, или наследственностью. Блисс установил также, что степень корреляции между приростом стебля и температурой воздуха и почвы для альпийских видов значительно меньше, чем для арктических.

Настоящая работа была проведена нами совместно со студенткой Ленинградского государственного университета Н. М. Деевой на Таймырском биогеоценологическом стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в окрестностях пос. Тарей, на правом берегу р. Пясины, в течение вегетационных сезонов 1971 и 1972 гг.<sup>1</sup>

Для наблюдений был взят 21 вид растений, в том числе кустарники, кустарнички, по одному виду Осоковых, Злаковых и Бобовых и представители разнотравья. У карликовой березки и ив измерялись вегетативные побеги, у Злаковых и Осоковых — генеративные побеги и листья, у Бобовых и представителей разнотравья — генеративные побеги. Для измерения прироста у каждого вида бралось по

---

<sup>1</sup> Тема и методика исследований были предложены и разработаны Т. Г. Полозовой. Ею в течение двух вегетационных сезонов — 1968 и 1970 гг. — собирался материал по этой теме. Однако эти данные пока не опубликованы. Автор приносит искреннюю благодарность Т. Г. Полозовой за консультации и ценные указания при подготовке этой статьи. Выражаю благодарность также Б. Н. Норину и Н. В. Ловелиусу, давшим мне ряд ценных советов и указаний.

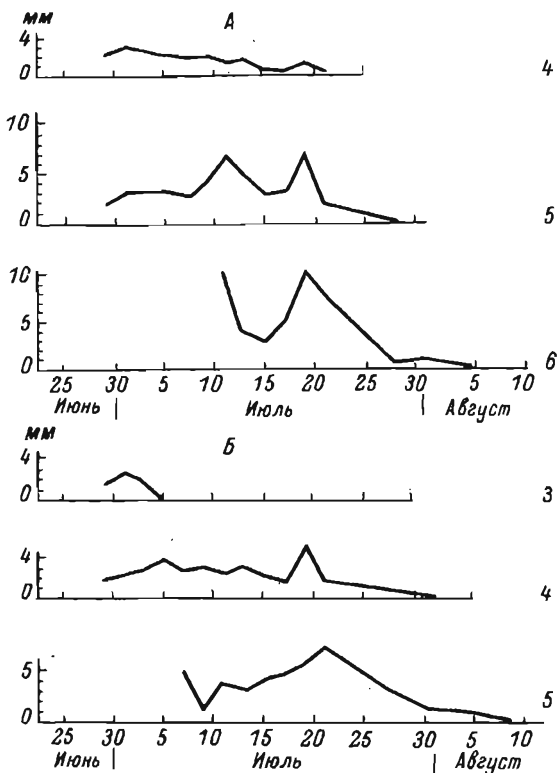


Рис.5. Прирост листьев *Arctagrostis arundinacea* (1972 г.).

А – листья генеративных побегов; Б – листья вегетативных побегов. 3–6 – кривые приростов листьев в порядке их появления на стебле (первые 2–3 листа к началу наблюдений уже прекратили свой рост, поэтому показаны приросты последующих листьев).

10 побегов. Измерения производились через 1–2 дня (под конец вегетации реже). Параллельно велись микроклиматические наблюдения и отмечалось фенологическое состояние растений.

При обработке материала средние температуры между сроками наблюдений сопоставлялись со средними приростами побегов (или листьев) каждого вида за те же сроки, подсчитывался коэффициент корреляции. Кроме того, были построены фенологические спектры, и произведена разбивка на группы по ритму фенологического развития, длительности роста и типам кривых прироста.

С помощью данных фенологических наблюдений, проведенных на стационаре в течение 1967–1969 гг. Т.Г. Полозовой и другими сотрудниками Лаборатории растительности Крайнего Севера Бота-

нического института им. В.Л. Комарова АН СССР, — материалы опубликованы в трудах Международного тундрового биома (Schamurin, Polozova, Khodachek, 1972), — а также наблюдений, осуществленных в 1971–1972 гг. Н. М. Деевой, оказалось возможным разделить изученные нами виды на группы по фенологическому развитию (рис.1, см. вкл.; см. таблицу). Растениям каждой из групп присущи определенная длительность роста и период максимального прироста.

Вегетационные сезоны 1971 и 1972 гг. были резко различными по метеоусловиям. Весна в 1971 г. была поздняя, развитие растений задержалось почти на месяц по сравнению с обычными сроками. Весну сменило необычно теплое лето с одним только значительным похолоданием 26 июля (с выпадением мокрого снега) и очень теплым августом (среднемесячная температура  $+10^{\circ}$ ). Вегетационный сезон 1972 г. характеризовался ранней теплой и солнечной весной, прохладным летом и затяжной осенью. Средняя температура июля была на  $1.5-2^{\circ}$ , а августа — на  $5^{\circ}$  ниже, чем в 1971 г. Несмотря на разницу в метеоусловиях двух вегетационных сезонов, удалось подметить определенные общие закономерности динамики роста растений, хотя выявились и некоторые различия.

Сопоставление кривых средних приростов и средних температур за сроки наблюдений (рис.2–4, см. вкл.; рис.5) дает наглядное представление о степени корреляции роста каждого вида с температурой.

Переходим к характеристике групп растений.

## 1. ВЕСЕННИЕ КУСТАРНИЧКИ И КУСТАРНИКИ

Объединение растений в эту группу несколько искусственно и сделано только для удобства. Данную группу можно было бы разделить на три самостоятельные группы, если бы в нашем распоряжении имелось большее число видов с соответствующей биологией. Общим для всей группы является близость их жизненных форм и цветению: до полного развертывания листьев. В характере роста вегетативных побегов также обнаруживаются общие черты. Вначале почка плотно свернута и происходит медленное, очень постепенное увеличение ее в длину. В какой-то момент происходит резкий скачок — почка набухает и лопается, начинается ее бурный рост в основном за счет развертывающихся листьев. Период этот короткий, всего несколько дней. Развертывание почки обычно совпадает с моментом повышения температуры воздуха. Вообще корреляция роста с температурой у них весьма слабая и может быть даже отрицательной. У *Betula nana* подобная корреляция более четкая.

Наряду с общими чертами у рассматриваемых растений есть и существенные различия, что позволяет разделить их на три подгруппы.

1. *Salix arctica*. По развитию — ранневесенний кустарничек, цветет раньше остальных видов группы. Почки ростовых по-



Длительность роста и максимальный прирост растений

Группа	Вид	1971 г.
		сроки
I	<i>Salix arctica</i> (на бровке) . . . . .	16 VII-3 VIII
	" " (в ложбине) . . . . .	16 VII-8 VIII
	<i>Salix reptans</i> . . . . .	19 VII-8 VIII
	<i>S. pulchra</i> . . . . .	19 VII-11 VIII
	<i>Betula nana</i> (в верховье ручья) . . . . .	19 VII-8 VIII
	" " (у торфяного бугра) . . . . .	-
II	<i>Carex ensifolia</i> (на бровке) . . . . .	16 VII-3 VIII
	" " (на пятнистой тундре) . . . . .	-
	" " (на бугорковатой тундре) . . . . .	-
III	<i>Dryas punctata</i> (на бровке) . . . . .	18 VII-8 VIII
	" " (в ложбине) . . . . .	-
	" " (на бугорковатой тундре) . . . . .	-
	<i>Oxytropis middendorffii</i> . . . . .	18 VII-8 VIII
	<i>Ranunculus borealis</i> . . . . .	18 VII-8 VIII
	<i>Polemonium boreale</i> . . . . .	18 VII-8 VIII
	<i>Pedicularis oederi</i> . . . . .	18 VII-8 VIII
IV	<i>Papaver pulvinatum</i> . . . . .	18 VII-13 VIII
	<i>Pachypleurum alpinum</i> . . . . .	18 VII-11 VIII
	<i>Pedicularis verticillata</i> . . . . .	18 VII-8 VIII
	<i>Rubus chamaemorus</i> . . . . .	18 VII-13 VIII
V	<i>Saxifraga punctata</i> . . . . .	18 VII-16(26) VIII*
	<i>Polentilla stipularis</i> . . . . .	18 VII-8 VIII
	<i>Valeriana capitata</i> . . . . .	18 VII-21 VIII
	<i>Artemisia tilesii</i> . . . . .	18 VII-11 VIII**
VI	<i>Delphinium middendorffii</i> . . . . .	18 VII-26 VIII
	<i>Tripleurospermum phaeocephalum</i> . . . . .	18 VII-24 VIII
	<i>Arctagrostis arundinacea</i> . . . . .	18 VII-24 VIII

\* В связи со вторичным цветением у *Saxifraga punctata*  
 \*\* Местообитание *Artemisia tilesii* было разрушено к этому времени не закончились.

Длительность роста			Сроки максимального прироста	
коли- чество дней	1972 г.		1971 г.	1972 г.
	сроки	количе- ство дней		
18	18 У1-10 УШ	53	24 УП	22-27 У1
23	18 У1-10 УШ	53	18-24 УП	22-27 У1
20	27 У1-5 УШ	39	21-24 УП	Не выражен
23	27 У1-31 УП	34	21-24 УП	19-21 УП
20	27 У1-11 УШ	45	21-24 УП	21, 31 УП
-	18 У1-11 УШ	54	-	19-21 УП
18	18 У1-25 УП	37	21-28 УП	22-27 У1, 11 УП
-	22 У1-5 УШ	44	-	13-25 УП
-	30 У1-26 УП	26	-	22 УП
21	22 У1-21 УП	29	21-28 УП	25-27 У1
-	22 У1-28 УП	36	-	25-27 У1
-	4 УП-26 УП	22	-	22 УП
21	22 У1-15 УП	23	21 УП-3 УШ	25 У1-11 УП
21	22 У1-31 УП	41	21 УП-3 УШ	19 УП
21	22 У1-31 УП	39	21 УП-1 УШ	27 У1
21	22 У1-25 УП	33	21-30 УП	25 У1-15 УП
26	22 У1-31 УП	39	21 УП-6 УШ	25 У1-21 УП
24	22 У1-31 УП	39	21 УП-6 УШ	25 У1-21 УП
21	22 У1-5 УШ	44	21 УП-6 УШ	27 У1-21 УП
26	27 У1-28 УП	31	21 УП, 1-3 УШ	11-19 УП
29(39)	27 У1-5 УШ	39	30 УП-6 УШ	13-21 УП
21	24 У1-11 УШ	48	21 УП-3 УШ	13-28 УП
34	24 У1-11 УП	48	21 УП-13 УП	13-31 УП
24	27 У1-5 УШ	39	-	11-31 УП
39	27 У1-11 УШ	45	3-16 УШ	13-31 УП
37	25 У1-18 УШ	54	1-16 УШ	11, 19-31 УП
37	21 У1-27 УШ	67	6-16 УШ	21 УП-10 УШ

наблюдалось продление роста.

эрозией в указанный срок в 1971 г., но рост и развитие растений

бегов также начинают развиваться рано. Даже в 1972 г., несмотря на раннее начало наблюдений, период удлинения еще туго свернутой почки был пропущен. Измерения были начаты на уже лопнувших или сильно набухших почках. Период роста собственно побега растянутый (до 40 дней). Темпы роста крайне низкие. Корреляция с температурой очень слабая ( $r = 0.233$ ). Наблюдаются различия в росте растений в разных местообитаниях. Например, на обдуваемой бровке надпойменной террасы р. Пясины побеги этой ивы достигают меньшей конечной длины, позже здесь происходит полное разворачивание листьев и цветение; сережки расположены ниже по ветвям, чем у растений в защищенной от ветра ложбине яра на склоне юго-западной экспозиции. Подобные явления отмечались также Блиссом (Bliss, 1956).

2. *Salix reptans* и *S. pulchra*. Эти две ивы были взяты в тетрагональном болотно-тундровом, ивняково-ерниково-осоково-моховом комплексе в верховье небольшого ручья, впадающего в р. Пясины. Местообитание это очень холодное, здесь позже, чем в других местах, сходит снег и развитие растений задерживается по сравнению с развитием растений на других участках. Поэтому нам удалось в 1972 г. проследить полный цикл развития и роста побегов у этих растений. Эти два вида четко демонстрируют различия в динамике роста, обусловленные принадлежностью их к разным географо-генетическим элементам флоры. Арктическая *S. reptans*, более приспособленная к суровым условиям, разворачивает листья и цветет раньше, чем гилоарктическая *S. pulchra* (рис. 1). Однако у *S. pulchra* период разворачивания и бурного роста почек совпал с максимальной температурой сезона, что демонстрирует довольно значительную корреляцию роста с температурой ( $r = 0.486$ ). Напротив, у *S. reptans* период разворачивания почек совпал с небольшим повышением температуры, а во время наступления максимальной температуры приросты были уже слабые, т.е. тут имеет место отрицательная корреляция ( $r = 0.170$ ).

Еще следует отметить, что у всех вышерассмотренных ив цветение совпадает обычно с периодом разворачивания и бурного роста почек и прекращается с полным разворачиванием листьев.

3. *Betula nana*. Этот кустарник был взят нами в том же местообитании, что две другие ивы, и для сравнения — рядом с высоким торфяным бугром (ветви березки почти касались склона бугра). Второе местообитание теплее первого благодаря отраженному теплу от склона бугра. Это сказалось на росте и развитии побегов. Около торфяного бугра березка раньше зацвела и развернула листья, чем в верховье ручья. Подобное явление для других кустарников отмечалось Блиссом (Bliss, 1956). Удлиненные побеги карликовой березки образуют кривую роста, сходную с кривой роста у ив, но период роста свернутой почки у нее более растянут. Корреляция температуры и роста оказалась значительной ( $r = 0.639$ ). В верховье ручья корреляция была несколько меньше ( $r = 0.460$ ). Биология развития карликовой березки подробно рассматривалась

Т.Г. Полозовой (1966). В этой работе показаны и особенности роста удлинённых побегов. Кривые роста, построенные Полозовой, аналогичны полученным нами; однако начальный пологий подъем, соответствующий росту свернутой почки, у нас имеет более растянутый вид. Очевидно, это можно объяснить более северным положением нашего района исследований, где этот гипоарктический кустарник находится близ своего северного предела распространения.

## II. ПОЗДНЕВЕСЕННИЕ ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

Сюда входит только один вид - *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*.

Эта осока является доминантом во всех тундровых сообществах исследованного района, поэтому мы решили сравнить особенности прироста ее генеративных побегов и листьев (о них будет сказано ниже) в трех местообитаниях: на бровке надпойменной террасы р. Пясины, в пятнистой и в бугорковой тундре. На бровке кривая роста осоки получилась резко отличной от таковой в двух других местообитаниях: вначале крутой подъем, соответствующий разгару цветения, затем пологий спуск, обусловленный ничтожным ростом побегов в период созревания плодов. Плоды, однако, так и не завязались, так как соцветие оказалось заруженным головней, как и на пятнистой тундре. Корреляция приростов с температурой получилась довольно высокой ( $r = 0.551$ ) в 1972 г. и гораздо ниже в 1971 г. ( $r = 0.179$ ).

Самый растянутый рост (около 40 дней) с очень низкими темпами роста отмечен у генеративных побегов осоки на пятнистой тундре. Цвела она здесь, так же как на бровке надпойменной террасы, в конце июня, но началось цветение несколько раньше, а закончилось позже, чем на бровке. Максимума роста во время цветения не наблюдалось, корреляция прироста с температурой была весьма слабой ( $r = 0.167$ ).

В бугорковой тундре с плохой дренированностью грунтов и наименьшим (из всех участков стационара) протаиванием мерзлоты развитие всех растений запаздывало примерно на две недели и проходило ускоренными темпами. Поэтому и осока, которая по ритму цветения является поздневесенним растением, цвела здесь только в середине июля. Более интенсивный рост наблюдается в конце ростового периода. Период роста сильно сокращен (20-25 дней). Корреляция с температурой слабая ( $r = 0.22$ ).

При рассмотрении растений III-IV групп речь будет идти только о приростах генеративных побегов.

### III. РАННЕЛЕТНИЕ РАСТЕНИЯ

Группа неоднородная по составу жизненных форм, имеются различия также в характере роста. Однако объединяющим является цветение всех видов группы в начале июля и крутой подъем кривой роста в этот период.

1. *Dryas punctata*. Этот арктоальпийский кустарничек, как и описанная выше осока, является доминантом тундровых сообществ и наблюдался нами почти в тех же местообитаниях (вместо пятнистой тундры – склон юго-западной экспозиции в ложбине яров). Кривые роста дриады, взятой на бровке надпойменной террасы и в ложбине яров, почти совпадают между собой и сходны с таковой у осоки. Однако рост генеративных побегов дриады в ложбине яров продолжался на 5–7 дней дольше, чем на бровке террасы, и цветение было более растянутым. Конечная длина побегов в ложбине была больше, чем на бровке. Интересно, что максимальные приросты стебля приходились на период набухания бутонов и раскрытия цветков. В разгар цветения рост замедлялся и с окончанием цветения затухал. Иногда в самом начале формирования плодов еще наблюдался ничтожный рост, который вскоре прекращался. Максимальные приросты побегов дриады иногда совпадали с повышением температуры (рис.2), но вообще корреляция приростов с температурой была весьма слабой в 1972 г. ( $r = 0,163 - 0,265$ ) или даже отрицательной – в 1971 г. ( $r = -0,05$ ). В бугорковой тундре в начале рост побегов дриады был довольно слабым. Максимальные приросты совпали с максимальной температурой сезона (что соответствует умеренной корреляции). В период же максимальных температур происходило набухание бутонов и раскрытие цветков; период роста, как и у осоки, был коротким (22 дня).

Наблюдения в течение двух лет за ростом генеративных побегов *Dryas punctata* в различных местообитаниях не совпадают с данными, приведенными Б.А. Тихомировым (1963), о том, что бутоны раскрываются у самой поверхности почвы, стебли вытягиваются уже в период отцветания и формирования плодов. Быть может, такое явление имеет место в более высокоширотных местностях. В нашем же районе рост дриады происходил так, как описано выше и как показывают иллюстрации (рис.1–3).

2. Травянистые растения яров (*Oxytropis middendorffii*, *Ranunculus borealis*, *Polemonium boreale*, *Pedicularis oederi*).

*Oxytropis middendorffii* является арктическим по своему происхождению и, следовательно, хорошо приспособленным к суровым условиям видом, поэтому этот вид обладает наиболее интенсивным из всей группы ростом. Период максимального роста длится практически (за исключением замедлений, вызванных падением температуры воздуха) в течение всего периода подготовки к цветению, вплоть до начала цветения (рис.2, 3). В разгар цветения интенсивность роста резко падает и с окончанием цветения прекращается.

Весь период роста короткий (20–25 дней). Корреляция с температурой очень слабая или отрицательная.

*Ranunculus borealis*, *Polemonium boreale*.

Эти два вида образуют сходные кривые приростов, максимальные приросты у обоих сдвинуты к началу их развития. Отдельные небольшие подъемы прироста могут совпадать с моментами повышения температуры (рис.2, 3), тем не менее корреляция слабая или отрицательная. Общий период роста этих видов составляет около 40 дней; рост прекращается с окончанием цветения.

Несколько особняком в этой группе стоит *Pedicularis oederi*. У него не всегда выражен начальный максимум роста; он может быть сдвинут и к середине развития. Однако цветет этот вид одновременно с вышеназванными. Рост побегов у данного вида прекращается также почти вслед за прекращением цветения последнего верхнего цветка в соцветии. Возможно, интенсивные приросты в середине периода роста связаны с растяжением определенной части соцветия.

#### IV. СРЕДНЕЛЕТНИЕ ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

Виды, сюда относящиеся, являются представителями нивально-луговых группировок яров (Матвеева, Полозова и др., 1973). Из них *Papaver pulvinatum* относится к арктическому элементу флоры, *Pachypleurum alpinum* и *Pedicularis verticillata* – к арктоальпийскому. Все три вида формируют аналогичные кривые роста с ровным подъемом без ярко выраженных максимумов. Весь период роста длится около 40 дней. Период значительных приростов продолжается практически от начала роста до начала цветения (около 25 дней). В разгар цветения прирост уменьшается и с окончанием его полностью прекращается. Отдельные подъемы прироста могут соответствовать подъемам температуры (рис.2, 3), но корреляция довольно слабая, иногда даже отрицательная (у *Pachypleurum alpinum* в 1971 г. = -0.26). У *Papaver pulvinatum* в 1972 г. наблюдалась более значительная корреляция ( $r = 0.439$ ), чем в 1971 г. ( $r = 0.235$ ).

#### IV а. ПЕРЕХОДНАЯ К СРЕДНЕ-ПОЗДНЕЛЕТНИМ РАСТЕНИЯМ

Сюда входит одна морощка – *Rubus chamaemorus*. Мы были вынуждены выделить ее в подгруппу, так как кривая роста ее сходна с таковой у растений следующей группы: вначале медленное развитие со слабыми приростами, в середине довольно крутой подъем, соответствующий набуханию бутонов и началу цветения, и с окончанием цветения (иногда даже несколько раньше) полное прекращение роста. Весь период роста довольно короткий (25–29 дней).

Период интенсивных приростов около 10 дней. Цветение же морошки происходит в промежуточные сроки между цветением растений IV и V групп (рис.1). Корреляция приростов с температурой от умеренной ( $r = 0.360$ ) в 1971 г. до значительной ( $r = 0.686$ ) в 1972 г.

#### У. СРЕДНЕ-ПОЗДНЕЛЕТНИЕ ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

Мы называем эти виды так потому, что цветение их происходит несколько позже видов IV группы, но раньше видов следующей, VI группы. Объединяет их также и определенный характер кривой роста, близкий к только что описанному у морошки, но с еще более пологим подъемом вначале. Полный период роста у гипоарктических видов *Potentilla stipularis* и *Valeriana capitata* составляет около 50 дней, у арктоальпийской *Saxifraga punctata* и арктической *Artemisia tilesii* - около 40 дней. Период максимального роста часто совпадает с высокой температурой и продолжается от 10 (у камнеломки) до 20 (у валерианы) дней. Корреляция приростов с температурой оказалась значительно выше в 1972 г., чем в 1971 г., у всех видов группы, особенно тесной она была у валерианы ( $r = 0.947$  в 1972 г., против  $r = 0.281$  в 1971 г.). И у *Saxifraga punctata* отмечена аналогичная корреляция (соответственно 0.701 и 0.268).

Таким образом, как у гипоарктического (*Rubus chamaemorus*), так и у арктоальпийских (*Dryas punctata*, *Saxifraga punctata*) и арктических видов (*Papaver pulvinatum* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*) более тесная зависимость роста от температуры наблюдается в холодные сезоны, каким был вегетационный период 1972 г.

#### VI. ПОЗДНЕЛЕТНИЕ ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

Сюда вошли виды, поздно развивающиеся и цветущие самыми последними в вегетационном сезоне. Это представители гипоарктического элемента флоры. Все виды данной группы характеризуются вначале весьма слабыми приростами, бутоны почти не увеличиваются в размерах и только к концу сезона происходит резкий скачок - рост становится интенсивным. У *Arctagrostis arundinacea* бурный рост стебля начинается после того, как верхушка метелки выдвинется из влагалищ стеблевых листьев. У остальных видов в это время происходит быстрое набухание бутонов и раскрытие цветков. Период этот непродолжительный, всего 10-20 дней. Весь же период роста у растений этой группы наиболее длительный по сравнению с продолжительностью роста растений других групп (45-60 дней). Кривая роста видов данной группы имеет почти правильную S-образную форму. Максимальные приросты совпадают с максимальными температурами. Корреляция была от значительной

до сильной даже в 1971 г. Так, у *Tripleurosperum phaeocephalum*  $r = 0.630$ , у *Delphinium middendorffii*  $r = 0.586$ , у *Arctagrostis arundinacea*  $r = 0.710$ . В 1972 г. коэффициент корреляции у этих видов был лишь немного выше (соответственно 0.700, 0.764, 0.749).

У видов с метельчатым соцветием (полыни, дельфиниум, камнеломки из предыдущей группы) рост вначале происходит в основном за счет растяжения нижней части стебля под соцветием. Максимальный же прирост достигается растяжением в области соцветия во время набухания бутонов и раскрытия цветков. Рост нижней части стебля к этому времени заканчивается.

Как указывалось в начале статьи, у *Carex ensifolia* и у *Arctagrostis arundinacea* кроме генеративных побегов измерялись также и листья. Рассмотрим особенности динамики их роста.

*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*. Каждый вегетативный побег несет листья разных генераций. Листья, появившиеся в данном вегетационном сезоне, к концу вегетации начинают желтеть сверху и уходят под снег частично зелеными. Следующий весной рост их возобновляется и продолжается примерно до середины лета. Аналогичное явление было описано у других видов осок Н. Г. Солоневич (1970). В течение вегетационного сезона все время появляются новые листья. Обычно их бывает от 3 до 5. Последний лист может появиться даже незадолго перед выпадением снега. Графически очень четко представляется, как пики приростов в зависимости от времени появления листа связаны с тем или иным повышением температуры (рис.4). В зависимости от времени появления листья последовательно начинают или прекращают свой рост. Более старые листья дают самый высокий пик прироста, связанный с первым повышением температуры за сезон. Следующие пики идут уже в затухающей последовательности, так что корреляция бывает слабой или даже отрицательной. Наиболее отчетливо ход приростов листьев виден у осоки, взятой на бровке надпойменной террасы р.Пясины, хотя и на других участках также можно проследить связь пиков прироста с повышением температуры. Кривые роста также в зависимости от возраста листа имеют свой характерный вид. Более старые листья образуют вначале крутой, а затем пологий подъем кривой роста. Листья, возникшие в середине сезона, имеют или ровный, или вначале более пологий подъем кривой роста. Последние листья характеризуются крутым подъемом кривой роста с незначительными перегибами. Таким образом, в зависимости от возраста листа увеличивается крутизна подъема кривой роста.

*Arctagrostis arundinacea*. Изменялись листья как генеративных, так и вегетативных побегов. Приросты листьев генеративных побегов обнаруживают более четкую связь с температурой (рис.5), чем таковые вегетативных побегов. Однако это касается только более молодых листьев, приросты которых тесно связаны



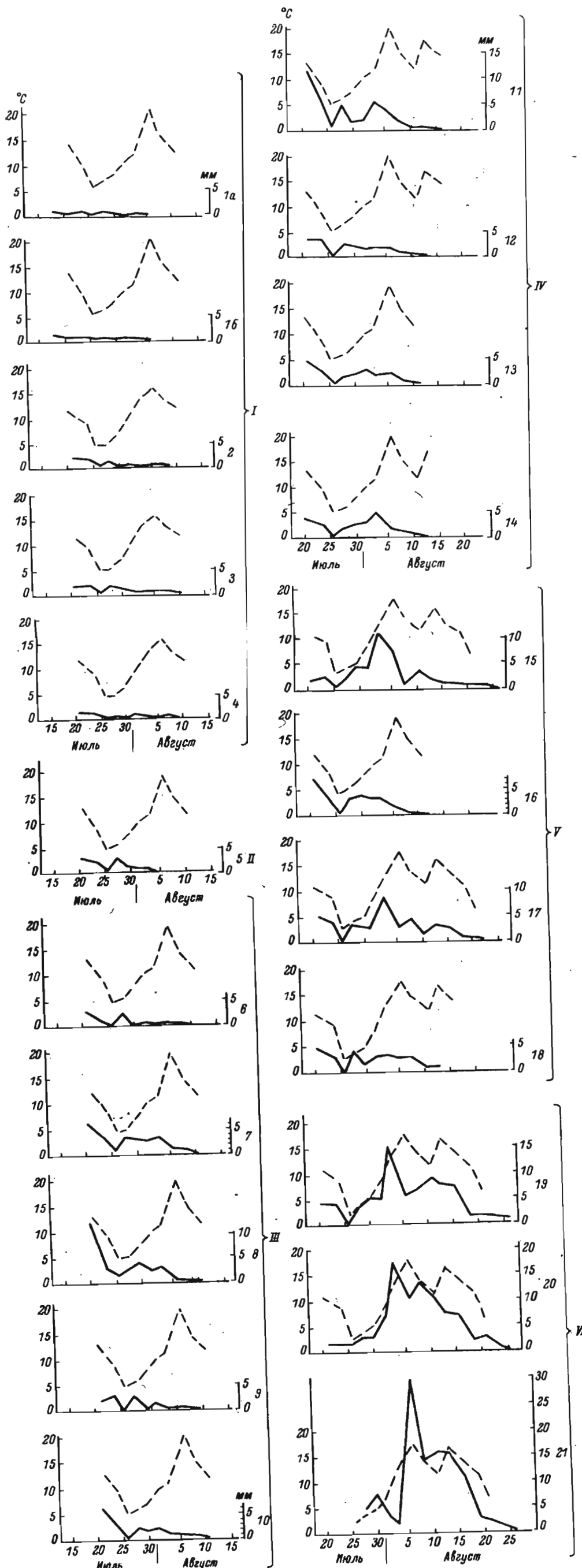


Рис. 3. Зависимость роста растений от температуры (1971 г.).

Обозначения те же, что на рис. 1

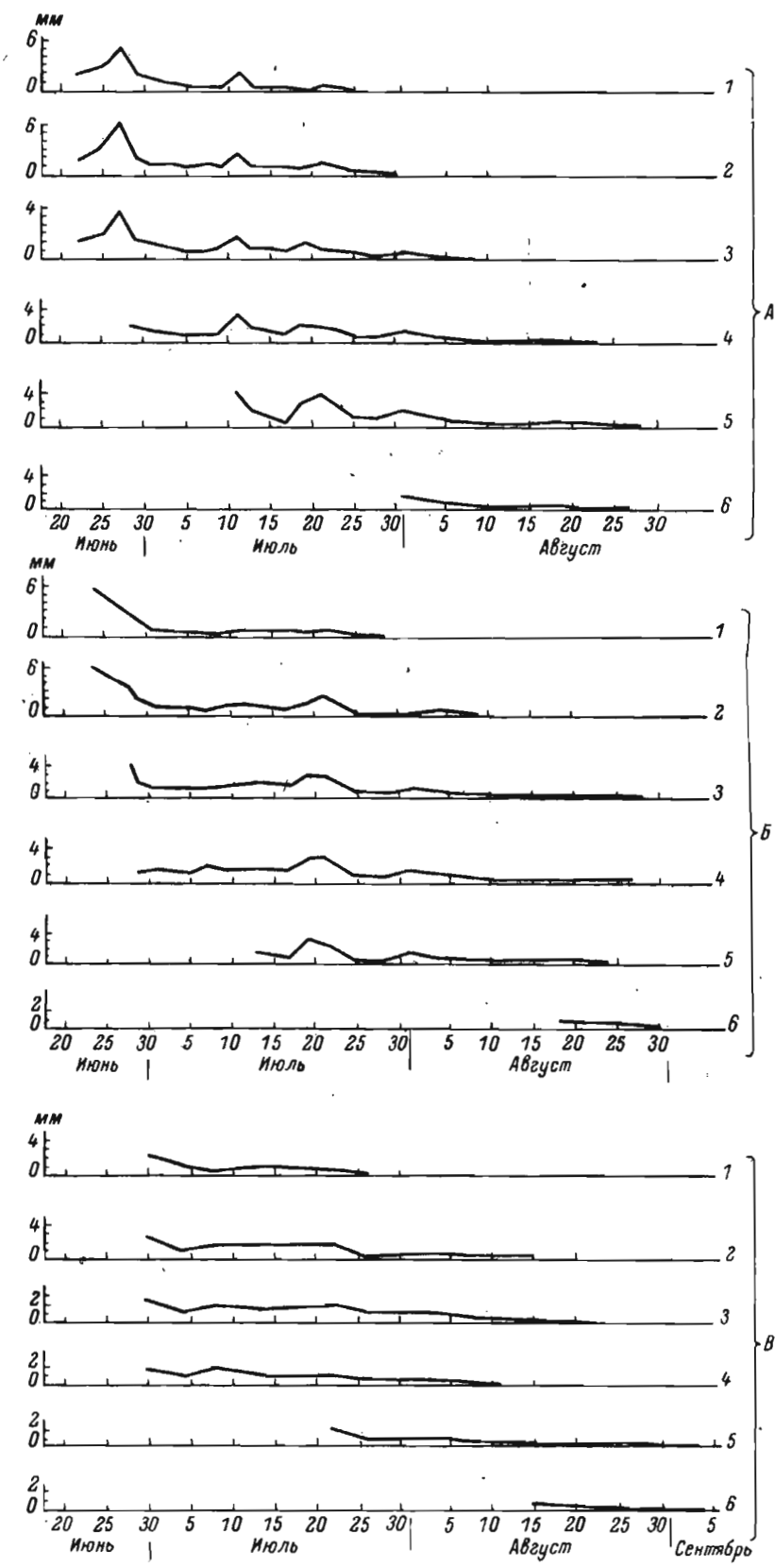
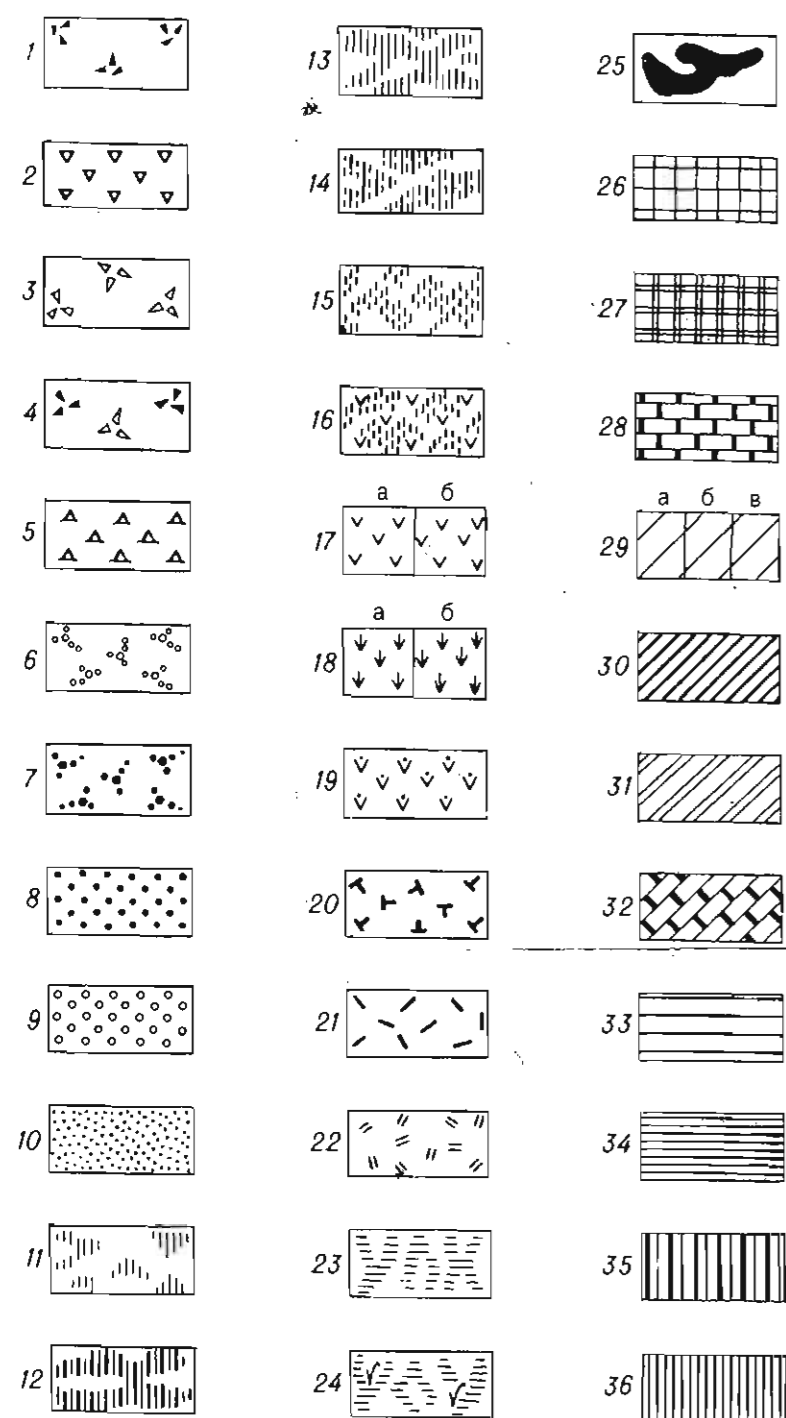


Рис. 4. Прирост листьев *Carex ensifolia* в разных местообитаниях (1972 г.).

А - бровка надпойменной террасы; Б - пятнистая тундра; В - бугорковатая тундра. 1-6 - кривые приростов листьев в порядке их появления.



Тип растительности кустарниковых сообществ: 1 - моховые ерники (группа асс.), 2 - осоково-кустарничково-гоментгилновые ивняки с *Salix lanata* (асс.), 3 - злаково-дрепанокладусовые ивняки с *S. lanata* (асс.), 4 - мохово-ерниково-ивовая асс. с *S. lanata*, 5 - осоково-пушицево-моховые ивняки с *S. reptans* (группа асс.). Тип растительности кустарничковых сообществ: 6 - разнотравно-лишайниково-дриадовые сообщества (группа асс.), 7 - лишайниково-кустарничково-кассиоловые сообщества (группа асс.). Тип растительности травяных сообществ: 8 - арктофиловая асс., 9 - осоковая асс. с *Carex stans*, 10 - разнотравная пионерная группировка. Тип растительности моховых сообществ: 11 - ерничково-кустарничково-осоково-пушицево-моховая асс., 12 - ивово-ерничково-кустарничково-осоково-моховая асс., 13 - ивово-кустарничково-осоково-моховая

асс., 14 - ивово-осоково-томентгилновая асс., 15 - разнотравно-ивово-пушицево-томентгилновая асс., 16 - кустарничково-пушицево-моховая асс., 17 - кассиолово-дриадово-осоково-моховая асс. (а - вариант мелкобугорковых тундр, б - вариант пятнистых тундр), 18 - дриадово-осоково-моховая асс. (а - вариант мелкобугорковых тундр, б - вариант пятнистых тундр), 19 - разнотравно-кустарничково-осоково-моховая асс., 20 - осоково-дриадово-гилокомиевая асс., 21 - дриадово-гилокомиевая асс., 22 - разнотравно-дриадово-лишайниково-гилокомиевая асс., 23 - сабельниково-осоково-моховая асс., 24 - пушицево-осоково-моховая асс. Тип растительности лишайниковых сообществ: 25 - элигейно-лишайниковые сообщества. Комплексы. Группа типов крупнопolygonальных комплексов: 26 - тип 2-членного polygonального болотного комплекса, 27 - тип 3-членного polygonального тундрово-болотного комплекса, 28 - тип многочленного polygonального

болотно-тундрового комплекса. Группа типов термокарстовых комплексов: 29 - тип 2-членного тундрового термокарстового комплекса с фоновой группировкой (в - ивово-ерничково-кустарничково-осоково-моховой асс., б - ивово-кустарничково-осоково-моховой асс., в - кассиолово-дриадово-осоково-моховой асс.), 30 - тип 2-членного тундрового термокарстового комплекса сообществ с равными площадями, 31 - тип многочленного тундрового термокарстового комплекса. Группа типов эрозионно-бугристых комплексов: 32 - тип эрозионно-бугристого комплекса с торфяными буграми. Микропоясные ряды сообществ. 33 - тип гидрофильно-гигрофильного микропоясного ряда в озерных котловинах, 34 - тип гидрофильно-мезофильного микропоясного ряда на пологих склонах долин ручьев. Совокупности экологических рядов. 35 - тип 2-членной совокупности экологических рядов сообществ на южных дренированных склонах коренного берега реки, 36 - тип многочленной совокупности экологических рядов сообществ на холодных слабодренированных склонах долин ручьев.

с температурой. Более старые листья проявляют отрицательную корреляцию. Самый нижний лист обладает очень короткой пластинкой (не более 20 мм), рано прекращает свой рост и засыхает. Пластинка второго листа бывает примерно вдвое длиннее первого, но тоже рано прекращает свой рост (в самом начале лета) и засыхает, но несколько позднее первого листа. Последующие листья, выдвигаясь из влагалища предыдущего листа, вначале интенсивно растут, но как только пластинка полностью выдвинется, развернется и покажется язычок, рост листа прекращается. Подобное явление было описано у других злаков В.Г. Барышниковым (1949), а также Н.Г. Рытовой (1967).

## Л и т е р а т у р а

- А н д р е е в В.Н., В а х т и н а П.В. Влияние приземного климата на фенологию растений в Субарктике. – Природа, 1959, № 6, с.96–97.
- Б а р ы ш н и к о в В.Г. О закономерностях роста листа злака. – Бюл. МОИП. Отд. биол., 1949, т.54, вып.3, с.42–52.
- Г о р о д к о в Б.Н. Растительность Арктики и горных тундр СССР. – В кн.: Растительность СССР, т.1. М.–Л., Изд. АН СССР, 1938, с.297–354.
- Ж у й к о в а И.В. Морфогенез и ветвление побегов. – В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры, ч.1. Л., „Наука“, 1970, с.212–227.
- М а т в е е в а Н.В., П о л о з о в а Т.Г., Б л а г о д а т с к и х Л.С., Д о р о г о с т а й с к а я Е.В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.7–49.
- П о л о з о в а Т.Г. К биологии и экологии карликовой березки (*Betula nana* L.) в восточноевропейской лесотундре. – В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. Л., „Наука“, 1966, с.166–225.
- П о л о з о в а Т.Г., Т и х о м и р о в Б.А. Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тарен, Западный Таймыр). – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1971, с.161–184.
- П о с л е л о в а Е.Б. О годичном приросте фитомассы некоторых кустарничков в тундрах Западного Таймыра. – Вестн. МГУ. Биол. и почвовед., 1971, № 3, с.100–102.
- Р ы т о в а Н.Г. Некоторые закономерности роста листьев и вегетативных побегов луговых злаков. – Бот. журн., 1967, т.52, № 2, с.249–256.

- С о л о н е в и ч Н.Г. Эколого-биологическая характеристика растений. - В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., „Наука“, 1970, с.145-212.
- Т и х о м и р о в Б.А. О соотношении высоты стебля у растений Крайнего Севера во время цветения и плодоношения. - Природа, 1951, № 5, с.63-64.
- Т и х о м и р о в Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М.-Л., Изд. АН СССР, 1963. 153 с.
- (Ш а м у р и н В.Ф., Полозова Т.Г., Ходачек Е.А.) S c h a m u r i n V. F., P o l o z o - v a T. G. a, K h o d a c h e k E. A. Plant biomass of main plant communities at the Tareya station (Taimyr). - Tundra biome proceedings, v.IV, Stockholm, 1972, p.163-181.
- В i s s L.C. A comparison of plant development in microenvironments of Arctic and Alpine tundras. - Ecol. Monographs, 1956, v.26, N 4, p.263-337.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОКРЕСТНОСТЕЙ ТАЙМЫРСКОГО  
БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКОГО СТАЦИОНАРА

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

---

Краткий очерк растительности окрестностей пос. Тарей, опубликованный в предыдущем сборнике трудов Таймырского биогеоценологического стационара (Матвеева и др., 1973), дает общее представление о характере растительного покрова исследованного района. Описание растительности проведено по основным элементам ландшафтного профиля. Цель настоящей работы — дать классификацию растительности, разработка которой являлась необходимым звеном для построения легенды к геоботанической карте стационара.

При работе над классификацией мы столкнулись с целым рядом трудностей как объективного, так и субъективного характера, справиться с которыми полностью не удалось. К трудностям первой категории несомненно относится отсутствие единого представления о первичной единице исследования, о принципах построения классификации, об иерархии классификационных единиц. Положение дела с классификацией растительности во всемирном масштабе хорошо продемонстрировано в работе В. Д. Александровой (1969). В заключении этой работы автор указывает, что несмотря на важность проблемы как для теории фитоценологии, так и для решения конкретных вопросов типологии растительного покрова „она еще находится в стадии своего разрешения ... и в мировой науке нет единства мнений как в отношении основных исходных принципов классификации, так и построении классификационных систем и методов сбора полевого материала и его обработки с начальных этапов до завершающих“ (Александрова, 1969, с. 233). Такое состояние дела в тундровой зоне усугубляется малочисленностью исследований, отсутствием сравнительного материала из разных районов. Несмотря на сходство объектов, для тундровой зоны не имеется единой классификации, да и для отдельных районов они весьма малочисленны. Последней и наиболее полной работой, посвященной классификации лесотундры на европейском севере, является работа А. Е. Катенина (1972), в которой наряду с большим фактическим материалом излагаются и принятые автором принципы классификации. Эти принципы частично заимствованы нами при обработке наших материалов.

Плохо обстоит дело и с методикой сбора полевых материалов, особенно с обработкой описаний. Специальной методики обработки описаний растительности тундровой зоны, учитывающей всю специ-

фику сложения растительных сообществ, не имеется. Использование же способов обработки, предлагаемых исследователями других зон, затруднено именно из-за этой специфики: значительной пестроты растительного покрова на разных уровнях, сходства флористического состава различных по строению сообществ, большого участия мхов и лишайников, идентификация, сбор и определение которых чрезвычайно затруднены вследствие отсутствия квалифицированных специалистов.

К трудностям субъективного характера (при обработке описаний и классификации) следует отнести неравномерность собранного материала для различных типов растительных сообществ, поскольку основное внимание уделялось описанию водоразделов. Это вызвано тем, что, с одной стороны, водораздельные тундры занимают наибольшие площади, с другой — их разграничение в природе, а также отнесение к той или иной группе представляло наибольшие трудности, поскольку физиономически они чрезвычайно сходны, а границы между ними постепенны. Данное обстоятельство и обусловило большое количество описаний некоторых групп ассоциаций, в то время как повторность описания других типов, более четко выделяющихся уже при визуальных наблюдениях, оказалась невысокой. В целом выборка описаний оказалась недостаточно репрезентативной для разных ассоциаций, поэтому пришлось отказаться от попытки статистической обработки.

При полевых описаниях главное внимание уделялось составу, с учетом распределения видов; при этом для цветковых растений учитывалось покрытие, обилие и общественность.<sup>1</sup> Для мхов и лишайников отмечалось лишь покрытие (в процентах).

За основную единицу при описании мы принимали растительное сообщество или фитоценоз. Этой единицей широко пользуются геоботаники, несмотря на качественные и количественные различия в содержании и объеме этого понятия в разных зонах. Большая пестрота растительного покрова, неоднородность на нескольких уровнях, быстрая смена выделов в пределах небольших расстояний, отсутствие единого связующего растительного начала, контролирующего всю территорию в пределах одного выдела, — причины того, что в тундровой зоне выделение фитоценозов может вызвать затруднение.

Основной единицей, с которой работают геоботаники-тундроведы, является „тип тундры“. При анализе литературы, а также при более близком знакомстве с описаниями и непосредственной работе в поле нетрудно установить, что понятие „тип тундры“ по своему содержанию в большинстве случаев практически не отличается от понятия фитоценоз в том смысле, как оно используется в практике геоботанических исследований в других зонах: это участок растительности с более или менее заметными границами, однород-

---

<sup>1</sup> В работе кроме описаний, сделанных автором, использованы описания Т. Г. Полозовой.

ный (вернее, однотипный внутри себя); это сообщество мезоразмеров, приуроченное обычно к определенным условиям мезорельефа, при смене которого сменяются и тундровые фитоценозы. Пестрота растительного покрова тундровой зоны не мешает выделению фитоценозов как единиц территориального расчленения определенного масштаба; оно не менее возможно и правомерно, чем в любой другой зоне.

Особенностью тундровых сообществ является их почти обязательное расчленение в более мелком масштабе. Единицей такого расчленения мы считаем микрогруппировку, которая далее в горизонтальном направлении не делится и входит как составная структурная часть в более крупную единицу – фитоценоз.

В своих исследованиях мы использовали термин микрогруппировка для обозначения структурных элементов внутриценозного территориального расчленения растительности, придерживаясь определения, данного в работах П. Д. Ярошенко (1960, 1961): микрогруппировка – это наименьший по размерам элемент горизонтального расчленения растительного сообщества, охватывающий все его ярусы и поэтому обладающий определенной целостностью.

Согласно классификации П. Д. Ярошенко (1958, 1961), все фитоценозы по степени горизонтального расчленения растительности можно разделить на сообщества: 1) с крайне слабо выраженной мозаичностью; 2) с плавной мозаичностью; 3) с контурной мозаичностью.

Тундровые сообщества относятся к третьей группе, они вошли в литературу под названием комплексных, мозаичных, комбинированных.

Учитывая, что причиной горизонтальной расчлененности растительного покрова в масштабах „микро“ могут быть различные процессы (Раменский, 1937, 1938; Лавренко, 1951; Ярошенко, 1959, 1961; Мазинг, 1962, 1965, 1969), можно классифицировать микрогруппировки по их происхождению, степени устойчивости, характеру размещения внутри фитоценозов и т. д.

Ниже предлагается схема классификации микрогруппировок с учетом следующих признаков.

I. По происхождению: фитогенные, зоогенные, эдафогенные, криогенные, антропогенные.

II. По степени устойчивости: временные – с невыработавшимся флористическим составом и структурой; устойчивые – с выработавшимся флористическим составом и структурой.

III. По степени приуроченности, „верности“ определенным типам фитоценозов: постоянные, случайные (обычно редкие даже в одном конкретном и не встречающиеся в других фитоценозах данной ассоциации; их появление вызвано воздействием случайного фактора, в целом не оказывающего существенного влияния на развитие структуры растительного покрова данного типа сообщества).

IV. По степени преобладания: фоновые, занимающие наибольшие площади, и редкие, в виде включений.

У. Характер размещения микрогруппировок в пространстве по площади фитоценоза может быть регулярным или неправильным, а узор их распределения – диффузным, концентрическим, параллельным, сетчатообразным и т.д.

При описании в поле основное внимание уделялось нами лишь микрогруппировкам, постоянным для данного типа, т.е. обязательно встречающимся в каждом сообществе. К ним относятся микрогруппировки криогенного происхождения, приуроченные к различным формам нанорельефа. По характеру покрова они могут различаться: состав и структура одних достаточно устойчивы, других – например на пятнах, – напротив, не устойчивы. Случайные микрогруппировки, обычно зоогенного, иногда антропогенного происхождения, в описании не включались. Фитогенные микрогруппировки, например куртины *Betula nana* со специфическим набором видов нижних ярусов, отдельно не описывались. При описании той или иной классификационной единицы предпочтение отдавалось фоновым микрогруппировкам, с выработавшимися составом и структурой (так, например, в пятнистых тундрах – растительности валиков и ложбин, а не пятен)

Неоднородность растительного покрова более крупного масштаба, чем фитоценоз, причиной которой является морозное растрескивание грунтов на крупные отдельные и термокарст, связанный с протаиванием ископаемых льдов, заставила нас обратиться как при описании, так особенно при картировании к пространственным единицам, представленным сочетаниями фитоценозов или их фрагментов. Устойчивые и повторяющиеся в пространстве сочетания растительных группировок, связанные с формами микрорельефа, горизонтальная протяженность которых не превышает десятков метров, можно рассматривать в общем плане как микрокомбинации (Исаченко, 1969).

Система территориальных единиц в какой-то степени разработана лишь для стелной зоны (Карамышева, Фачковская, 1968). Несмотря на своеобразие и специфику тундровой растительности, понятия, предлагаемые авторами применительно к территориальным единицам, вполне подходят и к тундрам.

Одной из единиц, которыми мы пользовались, является комплекс. Мы выделили группу крупнопolygonальных, термокарстовых и эрозионно-бугристых комплексов. Другая единица неоднородности растительного покрова I степени сложности – экологические ряды сообществ на склонах. Один из их вариантов – микропоясные ряды с характерным поясным простираем элементов. Кроме того, мы выделили и более сложные единицы (II степени сложности), а именно совокупность экологических рядов, представляющих их устойчивые сочетания.

Таким образом, при описании и картировании растительности мы пользовались следующими единицами территориального расчленения: фитоценоз (растительное сообщество), комплекс сообществ, экологический ряд сообществ, микропоясный ряд сообществ, совокупность экологических рядов.



При классификации однородных в мезомасштабе выделов (растительных сообществ) принята иерархическая система, основывающаяся на принципе доминирования. Основные единицы системы: тип растительности, формация и ассоциация. Иногда использовались дополнительно группа ассоциаций и вариант ассоциации. На высших рангах системы основное значение придавалось принадлежности доминантов к той или иной биоморфе, на средних и низших – видовой принадлежности доминантов и субдоминантов. При отнесении конкретных сообществ к той или иной единице, кроме флористического состава, учитывалась структура растительности.

Тип растительности выделен по биоморфе доминирующего яруса. Всего выделено 5 типов: кустарниковый, кустарничковый, травяной, моховой, лишайниковый. Наиболее разнообразно и полно представлен моховой тип, остальные типы выражены слабо, их сообщества встречаются редко и не занимают больших площадей.

Формации выделены по систематической принадлежности доминантов основного яруса. Этот принцип нарушается в том случае, если состав яруса полидоминантен (например, в моховом типе), тогда условно выделяется „смешанная формация“. Это нарушение вынужденное, вызванное специфичностью тундрозой растительности и, в частности, сложением мохового покрова, но ранг таких единиц с полидоминантным составом равноценен монодоминантным единицам.

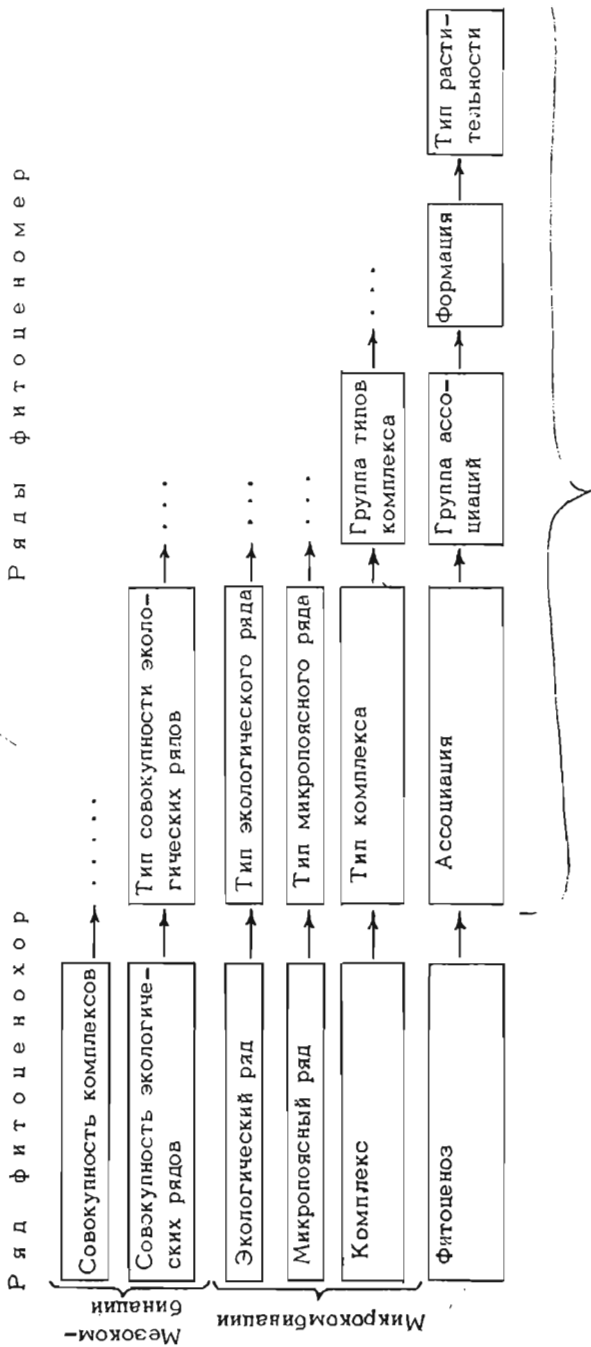
Группы ассоциаций выделены на основании жизненной формы содоминантов другого яруса (второго по степени важности после основного). Если формация была представлена небольшим числом ассоциаций, то группы ассоциаций не выделялись из-за недостатка материалов. Если же было вообще мало описаний, то, напротив, мы не проводили деления группы ассоциаций на ассоциации, поскольку последние имели иногда по одному описанию.

Ассоциации выделялись на основании систематической принадлежности субдоминантов подчиненного яруса.

Все единицы были выделены в достаточно полной мере лишь для мохового типа, для остальных, ввиду слабой представленности и недостатка описаний, некоторые категории не выделялись.

Нам пришлось также прибегнуть к низшей единице, чем ассоциации: были выделены варианты ассоциации. Последнее было сделано лишь для двух ассоциаций в пределах мохового типа. Причиной являлось то, что при обшности доминантов, субдоминантов и в целом флористического состава сообщества этих ассоциаций различаются по своему пространственному сложению: в одних растительный покров сомкнут, в других имеются пятна голого грунта. Пятна голого грунта в тундрах этих ассоциаций – явление вторичное, они появляются в результате разрыва сплошной растительной дернины под действием мороза в местах, менее защищенных снегом. В районе исследования на большой территории распространены сообщества с сомкнутым покровом. В то же время в местах, наиболее открытых ветрам, а потому менее защищенных снегом или вовсе бесснежных, развиваются пятнистые тундры разного типа.

# СХЕМА ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ЕДИНИЦ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЙ



При составлении легенды к карте растительности, кроме типологической классификации растительных сообществ, были использованы также типологические единицы территориальных единиц типа и группы типов (по Рачковской, 1963).

Ниже приводится общая схема использованных нами единиц. В левой части расположен ряд фитоценохор (Сочава, 1972), первичной единицей в котором является фитоценоз. Сочетание фитоценозов или их фрагментов дает единицы микрокомбинаций, последние объединяются в мезокомбинации. В правой части даются ряды фитоценомер (Сочава, 1972), т.е. типизация территориальных единиц разного ранга.

## ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ КУСТАРНИКОВЫХ СООБЩЕСТВ

Тип представлен очень слабо как по разнообразию сообществ, так и по занимаемой ими площади. Только три вида формируют сообщества, относящиеся к данному типу: *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. reptans*. Они развиваются в интразональных местобитаниях (на отмелях рек, на склонах долин ручьев, в их верховьях, в заболоченных озерных депрессиях) и в целом занимают не более 5% описываемой территории. Площадь конкретных сообществ составляет немногие сотни квадратных метров. Сообщества хорошо выделяются в пространстве по наличию кустарникового яруса высотой 0,5–0,8 м и сомкнутостью от 25 до 70%. Во всех сообществах этого типа развит сплошной моховой покров, но несмотря на это мы рассматриваем такие моховые кустарниковые заросли не в пределах мохового типа растительности, а самостоятельно. В данном районе кустарники находятся на пределе своих ценозообразовательных возможностей и не формируют всего разнообразия ассоциаций, характерных для подзоны южных тундр. Здесь представлена лишь группа моховых кустарников, в то время как южнее распространены разнотравные и мертволокровные кустарники. Сомкнутость кустарникового яруса в сообществах, относимых к данному типу, общий запас их фитомассы позволяют рассматривать кустарники как равные со мхами эдификаторы.

### Ф о р м а ц и и *B e t u l a n a n a*

К формации относятся сообщества, в которых *Betula nana* формирует хорошо выраженный ярус высотой 0,5–0,8 м, с сомкнутостью от 25 до 50%. Она представлена очень небольшим числом контуров, и поэтому мы не проводили деление на ассоциации. Все сообщества мы относим к группе моховых ерников. Они занимают не более 2–3% площади и приурочены к депрессиям в верховьях ручьев (рис. 1, 1; см. вкл.). Сообщества этой группы являются экстразональными и представляют северный обедненный вариант ерников, во всей полноте представленных южнее.

В верхнем ярусе господствует *Betula nana* в форме прямо-стоячих кустов. Мхи образуют сплошной покров из приблизительно равной смеси *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*, с примесью *Rhacomitrium lanuginosum*, *Polytrichum strictum*, *Dicranum elongatum*, *D. angustum*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 20-30%; наиболее обильны *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Salix pulchra*, иногда *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*. В верхнем ярусе к березке иногда примешивается *Salix reptans*. Обилие этих видов колеблется в различных сообществах, которые при большей представленности можно было бы отнести к разным ассоциациям. Лишайники малочисленны и не обильны: *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum*, *Cladonia beringiana*, *C. amaro-craea*, *C. gracilis*, *Peltigera aphthosa*, *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*.

Кусты *Betula nana* создают специфическую экологическую нишу; под ними часто формируются микрогруппировки фитогенного происхождения, отличные по составу от фоновой растительности сообщества. Под густыми кустами цветковые обычно отсутствуют, под более разреженными поселяются *Rumex arcticus*, *Valeriana capitata*, *Saxifraga punctata* - виды довольно редкие в сообществах со сплошным мховым покровом. Нанорельеф выражен слабо, и горизонтальное расчленение определяется в основном синузидными мхами.

#### Ф о р м а ц и и *S a l i x l a n a t a*

Сюда относятся сообщества с хорошо выраженным кустарничковым ярусом из *Salix lanata*. Формация представлена очень небольшим числом контуров, которые мы относим к трем ассоциациям, поскольку сообщества резко различаются по составу доминирующих мхов и приурочены к различным местообитаниям. Все они встречаются в интразональных условиях: в долинах ручьев, часто в условиях поемного режима, а также в болотных депрессиях, по их окраинам, в условиях умеренного увлажнения. Занимают не более 1% всей площади,

О с о к о в о - к у с т а р н и ч к о в о - т о м е н т - г и п н о в ы е и в н я к и (*Salix lanata*-*Tomenthypnum nitens*-*Salix polaris* + *Dryas punctata*-*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*). Приурочены к пологим склонам долин ручьев, обычно в нижней части; иногда в ложбинах стока на водоразделах. Встречаются редко (рис.1, 2). Покрытие почти сплошное. Высота кустарников 60-70 см, сомкнутость 20-40%. Проективное покрытие цветковых 40-60%, в том числе кустарничков - 20-30%, трав - 20-30%; покрытие мхов 90%, лишайников - 1%. Состав насчитывает более 80 видов (35-40 цветковых, 15-20 мхов, 5-10 лишайников).

Доминируют *Salix lanata* (20–40%), *S. polaris* (20–25%), *Dryas punctata* (10%), *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* (10%), *Tomenthypnum nitens* (60–80%). Довольно обильны *Polygonum viviparum*, *Gastrolychnis apetala*, *Ranunculus affinis*, *Eutrema edwardsii*, *Saxifraga cernua*, *S. hirculus*, *S. punctata*, *Myosotis asiatica*, *Lagotis minor*, *Pedicularis hirsuta*, *Valeriana capitata*, *Senecio resedifolius*, *Polemonium acutiflorum*.

Примеси в моховом покрове составляют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*, *Brachythecium mildeanum* var. *udum*, *Calliergon sarmentosum*, *C. richardsonii*, *Drepanocladus uncinatus*. Нанорельеф выражен слабо, поэтому горизонтальное расчленение не выражено. Под кустами *Salix lanata* меняется состав мхов (преобладают *Drepanocladus uncinatus*, *Bryum* sp.), повышается обилие лишайников (*Peltigera canina*, *P. rufescens*), почти отсутствуют цветковые.

Злаково-дрепанокладусовые ивняки (*Salix lanata*-*Drepanocladus uncinatus*-*Festuca cryophila*+*Poa arctica*). Приурочены к пологим склонам долин ручьев в средней части (рис. 1, 3). Встречаются редко (описано всего 2 сообщества). Покрытие почвы сплошное. Высота кустарников 60–70 см, сомкнутость 50–70%. Проективное покрытие цветковых 30–50%, в том числе кустарничков – менее 1%, остальное – травы; покрытие мхов 60%, лишайников – 1–5%. Состав насчитывает 40–50 видов (30–35 цветковых, 10–15 мхов, 1–2 лишайников). Доминируют *Salix lanata* (50–70%), *Festuca cryophila* (20–30%), *Poa arctica* (5–10%), *Drepanocladus uncinatus* (60%). Обильны злаки: *Trisetum sibiricum*, *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*; иногда довольно обильно *Equisetum arvense*. Лишайники представлены 2 видами: *Peltigera canina*, *P. rufescens*. Нанорельеф почти не выражен, дифференциация горизонтальной структуры неотчетливая.

Моховая ериково-ивовая ассоциация (*Salix lanata*+*Betula nana*-*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*-*Dryas punctata*). Встречено лишь одно сообщество, условно относимое к данной ассоциации, расположенное на обширном сухом возвышении среди болота (рис. 1, 4). Покрытие почвы сплошное. Высота кустарников 60–80 см, сомкнутость 50%. Проективное покрытие цветковых 35%, в том числе кустарничков – 25%, трав – 10%; покрытие мхов 95%, лишайников – менее 1%. Состав насчитывает 55 видов (27 цветковых, 18 мхов, 10 лишайников). Доминируют *Salix lanata* (30%), *Betula nana* (20%), *Dryas punctata* (20%), *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (70%). Наиболее обильны из цветковых *Salix reptans*, *S. polaris*, *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *Polygonum viviparum*, *Nardosmia frigida*; из мхов *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Ptilidium ciliare*.

Малообильны, но характерны *Saxifraga punctata*, *Valeriana capitata*, *Ranunculus affinis*, *Polemonium acutiflorum*, *Pedicularis lapponica*. Малочисленны, но характерны листоватые лишайники: *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *P. polydactyla*, *P. rufescens*, *P. scabrosa*. Хорошо выражен нанорельеф в виде бугров пучения (70%) диаметром 70–90 см, высотой 20–30 см и разделяющих их ложбин (30%). На буграх формируются кустарничково-моховые микрогруппировки, в ложбинах – осоково-моховые.

### Ф о р м а ц и я *S a l i x r e p t a n s*

К формации относятся сообщества, в которых *Salix reptans* формирует хорошо выраженный ярус высотой 40–50 см, с сомкнутостью 25–30%. Мы отнесли к этой формации лишь осоково-пушицево-моховые ивняки (*Salix reptans*-*Tomenthypnum nitens*+*Calliergon richardsonii*-*Carex stans*+*Eriophorum scheuchzeri*), приуроченные к отمهям рек (рис. 1, 5). Для сообществ этой группы ассоциаций характерен хорошо развитый травяной ярус, а покрытие мхов меняется от 20 до 80%.

Общее покрытие почвы от 80 до 100%. Сомкнутость кустарников 25–30%. Проективное покрытие трав 20–40%, мхов – 20–80%; лишайники отсутствуют. Состав насчитывает 40 видов (цветковых – 30, мхов – 10). Доминируют *Salix reptans* (25–30%), *Carex stans* (20%), *Eriophorum scheuchzeri* (5–10%), *Dupontia fisheri* (5–10%). Если моховой покров развит значительно, то его образует *Tomenthypnum nitens* и *Calliergon richardsonii*. Все остальные виды малообильны, из них наиболее характерны *Equisetum arvense*, *Eriophorum angustifolium*, *Pedicularis sudetica*, *Chrysosplenium alternofolium*, *Cardamine pratensis*, *Carex saxatilis*. Нанорельеф не выражен, сложение покрова равномерное.

### ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ КУСТАРНИЧКОВЫХ СООБЩЕСТВ

Тип представлен слабо как по разнообразию сообществ, так и по занимаемой ими площади. Только 2 вида формируют сообщества, относящиеся к данному типу: *Dryas punctata* и *Cassiope tetragona*. Они развиваются в дренированных местообитаниях, чаще всего в верхних частях склонов, обычно на почвах легкого механического состава. Сообщества дриадовой формации приурочены к бесснежным и малоснежным биотопам; сообщества кассиоловой формации, напротив, – к местам с глубоким снежным покровом.

В целом кустарничковые сообщества занимают не более 5% территории, площадь конкретных сообществ составляет немногие десятки квадратных метров. Они хорошо выделяются в природе

по доминированию кустарничков, которые образуют очень плотную дернину с высоким покрытием. Моховой покров практически не развит, и по этому признаку эти сообщества отличаются от группы кустарничково-моховых, которые будут описаны в моховом типе растительности, хотя они и сходны в целом по составу и соотношению других видов и часто встречаются вместе, сменяя друг друга в экологических рядах. В иных системах с другими принципами классификации они могли бы быть объединены в единую группу, поскольку они близки ценотически и экологически.

### Ф о р м а ц и я *Dryas punctata*

В сообществах этой формации господствует *Dryas punctata*, проективное покрытие 50-60%. Формация представлена слабо, поэтому описанные сообщества мы условно относим к 2 группам ассоциаций.

Р а з н о т р а в н о - л и ш а й н и к о в о - д р и а - д о в ы е с о о б щ е с т в а (*Dryas punctata* - *Astragalus umbellatus* + *Oxytropis nigrescens* - *Ochrolechia frigida* + *Lecanora epibryon*). Сообщества этой группы ассоциаций приурочены к сухим склонам или наиболее выступающим дренированным участкам водоразделов. Встречаются редко (рис.1, 6). Поверхность разбита на полигоны диаметром 50-60 см, ширина трещин 5-10 см. Полигоны составляют 90% площади. Растительность заполняет трещины и частично покрывает полигоны, в центре которых остается голый грунт. Общее покрытие 85-90%. Проективное покрытие цветковых 75-80%, в том числе кустарничков - 60%, трав - 20-30%; покрытие мхов 10%, лишайников - 15-20%. Состав насчитывает 75-90 видов (45-50 цветковых, 10-15 мхов, 20-25 лишайников). Доминируют *Dryas punctata* (50-60%), *Astragalus umbellatus*, *A. subpolaris*, *Oxytropis nigrescens* (общее покрытие 20-30%), *Salix arctica* (5%), *Cassiope tetragona* (5%), *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* (5%); в небольшом обилии, но часты *Koeleria asiatica*, *Festuca brachyphylla*, *Luzula confusa*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga hirculus*, *Minuartia arctica*, *Pedicularis verticillata*. Мхи очень маломощны: *Tomenthypnum nitens*, *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*.

Преобладают накипные лишайники: *Ochrolechia frigida* (10%), *Lecanora epibryon*, *L. verrucosa* (10%); обильны также *Cetraria cucullata*, *Stereocaulon alpinum*, *Thamnia verticillaris*, *Nephroma expallidum*. Как следствие трещиноватости грунта хорошо выражена горизонтальная структура. На поверхности полигонов в центре формируется микрогруппировка накипных лишайников (покрытие 20-25%). Края полигонов заняты разнотравно-дриадовой микрогруппировкой со сплошным покрытием

(*Dryas punctata*, *Astragalus umbellatus*, *A. subpolaris*, *Oxytropis nigrescens*).

Толщина плотной растительной дернины 1–2 см, лишь генеративные побеги многих видов достигают 10–20 см. Эта микрогруппировка господствует по площади и определяет структуру всего сообщества. Узкие трещины заполнены мхами, но мощность дернины и там не более 1 см.

Разнотравно-дриадовые сообщества (*Dryas punctata*-*Koeleria asiatica*+*Festuca brachyphylla*+*Oxytropis middendorffii*+*O. nigrescens*+*Pedicularis dasyantha*). Сообщества этой группы ассоциаций приурочены к дренированным и хорошо прогреваемым склонам в самых верхних частях, на перегибе к плоским поверхностям, занимают площади в несколько квадратных метров. Они нашли отражение на карте как часть экологического ряда (рис. 1, 35). Проективное покрытие цветковых 70–80% (в том числе кустарничков – 40–60%, трав – 20–30%), покрытие мхов 15–20%, лишайников – менее 1%. Состав насчитывает 85–100 видов (цветковых – 50–60, мхов – 25–35, лишайников – 10–15). Доминирует *Dryas punctata* (40–60%); содоминанты: *Koeleria asiatica*, *Festuca brachyphylla*, *Trisetum sibiricum*, *Cassiope tetragona*, *Salix arctica*, *S. polaris*; крупными куртинами разбросаны *Oxytropis middendorffii*, *O. nigrescens*, *Pedicularis dasyantha*, *P. oederi*. Из мхов несколько более обильны, чем другие, *Drepanocladus uncinatus*, *Hypnum revolutum*, *Thuidium abietinum*, *Hylacomium splendens* var. *alaskanum*. Лишайники малочисленны и угнетены, характерны *Hypogymnia subobscura*, *Parmelia omphalodes*, *Physconia mucsigena*, *Peltigera canina*.

Сообщества имеют отчетливое двухъярусное сложение: нижний кустарничковый (2–3 см) и верхний травяной (10–20 см) ярусы.

Горизонтальная структура довольно гомогенна из-за равномерного покрытия *Dryas punctata*, но в распределении трав отмечается мозаичность фитогенного происхождения, так как многие виды образуют большие куртины. Хотя наибольшее покрытие имеет *Dryas punctata*, в таких сообществах обильны злаки и разнотравье, и по массе они, вероятно, не уступают кустарничкам. Поэтому данная группа близка по составу и экологии к группе разнотравных ассоциаций, которые будут описаны в составе травяного типа.

#### Ф о р м а ц и я C a s s i o p e t e t r a g o n a

В сообществах этой формации господствует *Cassiope tetragona* (покрытие 60–80%). Формация представлена слабо, сообщества занимают очень небольшие площади, но встречаются довольно часто. Отнесены к 1 группе ассоциаций.



Лишайниково-кустарничково-кассиоловые сообщества (*Cassiope tetragona*+*Salix polaris*+*Dryas punctata*-*Cetraria cucullata*+*Stereocaulon alpinum*). Сообщества этой группы приурочены к живальным местообитаниям в средней части северных склонов. Редко занимают площади больше нескольких десятков квадратных метров. На карте показаны в виде самостоятельных контуров (рис.1, 7), а также входят в состав совокупности экологических рядов (рис.1, 36). Поверхность разбита на полигоны диаметром 50-60 см. В результате солифлюксии они сползают вниз по склону, вследствие чего трещины расширяются и полигоны превращаются в бугорки высотой 10-20 см. На вершине бугорка часто обнажается грунт. Растительность заселяет и трещины, и бугорки. Проективное покрытие 60-80%, в том числе кустарничков - 60-75%, трав - 5%, мхов - 10-15%, лишайников - 10-15%. Состав насчитывает 80-100 видов (цветковых - 45-50, мхов - 15-25, лишайников - 20-25). Доминирует *Cassiope tetragona* (60-75%); содоминанты: *Salix polaris*, *S. pulchra*, *Dryas punctata*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*. Остальные виды малообильны, но некоторые довольно часты (*Arctagrostis latifolia*, *Luzula nivalis*, *Saxifraga punctata*, *Saussurea tilesii*). Мхи образуют маломощную дернину (1-3 см); наиболее обильны *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus uncinatus*. Лишайники обильны, особенно кустистые и листоватые: *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *C. ericetorum*, *C. delisei*, *Stereocaulon alpinum*, *Nephroma expallidum*, *Peltigera canina*, *Papthosa*. Как следствие хорошо выраженного нагорельефа покров дифференцирован на несколько микрогруппировок. В трещинах развивается лишайниково-моховая микрогруппировка; иногда покрытие мхов возрастает до 60%. Для бугорков типична разнотравно-кустарничковая микрогруппировка, которая и определяет характер всего сообщества, так как она преобладает по площади (70-80%). На вершине бугорков на обнаженном грунте образуется микрогруппировка накипных лишайников (*Ochrolechia frigida*, *Lecanora epibryon*, *L. verrucosa*, *Solorina saccata*, *S. spongiosa*, *Psoroma hypnorum*).

## ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВ

Данный тип выделяется по доминированию травянистых растений. Тип очень разнороден как систематически, так и экологически. Он включает сообщества, приуроченные к трем крайне контрастным местообитаниям: сухим теплым склонам южных румбов, живальным увлажненным биотопам на северных склонах, обводненным или переувлажненным биотопам в водотоках, ручьях, по берегам озер, на отмелях рек. Мы выделяем три экологически обусловленные

группы, не имеющие определенного ранга в используемой системе: группу ксеромезофильных, нивальных и гигрофильных сообществ. В двух первых невозможно выделить какие-либо формации, поскольку сообщества полидоминантны. В последней, напротив, легко выделяются формации, поскольку доминирует обычно один вид, образующий почти чистые заросли. Сообщества данного типа довольно широко распространены на исследуемой территории, но площадь их невелика. На карте в виде самостоятельных контуров выделяются лишь три ассоциации (рис.1, 8, 9, 10), остальные входят в состав более сложных территориальных единиц: комплексов, микропоясных и экологических рядов. В общей сложности они занимают около 5% площади.

### Г р у п п а м е з о ф и л ь н ы х с о о б щ е с т в

В эту группу входят сообщества, приуроченные к сухим теплым южным склонам (их выпуклым частям) коренного берега р.Пясины и р.Неуры. Они относятся к группам разнотравно-злаковых и разнотравных ассоциаций. Эти сообщества были подробно охарактеризованы в нашей предыдущей работе, посвященной растительности стационара (Матвеева и др., 1973), где приведены полные флористические списки и схемы горизонтальной структуры. Характерной особенностью этой группы является доминирование злаков и разнотравья. Все остальные растения угнетены и малообильны.

Проведение в природе границ между группировками, относящимися к этим ассоциациям, крайне затруднительно, так как изменения в составе очень постепенны. По внешнему виду они не отличаются от лугов: травостой мощный, высотой 30-35 см, сомкнутостью 70-90%. Состав богатый, общий список цветковых включает около половины местной флоры. Наиболее заметны изменения в соотношении злаков и разнотравья: в средней части склона преобладают первые, в нижней - разнотравье. Состав разнотравья также не остается постоянным в пределах даже одного склона. Различия в составе разных гребней связаны в основном с увеличением обилия то одного, то другого вида, что особенно бросается в глаза во время цветения, когда гребни имеют различные по окраске аспекты. В разнотравно-злаковых группировках доминируют *Trisetum sibiricum*, *Koeleria asiatica*, *Poa glauca*, *Festuca brachyphylla*; разнотравье уступает несколько по обилию, наиболее активны *Cerastium maximum*, *Ranunculus borealis*, *Polemonium boreale*, *Pedicularis verticillata*, *Arnica iljini*, *Pachypleurum alpinum*, *Oxytropis middendorffii*. В разнотравных группировках, напротив, доминируют перечисленные виды разнотравья, а злаки уступают позиции. Эродированные и оползневые участки склонов заселяются более разреженным травостоем из *Tripleurospermum phaeocephalum*, *Myosotis asia-*

tica, *Papaver pulvinatum*, *Arabis septentrionalis*, *Draba parvisiliquosa*, *Artemisia tilesii*, *Taraxacum* spp.

В различных группировках меняется обилие одних и тех же видов, поэтому имеется не только топографический, но и таксономический континуум, в пределах которого, по-видимому, и нецелесообразно проводить более дробное, до ассоциаций, деление.

Эти сообщества входят как определяющая составная часть типа 2-членной совокупности экологических рядов (рис.1, 35).

К этой же группе мы относим разреженные пионерные разнотравные группировки песчано-галечниковых отмелей (рис.1, 10). Трудно говорить о каких-либо чертах структуры или состава таких группировок, поскольку они представляют единичные, редко разбросанные особи растений. Размещение их весьма случайно. Наиболее характерными представителями являются *Equisetum arvense*, *Poa alpigena*, *Rumex sibiricus*, *R. graminifolius*, *Deschampsia borealis*, *Stellaria crassifolia*, *Cerastium jensejense*.

#### Г р у п п а н и в а л ь н ы х с о о б щ е с т в

К этой группе мы относим сообщества мелкоразнотравной ассоциации, для которой характерна разреженность покрова. Это пионерные группировки на оползневых эродированных участках северных склонов на месте тающих снежников. Они занимают небольшие площади в несколько квадратных метров, на карте входят в состав экологического ряда (рис.1, 36). Проективное покрытие 10-20%. Состав цветковых 15-25 видов. Наиболее обильны *Ranunculus nivalis*, *R. borealis*, *R. pygmaeus*, *Saxifraga nivalis*, *S. hyperborea*, *S. cernua*, *S. hieracifolia*, *S. tenuis*, *Equisetum arvense*. Они образуют вокруг снежника зоны с преобладанием то одного, то другого вида. Типичны для таких пионерных группировок *Oxuria digyna*, *Polygonum viviparum*, *Cardamine bellidifolia*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia* sp., *Pachypleurum alpinum*, *Nardosmia frigida*. Все растения очень мелкие. Мхи в очень небольших количествах селятся вдоль мелких трещинок, по бугоркам (*Drepanocladus uncinatus*, *Tomenthypnum nitens*, *Ditrichum flexicaule*, *Cirriphyllum cirrosum*, *Campylium polygamum*). Единично встречаются лишайники: *Cetraria islandica* и *Stereocaulon alpinum*.

#### Г р у п п а г и д р о ф и л ь н ы х с о о б щ е с т в

Сообщества этой группы приурочены к обводненным или постоянно переувлажненным местообитаниям. Явное доминирование какого-либо одного вида и бедность состава в целом позволяет отне-

сти их к трем формациям, несмотря на слабую представленность и разнообразие. Экологически эта группа близка к гидрофильным сообществам мохового типа, которые будут рассмотрены ниже.

#### Ф о р м а ц и я A r c t o p h i l a f u l v a

Сообщества встречаются на илистых прирусловых участках поймы рек, в прибрежных полосах озер, в руслах ручьев. На отмелях занимают иногда значительные площади (рис.1, 8); в озерах образуют узкую кайму вдоль берегов, входят в состав микропоясного ряда (рис.1, 33); в ручьях представлены в виде небольших фрагментов, входят в состав микропоясного ряда на склонах долин ручьев (рис.1, 34). Мы относим их к одной арктофиловой ассоциации, поскольку они имеют гомогенную структуру в виде почти чистой заросли *Arctophila fulva*. Проективное покрытие 30-50%, состав беден - 5-10 видов. Обычные спутники: *Equisetum arvense*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Carex stans*, *Cardamine pratensis*, *Caltha arctica*. Высота травостоя 20-35 см. Мхи очень малочисленны и маломощны: *Ceratodon purpureus*, *Mnium rugicum*, *Bryum cryophilum*, *Aulacomnium turgidum*, *Brachythecium mildeanum* var. *udum*,

#### Ф о р м а ц и я E r i o p h o r u m s c h e u c h z e r i

Формация представлена ивово-пушицевой ассоциацией (*Eriophorum scheuchzeri-Salix reptans*), приуроченной к поймам рек. Сообщества занимают небольшие площади, входят в состав микропоясного ряда (рис.1, 34). Проективное покрытие 20-30%, состав беден, около 10 видов. Доминирует *Eriophorum scheuchzeri*, образуя разреженные заросли. Остальные виды, кроме *Salix reptans*, единичны: *Arctophila fulva*, *Equisetum arvense*, *Poa alpigena*, *Calamagrostis neglecta*, *Alopecurus alpinus*, *Caltha arctica*. Высота травостоя 20-35 см.

#### Ф о р м а ц и я C a r e x s t a n s

Представлена почти чистыми зарослями *Carex stans* (покрытие 20-30%), с примесью *Equisetum arvense*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Dupontia fisheri*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga punctata*, *S.hirculus*, *Valeriana capitata*. Мхи малочисленны и не обильны: *Calliergon richardsonii*, *Mnium rugicum*, *Ceratodon purpureus*.

Сообщества встречаются на отмелях, в поймах рек, занимают небольшие пространства (рис.1, 9).

## ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ МОХОВЫХ СООБЩЕСТВ

Данный тип выделяется по доминированию мхов. Это преобладающий тип растительности в исследуемом районе; относящиеся к нему сообщества занимают около 90% площади, включая как плакоры, так и интразональные местообитания. Тип представлен наиболее разнообразным числом сообществ. Характерная особенность их состава – ярко выраженная полидоминантность, особенно в зональных сообществах на водоразделах. Деление на формации провести во многих случаях не представляется возможным, поскольку моховой покров в равных пропорциях сложен несколькими видами. Экологически мы выделяем несколько групп, в основном в зависимости от степени увлажнения, а также заснеженности. В принятой нами системе эти группы не имеют рангового значения.

### Г р у п п а   з а с т о й н о п е р е у в л а ж н е н н ы х   с о о б щ е с т в

Группа объединяет болотные сообщества, приуроченные к различным депрессиям в рельефе относительного замкнутого типа: озерные понижения, водосборные площади в верховьях ручьев, термокарстовые мочажины на водоразделах. Для них характерно доминирование болотных мхов.

### Г р у п п а   к у с т а р н и ч к о в о - с ф а г н о в ы х   а с с о ц и а ц и й (*S p h a g n u m* s p p.)

Сообщества этой группы ассоциаций представлены лишь в виде очень небольших фрагментов (1–2 м<sup>2</sup>) и входят в состав крупнопolygonальных (рис.1, 27) и эрозионно-бугристого комплексов (рис.1, 32). Они обычно встречаются на невысоких торфяных буграх в стыках трещин. Общее покрытие 100%. Доминируют сфагновые мхи в смеси: *Sphagnum squarrosum*, *S.warnstorffianum*, *S.teres*, *S.robustum*. Все остальные мхи малочисленны. Обычно на таких сфагновых буграх обильны кустарнички: *Dryas punctata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum decumbens*. Видовой состав цветковых беден (6–8 видов), но характерно участие гипоарктических и бореальных видов: *Rubus chamaemorus*, *Pyrola grandiflora*, *Andromeda polifolia*.

## Формация *Drepanocladus revolvens*

Сообщества этой формации широко представлены в районе и занимают в целом значительные пространства, хотя площади конкретных сообществ невелики; обычно они входят как фрагменты в состав комплексов как крупнопolygonальных, так и термокарстовых. Сообщества данной формации не являются собственно монодоминантными; часто примесь других видов может быть весьма значительной, но *Drepanocladus revolvens* немного обильнее других и к тому же он наиболее „узнаваем“ в поле из-за своего характерного облика и красно-бурой окраски.

Пушицево-осоково-дрепанокладусовая асс. (*Drepanocladus revolvens* + *Meesia triquetra*-*Carex stans* + *Eriophorum angustifolium*).

Данная ассоциация распространена в polygonальных массивах и приурочена к центральным частям polygonов (постоянно переувлажненным); представлена в виде фрагментов около 100 м<sup>2</sup>, но в общей сложности занимает не менее 25% всей площади (рис.1, 26), иногда занимает большие площади без polygonального растрескивания (рис.1, 24). Покрытие почвы сплошное. Сомкнутость травяного яруса, в основном за счет осок, может варьировать от 30 до 60%, покрытие мхов - 100%. Состав насчитывает 35-40 видов (около 10 цветковых, остальные мхи). В моховом покрове доминируют *Drepanocladus revolvens*, *D. vernicosus*, *D. latifolius*, *Meesia triquetra*, *Calliergon sarmentosum*, *C. richardsonii*, как заметные примеси часты *Polytrichum jensenii*, *Cinclidium latifolium*. Соотношение этих видов может меняться на разных polygonах, состав остается неизменным. В травяном ярусе доминируют *Carex stans* и *Eriophorum angustifolium*, содоминантами выступают *Carex chordorrhiza*, *Hierochloe pauciflora*, *Eriophorum medium*. Остальные виды редки (*Saxifraga foliolosa*, *Pedicularis sudetica*, *Comarum palustre*, *Chrysosplenium alternifolium*), но их участие более характерно для другой ассоциации. Нанорельеф не выражен, сложение покрова гомогенное. Обедненным вариантом этой ассоциации можно считать осоково-моховую асс., группировки которой приурочены к обводненным трещинам, разделяющим polygonы, а иногда - и к сильно увлажненным polygonам (рис.1, 27, 28). В них несколько уменьшается проективное покрытие и еще более обедняется состав.

Несколько особняком стоит сабельниково-осоково-моховая асс., которая приурочена к крупным водотокам в polygonальных системах (рис.1, 23). Хотя увлажнение здесь не застойное, характер грунтов и химический состав вод иной, чем в местообитаниях, в которых встречается группа проточно увлажненных сообществ. Доминируют в моховом покрове *Drepanocladus revolvens*, *Meesia triquetra*, *Cinclidium latifolium* и др. В травяном ярусе

преобладают *Carex stans* и *Comarum palustre*, последний образует часто густой покров.

Осоково-пушицево-дрепанокладусовая асс. (*Drepanocladus revolvens*+*D. spp.* -*Eriophorum angustifolium* + *Carex stans*). Сообщества ассоциации наиболее характерны для термокарстовых мочажин, развивающихся на плоских участках водоразделов (рис.1, 29, 30, 31). Глубина воды в мочажинах 40-60 см. Проективное покрытие мхов 40-60%, сомкнутость травяного яруса 30-40%. Доминирует *Drepanocladus revolvens*, как примесь встречаются *D. latifolius*, *D. vernicosus*, *D. lapponicus f. gigas*, *Calliergon samentosum*, *C. richardsonii*, *Meesia triquetra*, *Scorpidium scorpioides*. В травяном ярусе господствуют *Eriophorum angustifolium*, *Carex stans*; типичны *Salix reptans*, *Dupontia fisheri*, *Hierochloa pauciflora*, *Polygonum viviparum*.

Эти ассоциации очень сходны по составу, распределению видов и по экологии.

Ивово-осоково-дрепанокладусовая асс. (*Drepanocladus revolvens*+*Meesia triquetra*-*Carex stans*-*Salix reptans*). Фрагменты ассоциации характерны для вогнутых, временно переувлажненных полигонов в крупнопolygonальных комплексах (рис.1, 27, 28). Состав и структура растительности этой ассоциации сходны с описанной выше пушицево-осоково-дрепанокладусовой асс. Основное отличие - заметное участие в покрове *Salix reptans* (5-10%), которая равномерно распределяется по площади полигонов, обычно пересыхающих на некоторое время в середине лета. Эти сообщества являются переходными от болотных к сообществам умеренного увлажнения.

#### Группа проточно переувлажненных сообществ

Эта группа объединяет гигрофильные группировки, приуроченные к ручьям или крупным водотокам в polygonальных системах. Обычно они занимают небольшие площади в виде узких полос, входят в состав микропоясных рядов, занимая в них самые влажные участки (рис.1, 33, 34, 36).

Для данных сообществ характерно двухъярусное сложение: моховой и травяной ярусы. В сплошном моховом покрове трудно выделить доминанты, так как виды часто представлены в равной смеси. Наиболее обильны виды родов *Bryum*, *Calliergon*, *Drepanocladus*. Все сообщества этой группы мы относим к группе травяно-моховых асс. По доминированию того или иного вида цветковых можно различить следующие ассоциации: осоково (*Carex stans*)-моховую, дюпонциево (*Dupontia fisheri*)-моховую, пушицево (*Eriophorum angustifolium*)-моховую, хвощево (*Equisetum arvense*)-моховую, мелко-разнотравно-моховую. Для первых четырех ассо-

иаций характерно явное доминирование указанных видов. Состав таких сообществ в целом очень беден, примесь составляют одни и те же виды, которые то доминируют, то становятся малочисленными. Все они встречаются в непосредственной близости от воды. Сомкнутость травяного яруса может достигать 50–60%.

В мелко-разнотравно-моховой асс. травяной ярус разрежен и слагается *Ranunculus sulphureus*, *R. nivalis*, *Oxyria digyna*, *Cardamine pratensis*, *Rumex arcticus*, *Potentilla stipularis*. Эти сообщества типичны для прирусловых участков долины ручьев, периодически заливаемых весной и постоянно переувлажненных летом.

Как уже упоминалось выше, все эти сообщества экологически и по составу цветковых близки к гигрофильным группировкам травяного типа растительности, с которыми они соседствуют, образуя экологические ряды.

#### Г р у п п а    у м е р е н н о у в л а ж н е н н ы х    с о о б щ е с т в

Эта группа объединяет сообщества собственно тундрового типа, которые занимают большие площади на водоразделах и составом и структурой наиболее полно отражают климатические условия данной подзоны. Для них характерно господство мхов, кустарничков и трав, особенно осок. Эта группа представлена наибольшим числом ассоциаций. Здесь важно подчеркнуть, что деление на ассоциации крайне затруднено, поскольку состав сообществ сходен не только в целом, но также по доминантам и содоминантам. Изменяются количественные соотношения одних и тех же видов, причем и они не очень велики: покрытие варьирует в пределах 5–15%. К этому добавляется полидоминантность во всех ярусах и очень нерезкие, постепенные границы между сообществами в природе. В моховом покрове господствуют 4 вида – *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum* и *Ptilidium ciliare*, – которые встречаются почти в равной смеси. Поэтому выделение формаций в строгом значении этого понятия невозможно. Условно мы относим такие сообщества к смешанно-моховой формации. В пределах ее мы выделяем несколько групп ассоциаций по участию различных жизненных форм других ярусов. Основные виды, участвующие в сложении покрова в этих группах: кустарнички (*Betula nana*, *Salix reptans*) кустарнички (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Salix polaris*, *Vaccinium vitis-idaea*), осоки (*Carex ensifolia* ssp. *arotisibirica*, *C. stans*), пушицы (*Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*).

В пределах этой группы выделяется еще формация *Polytrichum strictum*.

С м е ш а н н о - м о х о в а я    ф о р м а ц и я    (*Tomenthypnum nitens* + *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* + *Ptilidium ciliare*).



Сообщества формации встречаются на наиболее плоских участках водоразделов, занимают около 40% всей исследуемой территории, их площади составляют несколько тысяч квадратных метров, границы между ними крайне постепенны.

#### Г р у п п а к у с т а р н и к о в о - т р а в я н о - м о х о в ы х а с с .

В эту группу объединены сообщества с заметным участием кустарников. Кустарники не образуют сплошного яруса, их покрытие варьирует от 1 до 10%.

Е р н и к о в о - к у с т а р н и ч к о в о - о с о к о -  
в о - п у ш и ц е в о - м о х о в а я а с с . (*Tomenthypnum nitens* + *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*-*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* + *Eriophorum vaginatum*-*Dryas punctata* + *Salix polaris*-*Betula nana*). Характерна для высоких водоразделов, сложенных морскими отложениями (тяжелые суглинки), встречается редко, но конкретные сообщества занимают значительные площади (рис.1, 11), приурочены к центральным, несколько вогнутым частям водоразделов с повышенным увлажнением. Общее покрытие растительности около 100%. Проективное покрытие мхов 95%, цветковых - 40% (в том числе кустарников - 10%, кустарничков - 10%, трав - 20%), лишайников - менее 1%. Состав насчитывает 112 видов (47 цветковых, 27 мхов, 38 лишайников). Доминируют *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*. Наиболее обильны в травяно-кустарничковом ярусе *Dryas punctata*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*; заметно обильны *Eriophorum angustifolium*, *Cassiope tetragona*, *Salix polaris*; остальные виды единичны. Характерной особенностью является заметное участие в сложении покрова *Eriophorum vaginatum*, которая в данном районе вообще не входит в группу ценотически активных видов. *Betula nana* не формирует высоких кустов, а представлена стелющейся формой; в отличие от моховых ерников ее покрытие 5-10%. Лишайники единично рассеяны по всему сообществу. Набор их весьма обычен для всей этой группы сообществ. Характерно лишь отсутствие *Stereocaulon alpinum*, который очень типичен для других ассоциаций данной формации.

Отмечается некоторая дифференциация горизонтальной структуры, вызванная как абиотическими, так и биотическими факторами. В результате трещиноватости грунта и термокарста образовались несколько пониженные, влажные участки (60%) и несколько повышенные, более сухие. Для первых характерна кустарниково-осоково-моховая микрогруппировка, для вторых - кустарничково-пушицево-моховая.

На повышенных участках кочки *Eriophorum vaginatum* сгруппированы вместе, а около них имеются выходы грунта (не более 2-3%). Кроме того, есть и полностью заросшие пятна голого грунта, но растительность их еще отличается от окружающей заметным обилием таких видов, как *Hypnum bambergeri*, *Toninia lobulata*. Эти пятна (как голые, так и заросшие) встречаются редко, нерегулярно и имеют неправильные очертания. Границы между микрогруппировками размыты, по составу мхов они мало различаются. Пониженные увлажненные участки - начальный этап формирования термокарстовых мочажин.

И в о в о - е р н и к о в о - к у с т а р н и ч к о в о - м о х о в а я а с с . (*Tomenthypnum nitens* + *Ptilidium ciliare* + *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum*-*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*-*Dryas punctata* + *Cassiope tetragona*-*Betula nana* + *Salix reptans*). Характерны для высоких водоразделов, сложенных четвертичными морскими (реже аллювиальными речными) отложениями, приурочена к пониженным участкам водораздельных грив, граничит с болотными полигональными массивами (рис.1, 12). Самое типичное местообитание там, где водораздельная грива, слегка снижаясь, проходит между большими болотными комплексами, образуя своего рода перемычку между ними (типа седловины). Такие участки обычно слабо дренированы, часты застойные явления, в результате которых развивается термокарст и образуются мочажинны с фрагментами осокново-пушицево-моховой асс. Такие комплексы при картировании выделены в самостоятельные контуры (1, 29, 30).

В сообществах описываемой ассоциации покрытие почвы около 100%. Проективное покрытие мхов 95%, цветковых - 40-50% (в том числе трав - 15-20%, кустарничков - 15-20%, кустарников - 10-20%), лишайников - 1-3%. Общий состав насчитывает 115 видов (44 цветковых, 47 лишайников, 24 мхов). В моховом покрове доминируют *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*; довольно часты виды рода *Dicranum* (*D.acutifolium*, *D.elongatum*), а также *Polytrichum strictum*.

Доминанты травяно-кустарничкового яруса: *Carex ensifolia* ssp.*arctisibirica*, *Dryas punctata*; активны *Salix polaris*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea*. Очень характерно заметное участие *Pyrola grandiflora* и *Ramischia obtusata*. Кустарники (*Betula nana*, *Salix reptans*) не образуют сплошного яруса, но их сомкнутость от 10 до 20%. Иногда бывает обильна еще и *Salix pulchra*. Данная ассоциация отличается от предыдущей по заметному участию *Salix reptans*, а также большому обилию кустарничков. Лишайники рассеяны по всей площади сообщества, обильнее других *Peltigera aphthosa*, *Cladonia amaurocraea*, *C.gracilis*. Характерно отсутствие *Stereocaulon alpinum*.

В сообществах этого типа хорошо развит мелкобугорковый нанорельеф, который является причиной горизонтальной дифференциации покрова. На бугорках ( $h = 10-15$  см,  $d = 20-40$  см) более обильны кустарнички, а из мхов — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Aulacomnium turgidum*. К ложбинам больше тяготеют кустарники и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, а из мхов — *Tomenthypnum nitens* и *Ptilidium ciliare*. Поэтому можно говорить о кустарничково-моховой и кустарничково-осоково-моховой микрогруппировках (вторая преобладает по площади).

Интересно, что бугорки здесь не разбросаны беспорядочно по площади, а чаще сгруппированы в скопления, напоминающие валики, которые формируются вокруг пятен голого грунта в пятнистых тундрах, т.е. имеется некоторая „упорядоченность“ нанорельефа (но еще не регулярность, как в пятнистых тундрах). Иногда в центре таких скоплений имеются участки голого грунта или заросшие специфическими лишайниками и мхами пятна.

И в о в о - к у с т а р н и ч к о в о - о с о к о в о - м о х о в а я а с с. (*Tomenthypnum nitens*+*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum*+*Ptilidium ciliare*-*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*-*Dryas punctata*-*Salix reptans*). Сообщества ассоциации занимают большие площади и приурочены к самым высоким и плоским участкам водораздельных грив, с суглинистыми почвами, в условиях умеренного увлажнения летом и средней заснеженности (глубина снега 40 см) зимой (рис.1, 13). Эти местообитания ближе всего соответствуют плакорам, поэтому данная ассоциация отвечает понятию зональной растительности. Хотя и здесь иногда развиваются термокарстовые мочажины (рис.1, 29), но реже, чем в вышеописанной ассоциации, с которой она сходна по составу и распределению видов, а также по горизонтальной структуре. Основное различие то, что здесь *Betula nana* не входит в состав содоминантов, а встречается единично; отсутствует или очень редко встречается *Salix pulchra*; значительно меньше участие кустарничков *Vaccinium vitis-idaea* и *Cassiope tetragona*, последний иногда вовсе отсутствует (в 2 описаниях из 9). Распределение мхов сходно, но несколько большее значение имеет *Aulacomnium turgidum*. Состав лишайников тот же (здесь также отсутствует *Stereocaulon alpinum*).

Описанные три ассоциации образуют очень тесную группу, границы между которыми — как топографические, так и таксономические — очень постепенны, и мы можем говорить скорее о континууме, чем об агрегированных единицах.

И в о в о - о с о к о в о - т о м е н т г и п н о в а я а с с. (*Tomenthypnum nitens*-*Carex stans*-*Salix reptans*). Сообщества ассоциации занимают наиболее повышенные участки посреди болот (рис.1; 14) или плоско-выпуклые полигоны в крупнопolygonальных комплексах (рис.1, 28). Это сравнительно сухие биотопы, которые испытывают, однако, кратковременное переувлажнение

весной, что и является причиной замены обычной для водоразделов *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* на *Carex stans*. Общее покрытие растительности 100%. Проективное покрытие мхов 95%, цветковых – 40–50% (в том числе кустарников – 15–20%, кустарничков – 5%, трав – 15%). В моховом покрове доминируют *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*, образующие смесь, но первый вид наиболее обилен. *Salix reptans* образует очень разреженный полог. Единично встречается *Betula nana*. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Carex stans*, и в меньшем обилии – *Dryas punctata*. Разнотравья мало, наиболее характерные виды: *Ranunculus affinis*, *Pedicularis hirsuta*, *P. lapponica*, *Valeriana capitata*, *Saxifraga punctata*. Лишайников нет. Нанорельеф не выражен, сложение покрова равномерное. Дифференциация горизонтальной структуры только за счет синузального распределения мхов.

Разнотравно-ивово-пушицево-моховая ас. (*Tomenthypnum nitens* + *Aulacomnium turgidum* + *Ptilidium ciliare*–*Eriophorum angustifolium*–*Salix reptans*–*Valeriana capitata* + *Polemonium acutiflorum* + *Senecio atripurpureus*. Сообщества ассоциации распространены ограниченно по охраняем болот в виде узких полос шириной 10–20 м (рис. 1; 15). Общее покрытие растительности 90%. Проективное покрытие мхов 80–90%, цветковых – 40–50% (в том числе кустарников – 10–20%, трав – 20–30%). В моховом покрове доминируют *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*; первый вид наиболее обилен. В травяном ярусе доминируют *Eriophorum angustifolium* (20%) и *Carex stans* (10%). Характерной чертой является повышенное обилие некоторых видов разнотравья: *Ranunculus affinis*, *Valeriana capitata*, *Senecio atripurpureus*, *Polemonium acutiflorum*, *Saxifraga punctata*. Лишайников почти нет. Иногда встречаются редкие влажные пятна выпучивания диаметром до 2 м. Пятна эти нерегулярны, поверхность их выпуклая со следами морозного кипения. К ним нередко приурочены старые разрушающиеся кочки *Eriophorum vaginatum*, которые или растут в центре, или образуют кайму по краю пятна.

Описанные две ассоциации представляют переход от собственно тундровых сообществ к болотным, при этом состав мхов ближе к первым, а цветковых – ко вторым.

#### Группа кустарничково-травяно-моховых ас.

В данной группе, в отличие от вышеописанной, кустарники отсутствуют или встречаются единично. Травяной полог слагается в основном осокой (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*), реже – пушицей (*Eriophorum vaginatum*). Наиболее постоянный из кустарничков – *Dryas punctata*. Обилие остальных (*Cassiope tetragona*,

*Salix polaris*, *Vaccinium vitis-idaea*) может значительно колебаться, что и служит причиной выделения разных ассоциаций.

Кустарничково-пушицево-моховая асс. (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Tomenthypnum nitens* + *Aulacomnium turgidum*-*Eriophorum vaginatum*-*Cassiope tetragona* + *Dryas punctata* + *Vaccinium vitis-idaea* + *Pyrola grandiflora*). Сообщества ассоциации распространены крайне ограниченно, отмечено всего 4 контура (рис. 1, 16). Они приурочены к невысоким плоским холмам посреди больших болотных массивов. В них хорошо развит нанорельеф фитогенного происхождения — кочки *Eriophorum vaginatum*. От кочкарных тундр отличаются тем, что популяция *E. vaginatum* находится в регрессивной стадии: кочки старые, разрушающиеся, другие растения поселяются на них, используя как субстрат. Молодые экземпляры почти отсутствуют. Между кочками иногда имеются пятна голого грунта. Общее покрытие растительности около 100%. Проективное покрытие мхов 50-60%, цветковых — 50% (в том числе трав — 20-30%, кустарничков — 25-30%), лишайников — 5-10%. Общий состав насчитывает 64 вида (38 цветковых, 10 мхов, 16 лишайников). В моховом покрове доминируют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Rhytidium rugosum*. В понижениях между кочками могут быть локально обильны *Tomenthypnum nitens* и *Ptilidium ciliare*. Доминанты цветковых: *Eriophorum vaginatum*, *Cassiope tetragona*, *Dryas punctata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola grandiflora*; заметно обильны *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Eriophorum angustifolium*, *Salix polaris*; имеются стелющиеся куртины *Betula nana*. Лишайники малочисленны, заметно почти полное отсутствие кустистых форм. Самый обильный вид — *Peltigera aphthosa*. Старые кочки *Eriophorum vaginatum* можно рассматривать как микрогруппировки фитогенного происхождения. На них поселяются различные виды, причем часть из них приурочена исключительно к кочкам и вне их в сообществе не встречаются. Это было подробно изучено Т.Г. Полозовой (1970). Между кочками развивается кустарничково-моховая микрогруппировка, на пятнах — разреженная пионерная с единичными экземплярами цветковых растений. Данная ассоциация до некоторой степени является переходной от вышеописанной группы кустарничково-травяно-моховых асс. В исследуемом районе она находится близко к северному пределу ее распространения.

Дриадово-осоково-моховая асс. (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* + *Tomenthypnum nitens* - *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* - *Dryas punctata*). Это одна из самых распространенных ассоциаций, сообщества которой встречаются часто и занимают значительные пространства на водоразделах (рис. 1, 18). В отличие от группы кустарничково-травяно-моховых асс., они приурочены не к плоским, а чуть пологим участкам водораздельных грив между ручьями. Они хорошо дренированы, без застойных явлений и термокарста.

Развиваются на среднесуглинистых почвах и могут рассматриваться как один из вариантов собственно зональной растительности. Сообщества ассоциации были выбраны как стационарные участки для проведения многолетних биогеоценологических исследований, поэтому их состав и структура были полно охарактеризованы ранее (Матвеева, 1968, 1969; Матвеева и др., 1973). Данная ассоциация представлена двумя вариантами с различной горизонтальной структурой при общих доминантах и сходном флористическом составе. Варианты мелкобугорковых тундр характерны для менее дренированных склонов с достаточно мощным снежным покровом. Их отличительной чертой является сомкнутость растительного покрова. Проективное покрытие мхов 90%, цветковых – 30–40% (в том числе кустарничков – 10–20%, трав – 15–30%), лишайников – 2–3%. Общий список насчитывает 118 видов (38 цветковых, 41 мхов и 38 лишайников). В моховом покрове доминируют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens* *Ptilidium ciliare*. Кроме них только *Racomitrium lanuginosum* и *Dicranum spadicum* имеют покрытие около 1%. Доминанты цветковых: *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и *Dryas punctata*. Остальные виды единичны, более других обильны *Cassiope tetragona* и *Salix reptans*. Лишайники рассеяны по всему сообществу в незначительном обилии, но для многих характерна высокая встречаемость (*Dactylina arctica*, *Peltigera aptosa*, *Cladonia amaurocraea*, *C. elongata*, *C. pyxidata*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria ericetorum* и др.).

В сообществах данного типа развит нанорельеф в виде бугорков 10–12 см высотой и 15–30 см диаметром, которые, сливаясь вместе, образуют цепочки, валики или скопления. Бугорки разделяются узкими извилистыми ложбинками (15–20 см шириной). Бугорки занимают 60–70% площади. Элементам нанорельефа соответствуют две микрогруппировки растительности. Для бугорков характерна кустарничково-моховая с доминированием *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum* и *Dryas punctata*; для ложбинок – осоково-моховая с *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*.

Другим вариантом данной ассоциации являются пятнистые тундры. Эти сообщества приурочены к более дренированным участкам водоразделов; они обычны между долинами ручьев вдоль коренного берега р.Пясины с менее глубоким (20 см) снежным покровом.

Пятна голого грунта занимают средний по высоте уровень; они окружены бугорками в виде валика, последние разделяются неглубокими ложбинками, в основе образования которых лежат трещины; ложбинки, соединяясь вместе, формируют сеть. Число пятен на 100 м<sup>2</sup> в среднем 32. Доминируют те же виды, что и в мелкобугорковых тундрах, их покрытие немного меньше. В ложбинках и на валиках развиваются микрогруппировки, сходные с ложбинками

и бугорками в варианте мелкобугорковых тундр. Для пятен грунта характерны специфические микрогруппировки. На пятнах общее покрытие растительности колеблется в среднем от 5 до 30%. Почти все виды, характерные для валиков и ложбинок, встречаются и на пятнах, но с незначительным покрытием. Из мхов более заметную роль играют *Ditrichum flexicaule*, *Orthothecium chryseum*, *Bryum wrightii*, *Hypnum bambergeri*. Специфическими для пятен видами из цветковых являются следующие: *Epilobium davuricum*, *Cerastium bialynickii*, *Juncus biglumis*, *Sagina intermedia*, *Saxifraga cernua*. Исключительно приурочены к пятнам грунта некоторые накипные лишайники: *Toniinia lobulata* (основной закрепитель на начальных стадиях зарастания), *Baeomyces carneus*, *Lecanora epibryon*, *L. verrucosa*, *Rinodina roscida*, *Pertusaria octomela*.

Пятна находятся на различных стадиях зарастания, и даже в пределах одного сообщества встречаются все переходы от совершенно не заросших пятен с голым грунтом до полностью покрытых растительностью. Наиболее массовы пятна в средней стадии зарастания.

Варианты пятнистых тундр можно считать производными от мелкобугорковых, поскольку пятна в них вторичного происхождения: они появились в результате разрыва некогда сомкнутой растительной дернины. При общности доминантов и генетической близости эти варианты различаются по пространственной структуре и дифференциальным видам. Поэтому в принятой нами классификационной схеме, в основу которой положен принцип доминирования, эти типы рассматриваются как варианты одной ассоциации. При ином подходе, например если отдавать предпочтение горизонтальной структуре, их можно рассматривать как самостоятельные единицы.

К а с с и о п о в о - д р и а д о в о - о с о к о в о - м о х о в а я а с с. (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* + *Tomenthypnum nitens* - *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* - *Dryas punctata* + *Cassiope tetragona*). Эта ассоциация была отделена от вышеописанной только в процессе обработки описаний по одному признаку, а именно заметному участию в покрове *Cassiope tetragona*. По всем остальным признакам (доминанты, флористический состав, структура, наличие двух вариантов - пятнистых и мелкобугорковых тундр) эти две ассоциации не отличаются. Но если в сообществах первой *Cassiope tetragona* или вообще отсутствует, или встречается единично, то в сообществах второй она входит в состав содоминантов. Анализ распределения сообществ этих двух ассоциаций показал, что они встречаются в сходных местообитаниях и часто граничат (рис. 1, 17). Отмечены некоторые различия в горизонтальной структуре. В вариантах пятнистых тундр данной ассоциации пятна несколько мельче и располагаются реже, за счет чего расширяются ложбинки, в которых и увеличивается покрытие *Cassiope tetragona*. Бугорки не образуют высокого валика вокруг пятен, а скорее

уплошены. В вариантах мелкобугорковых тундр бугорки распределены не беспорядочно, а сгруппированы в валики; в центре таких образований часто заросшие пятна.

Эти две ассоциации образуют очень тесную, генетически родственную пару. Для данного района они являются зональными типами.

Разнотравно-кустарничково-осоково-моховая асс. (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Aulacomnium turgidum* + *Rhytidium rugosum* - *Carex ensifolia* ssp. *arctosibirica* + *Dryas punctata* + *Cassiope tetragona* + *Vaccinium vitis-idaea* - *Mixherbae*). Сообщества данной ассоциации приурочены к относительно пологим склонам долин ручьев южных румбов (рис.1, 19). На таких склонах хорошо выражен нанорельеф в виде довольно глубоких борозд вдоль морозобойных трещин и грив между ними, ориентированных вдоль по склону. Ширина борозд 25-30 см, грив - 60-80 см. Глубина борозд относительно грив 15-30 см. Гривы в свою очередь сложены бугорками, которые отделяются друг от друга менее глубокими поперечными ложбинами. Борозды занимают около 30% площади, гривы - соответственно 70%. По бороздам осуществляется сток, поэтому такие склоны хорошо дренированы, а бугорки летом часто пересыхают. В верхней части склона на вершине бугорков часто появляются пятна голого грунта (в результате отмирания растительной дернины под действием снежно-ветровой эрозии). Иногда отмечается терассированность пятен.

Общее покрытие растительности 80-90%. Проективное покрытие мхов 60%, цветковых - 25-30% (в том числе кустарничков - 15-20%, трав - 10%), лишайников - 5-10%. Общий состав насчитывает 109 видов (64 цветковых, 14 мхов, 31 лишайников). В моховом покрове доминируют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Rhytidium rugosum*; довольно обильны *Drepanocladus uncinatus* *Ptilidium ciliare*. Наиболее обильны из цветковых: *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Salix polaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex ensifolia* ssp. *arctosibirica*. Разнотравье также обильно, и в разгар цветения склоны очень красочны; аспектируют *Valeriana capitata*, *Polygonum bistorta*, *Saxifraga punctata*, *Pedicularis oederi*, *P. capitata*, *Astragalus umbellatus*. Часто бывают обильны злаки: *Trisetum sibiricum*, *Poa arctica*, *Festuca cryophila*. Характерно заметное участие листоватых лишайников: *Peltigera canina*, *P. aphthosa*, *Nephroma exallicum*, а также *Stereocaulon alpinum* и *Thamnia vermicularis*. Напротив, почти отсутствуют кустистые лишайники р. *Cladonia*.

Следствием хорошо развитого нанорельефа является четкая дифференциация горизонтальной структуры покрова. На гривах развивается разнотравно-кустарничково-моховая микрогруппировка с доминированием в моховом покрове *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. Кустарнички и травы имеют здесь покрытие до



40–50%. Для борозд характерна моховая микрогруппировка с доминированием *Tomenthypnum nitens*. Здесь присутствуют те же цветковые, что и на грибах, но в незначительном обилии, их общее покрытие 5–10%. Лишайники распределены почти равномерно в обеих микрогруппировках. Пятна голого грунта практически лишены растительности, на них отсутствуют даже накипные лишайники.

### Ф о р м а ц и я P o l y t r i c h u m s t r i c t u m

Сообщества формации встречаются редко, занимают площади в несколько десятков квадратных метров. На карте они отражены в составе многочленного тундрового термокарстового комплекса (рис.1, 31). Эти фрагменты представляют скопления бугорков *Polytrichum strictum* (80%) с примесью *Aulacomnium turgidum* (20%) и очень небольшого числа других видов (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Dicranum acutifolium* D. *elongatum*, *Polytrichum juniperinum*, *Ptilidium ciliare*, *Sphenobolus minutus*). Это очень обедненные флористически группировки, отмечено всего 10 видов цветковых: *Salix reptans*, *S. pulchra*, *S. polaris*, *Betula nana*, *Carex ensifolia*: ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Arctagrostis latifolia*, *Saxifraga punctata*, *Pestuca cryophila*, *Senecio atripurpureus*. Все растения угнетены. Много сухих стеблей кустарников. Лишайники малочисленны (8 видов) и малообильны (1–2% покрытия): *Cladonia pyxidata*, *C. pleurota*, *C. gracilis*, *C. amaurocraea*, *C. rangiferina*, *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum*, *Peltigera apthosa*.

### Г р у п п а с л а б о у в л а ж н е н н ы х с о о б щ е с т в

Эта группа объединяет сообщества, приуроченные к склонам различной экспозиции, к наиболее выступающим участкам водораздельных гребней, хорошо дренированных в летнее время. Для них характерно господство мхов, кустарничков и разнотравья. Они редко занимают большие площади.

### Ф о р м а ц и я H y l o c o m i u m s p l e n d e n s v a r. a l a s k a n u m

Сообщества с господством *H. splendens* var. *alaskanum* приурочены к участкам пологих водоразделов вблизи перегибов в долины ручьев, а также к пологим склонам южных румбов. По

различному участию кустарничков и разнотравья выделяются три ассоциации.

Осоково-дриадово-гилокомиевая асс. (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Rhytidium rugosum*-*Dryas punctata* - *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*). Сообщества ассоциации занимают края водораздельных грив в непосредственной близости к перегибу в долины ручьев, в хорошо дренированных летом и малоснежных зимой местообитаниях (рис.1, 20). Их характерной особенностью является наличие пятен голого грунта, практически лишенных растительности, т.е. находящихся в самой начальной стадии сукцессионной серии. В этом их отличие от пятнистых тундр дриадово-осоково-моховой асс., в которых пятна находятся на различных стадиях зарастания. Диаметр пятен голого грунта 50-60 см; пятна занимают 30-40% площади. Нанорельеф сглажен, так как поверхность моховой дернины в трещинах находится на одном уровне с поверхностью пятен, последняя слегка выпуклая, покрыта сетью мелких трещин усыхания. Общее покрытие растительности 60-70%. Проективное покрытие мхов 40-50%, цветковых - 40% (в том числе трав - 10-15%, кустарничков - 25-30%), лишайников - 2-3%. Общий состав насчитывает 137 видов (72 цветковых, 26 мхов, 39 лишайников). В моховом покрове доминирует *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* характерный вид - *Rhytidium rugosum*, довольно обильны *Aulacomnium turgidum*, *Rhacomitrium lanuginosum*. Из цветковых доминируют *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, иногда бывает обильна *Salix arctica*. Характерно повышенное обилие разнотравья, особенно таких видов, как *Saxifraga punctata*, *Valeriana capitata*, *Myosotis asiatica*, *Polygonum viviparum*, *Stellaria ciliatosepala*, *Senecio resedifolius*. Лишайников мало, почти полностью отсутствуют кустистые формы р. *Cladonia*. Наиболее обильны *Peltigera canina*, *Nephroma expallidum*, *Cetraria cucullata*, *Stereocaulon alpinum*.

Горизонтальная структура выражена хорошо, выделяются три микрогруппировки. На пятнах - пионерная группировка единичных цветковых растений (менее 1% покрытия); мхи и лишайники, в том числе *Toninia lobulata*, отсутствуют. По окраинам полигонов и частично заходит в трещины разнотравно-кустарничково-моховая микрогруппировка, определяющая характер растительности всего сообщества. В стыках трещин в виде треугольников или вдоль трещин в виде узких полос (5-10 см) развита моховая микрогруппировка (в дополнении к указанным доминантам, здесь может быть довольно обильно *Tomenthypnum nitens*).

Две последние микрогруппировки располагаются на одном уровне, и дифференциация покрова связана не с нанорельефом, но тем не менее определяется трещиноватостью грунта.

Дриадово-гилокомиевая асс. (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Rhytidium rugosum* + *Aulacomnium turgidum*-*Dryas punctata*). Сообщества ассоциации зани-

мают небольшие площади и приурочены к верхним дренированным участкам склонов долин ручьев, обычны на узких мысах между мелкими притоками крупных ручьев (рис.1, 21). Их характерная черта – сильная эродированность: поверхность грунта разбита на мелкие полигоны ( $d = 70-80$  см), большая часть поверхности которых лишена растительности. Нанорельеф не выражен. Голый грунт занимает 30–50%. Общее покрытие растительности 50–70%. Проективное покрытие мхов 30–40%, цветковых – 20–30% (в том числе кустарничков – 15–25%, трав – 5%), лишайников – 5–10%. Общий состав насчитывает 117 видов (64 цветковых, 17 мхов, 36 лишайников). В моховом покрове доминируют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Rhytidium rugosum*; характерные виды: *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*, *Encalypta alpina*, *Bartramia ityphylla* (обычно редкие в других сообществах). Из цветковых доминирует *Dryas punctata*; в заметном обилии могут присутствовать *Salix arctica*, *Cassiope tetragona*. Характерно повышенное обилие разнотравья и злаков: *Saxifraga spinulosa*, *Eritrichium villosum*, *Valeriana capitata*, *Astragalus umbellatus*, *Hedysarum arcticum*, *Oxytropis nigrescens*, *Delphinium middendorffii*, *Koeleria asiatica*. Лишайники обильны, особенно накипные (*Ochrolechia frigida*) и листоватые (*Peltigera aphthosa*); часты такие виды, как *Thamnia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*. Горизонтальная структура выражена хорошо, выделяются три микрогруппировки. На пятнах – пионерная группировка накипных лишайников и единичных цветковых растений. На окраинах полигонов – кустарничковая группировка с доминированием *Dryas punctata*. Вдоль трещин – моховая группировка с доминированием упомянутых двух видов.

Эти две ассоциации составляют обычно конкретный экологический ряд с разнотравно-дриадовыми ассоциациями кустарничкового типа на склонах (вдоль уменьшения градиента влажности). Они являются переходными между моховым и кустарничковым типами растительности.

Разнотравно-дриадово-лишайниково-гилокомиевая асс. (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Rhytidium rugosum* + *Hypnum revolutum*-*Dryas punctata*-*Nephroma expallidum* + *Stereocaulon alpinum*-*Mixherbae*). Сообщества ассоциации приурочены к умеренно крутым склонам юго-западной экспозиции (рис.1, 22) и занимают площади в несколько сот квадратных метров. По составу они несколько близки к описанной выше дриадово-гилокомиевой асс., но их характерной чертой является как раз сомкнутость покрова из-за более мощного развития мхов. Нанорельеф не выражен, но трещиноватость грунта есть, что и отражается в горизонтальной структуре. Общее покрытие растительности 100%. Проективное покрытие мхов 75–95%, цветковых – 30–50% (в том числе трав – 10–15%, кустарничков – 20–40%), лишайников – 15–30%. Общий состав насчитывает

вает 64 вида (42 цветковых, 10 мхов, 12 лишайников). В моховом покрове доминируют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Rhytidium rugosum*. Соотношение этих видов может меняться в сторону преобладания то одного, то другого. Кроме них заметно обильными могут быть *Aulacomnium turgidum*, *Hypnum revolutum*, *Tomenthypnum nitens*.

Из цветковых доминирует *Dryas punctata*; могут быть обильны и *Salix arctica*, *S. polaris*, *Cassiope tetragona*. В заметном обилии встречается разнотравье — *Astragalus umbellatus*, *Oxytropis nigrescens*, *Valeriana capitata*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga punctata*, *S. spinulosa*, *S. hirculus*, *Myosotis asiatica*, а также злаки — *Festuca cryophila*, *Poa alpigena*. Из лишайников наиболее обильны и характерны листоватые — *Peltigera aphthosa*, *P. canina*, *Nephroma ex-pallidum*, а также *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria cucullata*. Горизонтальная структура выражена хорошо. Вдоль трещин развивается моховая микрогруппировка с доминированием *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, на полигонах — разнотравно-дриадово-лишайниково-моховая, которая и определяет характер покрова в целом. Обе микрогруппировки расположены на одном уровне, нанорельеф не выражен. Моховые полосы, сливаясь друг с другом, образуют сеть, ячейками которой являются полигоны со второй микрогруппировкой.

#### Г р у п п а н и в а л ь н ы х с о о б щ е с т в

Эта группа объединяет сообщества, приуроченные к крутым северным склонам долин ручьев с глубоким и длительно лежащим снежным покровом. Для них характерно господство мхов (*Drepanocladus uncinatus*), кустарничков (*Cassiope tetragona*, *Salix polaris*) и разнотравья. Все сообщества данной группы относятся к одной формации.

#### Ф о р м а ц и я *Drepanocladus uncinatus*

Сообщества формации всегда представлены в виде небольших (несколько квадратных метров) фрагментов и образуют друг с другом экологические ряды на вогнутых и выпуклых участках склонов. На карте они нашли отображение как составные части наиболее сложных единиц — совокупностей экологических рядов (рис. 1, 36). В зависимости от участия трав и кустарничков выделены две группы ассоциаций: кустарничково- и разнотравно-дрепанокладусовая. Кустарничково-дрепанокладусовая группа ассоциаций хорошо разделяется на 2 подгруппы по доминированию в одной *Salix polaris*, в другой — *Cassiope tetragona*.

Группа кассиопово-дрепанокладусовых ас. (*Drepanocladus uncinatus*-*Cassiope tetragona*). Сообщества группы приурочены к выпуклым участкам склонов в их верхней половине. Для них характерна разбивка почвы на мелкие полигоны, которые в некоторых случаях начинают сползать вниз, при этом формируется специфически бугорковый нанорельеф. Доминируют *Drepanocladus uncinatus* и *Cassiope tetragona*. В зависимости от участия других видов можно наметить следующие ассоциации: дриадово-кассиопово-дрепанокладусовую с повышенным обилием *Dryas punctata* и ивово-кассиопово-дрепанокладусовую с *Salix polaris*. Общее покрытие растительности 100%. Проективное покрытие мхов 60-70%, цветковых - 50-60% (в основном кустарнички), лишайников - 15-20%. Общий состав насчитывает около 90 видов (около 50 цветковых, 20 мхов, 20 лишайников). Кроме *Drepanocladus uncinatus*, в моховом покрове заметно участие *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Ptilidium ciliare*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Polypodium strictum*. Мощностъ моховой дернины 1-2 см. Из цветковых, кроме *Cassiope tetragona*, а также *Dryas punctata* или *Salix polaris*, могут быть обильны *Carex ensifolia* var. *arctisibirica*, *Vaccinium vitis-idaea*, иногда *Salix pulchra*. Остальные виды единичны. Лишайники обильны, особенно *Nephroma ex-pallidum*, *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria cucullata*, *Ochrolechia frigida*.

Горизонтальная дифференциация покрова выражена слабо. Отмечено лишь несколько большее обилие *Cassiope tetragona* на полигонах. Сообщества этой группы близки к группе лишайниково-кустарничково-кассиоповых ассоциаций кустарничкового типа растительности, отличаясь от последних развитым моховым покровом. В природе они часто граничат.

Группа ивово-дрепанокладусовых ас. (*Drepanocladus uncinatus* - *Salix polaris*). Сообщества группы приурочены как к вогнутым, так и выпуклым участкам склонов в их средней части, занимают небольшие площади в несколько квадратных метров. Нанорельеф не выражен. Доминируют *Drepanocladus uncinatus* и *Salix polaris*.

В зависимости от степени участия других видов можно наметить следующие ассоциации: ивово-дрепанокладусовую, лишайниково-ивово-дрепанокладусовую, равно-ивово-дрепанокладусовую. Общее покрытие растительности 100%. Проективное покрытие мхов 80-90%, цветковых - 25-30% (в том числе кустарничков - 15-25%, трав - 5-10%), лишайников - 5-20%. Общий состав насчитывает 30-40 видов (15-20 цветковых, 10 мхов, 5-10 лишайников). В моховом покрове доминирует *Drepanocladus uncinatus*, кроме него могут быть обильными *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum elongatum*. Из кустарничков, кроме преобладающего *Salix polaris*, бывает обилён *Dryas punctata*. Лишайники малочис-

ленты по составу, но иногда такие виды, как *Cetraria cucullata*, *Stereocaulon alpinum*, могут иметь покрытие 10-20%. Обилие цветковых варьирует в разных сообществах, максимума оно достигает в разнотравно-ивково-дрепанокладусовых группировках (*Lagotis minor*, *Oxyria digyna*, *Ranunculus borealis*, *Polygonum viviparum*, *Pachypleurum alpinum*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga punctata*). Сложение покрова равномерное.

Группа разнотравно-дрепанокладусовых асс. (*Drepanocladus uncinatus* + *Mixerhaeae*). Сообщества группы приурочены к вогнутым и - реже - к выпуклым участкам склонов у подножья в условиях повышенного увлажнения, с подтоком холодных вод. Натерельеф не выражен. Доминирует *Drepanocladus uncinatus*, примесь составляют *D. aduncus* и *Tomenthypnum nitens*. Общее покрытие растительности 100%. Проективное покрытие мхов 90-100%, цветковых - 10-30%, лишайники отсутствуют. Состав насчитывает 50-60 видов (20-25 цветковых, 30-35 мхов). В зависимости от участия разных видов можно наметить следующие ассоциации: злаково-разнотравно-дрепанокладусовую и хвощево-дрепанокладусовую. Для первой характерно высокое обилие *Trisetum sibiricum*, *Luzula confusa*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*, *Ranunculus borealis*, *Valeriana capitata*, *Myosotis asiatica*, *Astragalus umbellatus*, *Senecio resedifolius*, *Papaver polare*; для второй - *Equisetum arvense*, с участием перечисленных видов разнотравья, а также *Oxyria digyna*, *Ranunculus nivalis*, *Lloydia serotina*.

Иногда фрагменты злаково-разнотравно-дрепанокладусовой асс. входят в состав совокупности экологических рядов на южных дренированных склонах коренного берега р. Пясины. В таких фрагментах, кроме *Drepanocladus uncinatus*, бывают обильны *Hypnum revolutum* и *Thuidium abietinum*, а в сложении травяного яруса заметно участие *Cerastium maximum*, *Astragalus subpolaris*, *Pedicularis verticillata*.

## ЛИШАЙНИКОВЫЙ ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Данный тип, выделенный по доминированию лишайников, на исследуемой территории представлен только двумя выделами, условно отнесенными к группе эпигейно-лишайниковых асс. (рис. 1, 25). В этих сообществах цветковые и мхи угнетены, обильны напочвенные лишайники из родов *Pertusaria*, *Ochrolechia*, *Lecanora*. Вероятно, эти сообщества вторичны и образовались на дренированных местообитаниях в результате „выбивания“ растительности.

Лишайники участвуют в сложении покрова многих сообществ, входящих в разные типы, но они всегда рассеяны в незначительном обилии.

К комплексам мы относим генетически однородные территории, где закономерно повторяются различные элементы растительного покрова, дифференциация которого вызвана криогенными процессами. Выделено три группы типов комплекса. К первой группе мы относим крупнопolygonальные комплексы. Общей чертой для них является разбивка территории морозобойными трещинами на полигоны диаметром 7–10 м. Такое растрескивание грунтов характерно для заболоченных местообитаний: приозерных понижений, старых днищ озер, заливаемой речной террасы, верховьев ручьев.

В зависимости от обводненности и выраженности микрорельефа мы выделили три типа крупнопolygonальных комплексов.

**Тип 2 – членного polygonального болотного комплекса** (рис.1, 26). Комплексы этого типа представляют одну из начальных стадий развития болот на месте высохших озер. Поверхность массива расчленена трещинами на тетрагоны, но микрорельеф в виде приподнимающихся валиков по их периферии еще не выражен. Трещины угадываются по разреженности покрова, большей мощности осок и пушиц и отсутствию мхов. Комплекс представляет сочетание фрагментов пушицево-осоково-моховой асс. на полигонах (90%) и осоково-пушицевой – в трещинах (10%).

**Тип 3 – членного polygonального тундрово-болотного комплекса** (рис.1, 27). Комплексы этого типа представляют следующую стадию развития болотного массива. Поверхность разбита на тетрагоны, края которых приподняты в виде валиков. Центральные части тетрагонов имеют вогнутую поверхность, в них стоит вода в течение всего лета. Валики относительно сухие. Ложбины вдоль трещин обводнены также как и полигоны.

Комплекс представляет сочетание фрагментов кустарниково-травяно-моховой группы ассоциаций в центральных частях полигонов (50–60%), осоково-пушицево-моховой асс. в трещинах (10%) и кустарниково-кустарничково-осоково-моховой группы ассоциаций на валиках (30–40%). Иногда в углах полигонов формируются небольшие фрагменты кустарничково-сфагновой группы ассоциаций. Преобладают по площади болотные группировки. В литературе по тундроведению эти оба типа комплекса называются polygonальными болотами.<sup>2</sup>

**Тип многочленного polygonального болотно-тундрового комплекса** (рис.1, 28). Комплексы этого типа приурочены к водосборным площадям в верховьях ручьев. Поверхность разбита трещина-

<sup>2</sup> Картограммы растительного покрова 3-членного и многочленного комплексов приводились нами ранее (Матвеева и др., 1973, с.31, 36).

ми на крупные полигоны 15–35 м в диаметре; мочажины шириной 0.5–1.0 м образуют систему извилистых водотоков, направленных в сторону долины ручья. На краях полигонов не всегда имеются четко выраженные валики, часто отсутствуют и понижения в центральных частях.

Поверхность большинства полигонов лишь кратковременно находится в состоянии переувлажнения, а затем высыхает; поэтому режим увлажнения на них более сходен с тундрами, нежели с болотами. В мочажинах (10%) и на вогнутых полигонах (30%) развиваются фрагменты болотной растительности. В мочажинах – фрагменты осоково-моховой и осоково-пушицево-моховой асс. мохового типа с доминированием *Drepanocladus revolvens*, *Calliergon sarmentosum*, *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, а также осоковой и ивово-осоковой асс. травяного типа с доминированием *Carex stans* и *Salix reptans*. На вогнутых переувлажненных полигонах низкого уровня – осоково-моховая и ивово-осоково-моховая асс. с доминированием *Drepanocladus revolvens*, *Meesia triquetra*, *Carex stans*, *C. chordorrhiza*, *Salix reptans*. На плоских сухих полигонах среднего уровня и на валиках по периферии полигонов низкого уровня (в общем 60%) развиваются фрагменты тундровой растительности: кустарниково-моховая и осоково-ерниково-моховая асс. с доминированием обычных для водораздельных сообществ мхов (*Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*) и кустарников (*Salix reptans*, *S. pulchra*, *Betula nana*), а также *Carex stans*, замещающей здесь типичную для плакоров *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*. Растительность соседних полигонов может относиться к различным ассоциациям.

Тундровые группировки преобладают по площади. В конкретных комплексах этого типа соотношение площадей, занимаемых разными ассоциациями, может несколько меняться.

Все три типа крупнопolygonальных комплексов могут встречаться вместе в пределах одного крупного заболоченного массива, который можно рассматривать как совокупность комплексов.

Ко второй группе мы относим термокарстовые комплексы. Их образование связано с термокарстом, в результате которого на плоских участках водоразделов вытаивают жильные льды и образуются обводненные мочажины.

Тип 2 – членного тундрового термокарстового комплекса с фоновой группировкой (рис. 1, 29). Этот тип комплекса представляет немногочисленные включения термокарстовых мочажин в сообщества той или иной ассоциации, которая явно преобладает по площади и образует фон в комплексе. При описании и картировании данного типа основное внимание уделяется этой фоновой ассоциации, а растительность мочажин рассматривается как включения. В исследуемом районе фоновыми элементами (80–90%) таких комплексов являются сообщества кустарниково-кустарничково-осоко-



во-моховой группы ассоциаций (рис.1, 29, а, б) и каспиово-дри-  
адово-осоково-моховой асс. (рис.1, 29, в). Мочажины диаметром  
2-3 м представляют сукцессионный ряд группировок вдоль гради-  
ента влажности от переувлажненных западин, еще незначительно от-  
личающихся по составу от фонового сообщества, до обводненных  
озерков. Выделено 4 стадии этого сукцессионного ряда. Они слага-  
ются в основном фрагментами гигрофильной группы ассоциаций мо-  
хового и травяного типов растительности.

Тип 2 - членного тундрового тер-  
мокарстового комплекса сообществ  
с равными площадями (рис.1, 30). Этот тип  
комплекса формируется при дальнейшем развитии термокарстового  
процесса, в результате чего количество мочажин возрастет. Они  
занимают площади, равные той ассоциации, в которой первоначаль-  
но возникли. Мы отметили этот тип комплекса только с фрагмента-  
ми ивово-ерниково-кустарничково-осоково-моховой асс. Составные  
элементы комплекса равноценны, по соотношению болотных и тунд-  
ровых участков он приближается к типу болотно-тундрового полиго-  
нального комплекса.

Тип многочленного тундрового  
термокарстового комплекса (рис.1, 31).  
Комплексы этого типа встречаются на высоких водоразделах в их  
срединной плоской части. Образованием они обязаны термокарсту,  
но по внешнему облику приближаются к болотно-тундровым комплек-  
сам верховьев ручьев. Хотя здесь нет полигонального растрескива-  
ния грунта, имеются крупные отдельные участки разного уровня по высо-  
те. Такие разные по высоте, а следовательно, и увлажнению участ-  
ки имеют различную растительность. Элементы таких комплексов:  
фрагменты кустарничково-кустарничково-осоково-моховой группы ас-  
социаций (50%), осоково-пушицево-моховой асс. (10-15%), политри-  
ховой асс. (20%) на разных по уровню плоских участках и осоково-  
пушицево-моховой асс. в мочажинах (10-15%). Преобладают по пло-  
щади тундровые группировки.

К третьей группе типов комплексов мы относим тип эрозион-  
но-бугристого комплекса. Комплекс этого типа встречен на иссле-  
дуемой территории только один раз (рис.1, 32) в верховьях неболь-  
шого ручья. Его образование связано с наличием морозобойных тре-  
щин, отходящих от русла в обе стороны. Морозобойные трещины и  
ложбины стока, которые развились вдоль них, имеют форму незам-  
кнутой ломаной линии. Зачаточные полигоны, оконтуренные ими,  
приподняты в виде выступающих бугров. Дифференциация среды при-  
водит к образованию комплексной растительности. Элементы этого  
комплекса: фрагменты кустарничково-моховой, ивово-осоково-мохо-  
вой асс. на буграх и плоских полигонах, осоково-моховой асс. в  
обводненных мочажинах и водотоках.

В отличие от комплексов, где элементы закономерно повторяются на определенной площади, в экологических рядах сообщества сменяют друг друга в направлении изменения определяющих факторов, в частности увлажнения и заснеженности.

В пределах одного конкретного экологического ряда его элементы не повторяются.

Микропоясные ряды сообществ. Специфическим вариантом экологических рядов являются микропоясные ряды, для которых характерно поясное простираание элементов; ширина полос во много раз меньше их длины.

Тип гидрофильно-гигрофильного микропоясного ряда в озерных котловинах (рис.1, 33). Этот тип встречен один раз; характеризуется концентрическим распределением узких полос растительности вокруг озера, составляющих ряд вдоль уменьшения градиента влажности от уреза воды вверх по склону: арктофиловая асс. (*Arctophila fulva*) → осоково-моховая асс. (*Drepanocladus* spp. + *Bryum* spp. - *Carex stans*) → кустарниково-осоково-моховая асс. (*Tomenthypnum nitens* + *Ptilidium ciliare* - *Carex stans* - *Salix reptans*).

Тип гидрофильно-мезофильного микропоясного ряда на пологих склонах долин ручьев (рис.1, 34). Для этого типа характерно наличие полос растительности (шириной в несколько метров, длиной в несколько десятков и даже сотню метров), составляющих ряд вдоль уменьшения градиента влажности от уреза воды вверх по склону: арктофиловая асс. (*Arctophila fulva*) → группа разнотравно-моховых асс. (*Bryum* spp. + *Drepanocladus aduncus* - *Ranunculus sulphureus*) → хвощово-моховая асс. (*Drepanocladus aduncus* - *Equisetum arvense*) → хвощово-ивково-моховая асс. (*Drepanocladus* ssp. - *Salix polaris* - *Equisetum arvense*) → разнотравно-моховая асс. (*Drepanocladus uncinatus* - *Hedysarum arcticum* + *Astragalus subpolaris* + *Valeriana capitata*).

От предыдущего ряда отличается составом компонентов, а также незамкнутостью полос.

Иную конфигурацию имеют элементы экологических рядов крутых и изрезанных склонов долин ручьев и коренного берега р. Пясины. Склоны, изрезанные многочисленными глубокими ложбинами, представляют сочетание выпуклых и вогнутых участков, ориентированных в разных направлениях. В зависимости от крутизны и экспозиции этих участков и связанных с ними глубин и длительности лежания снежного покрова, прогревания почвы и глубины оттаивания мерзлоты, растительность меняется на очень небольших пространствах. Протяженность фрагментов несколько метров (не более 10 м); в отличие от микропоясных рядов элементы не имеют поясного простираания. В направлении сверху вниз сообщества сменяются постепенно, различия же между выпуклыми и вогнутыми ча-

стями склонов выражены резко. Для гребней и ложбин характерны специфические экологические ряды, а вместе они составляют совокупность экологических рядов. Следует отметить, что экологические ряды двух соседних гребней могут также различаться. Мы выделили 2-типа совокупностей экологических рядов.

Тип 2 - членной совокупности экологических рядов сообществ на южных дренированных склонах коренного берега реки (рис.1, 35) представляет сочетание типа мезофильного экологического ряда на выпуклых участках (гребнях) и типа нивального ряда на вогнутых участках (в ложбинах).

Тип мезофильного ряда (сверху вниз по склону): осоково-дриадово-моховая асс. (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*-*Dryas punctata*+*Salix arctica*-*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*) → дриадово-моховая асс. (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum* + *Rhytidium rugosum*-*Dryas punctata*) → разнотравно-дриадовая асс. (*Dryas punctata*-*Koeleria asiatica* + *Oxytropis middendorffii* + *O. nigrescens* + *Pedicularis dasyantha*) → разнотравно-моховая асс. (*Hypnum revolutum* + *Drepanocladus uncinatus*+*Thuidium abietinum* — разнотравье) → группа разнотравных асс. (*Cerastium maximum*+*Astragalus subpolaris* + *Pedicularis verticillata*) → группа разнотравно-злаковых асс. (*Poa glauca* + *Festuca cryophila*+*Myosotis asiatica*+*Pedicularis verticillata*+*Papaver pulvinatum*) → злаково-хвощово-моховая асс. (*Drepanocladus uncinatus*+*D. aduncus*-*Equisetum arvense*).

Тип нивального ряда (сверху вниз): кустарничково-моховая асс. (*Tomenthypnum nitens*+*Ditrichum flexicaule*+*Distichium capillaceum*-*Dryas punctata*) → группа разнотравно-злаково-моховых асс. (*Drepanocladus uncinatus*+*D. aduncus*+*Ceratodon purpureus*+*Philonotis fontana*-*Alopecurus alpinus*+*Trisetum sibiricum*+*Festuca cryophila*+*Pedicularis verticillata*+*Oxyria digyna*).

Тип многочленной совокупности экологических рядов сообществ на холодных слабодренированных склонах долин ручьев (рис.1, 36). Этот тип совокупности представляет сочетание нивального ряда сообществ на относительно дренированных выпуклых участках склонов (гребнях), нивального ряда сообществ на слабодренированных вогнутых участках склонов (в ложбинах), нивального ряда группировок на ложе снежников и гидрофильно-мезофильного ряда в прирусловых участках.

Тип нивального ряда на гребнях (сверху вниз): группа лишайниково-кустарничково-кассиоповых асс. (*Casiope tetragona*+*Salix polaris*+*Dryas punctata*-*Cetraria cucullata*+*Stereocaulon alpinum*) → дриадово-кассиопово-моховая асс. (*Drepanocladus uncinatus* — *Casiope tetragona* + *Dryas punctata*) →

→ ивково-кассиопово-моховая асс. (*Drepanocladus uncinatus* - *Cassiope tetragona* - *Salix polaris*) → лишайниково-ивково-моховая асс. (*Drepanocladus uncinatus*-*Salix polaris* - *Cetraria cucullata*+*Stereocaulon alpinum*) → злаково-разнотравно-моховая асс. (*Drepanocladus uncinatus*-*Trisetum sibiricum*+*Polygonum bistorta*+*Ranunculus borealis*+*Valeriana capitata*+*Saxifraga punctata*).

Тип нивального ряда в ложбинах (сверху вниз): ивково-моховая асс. (*Drepanocladus uncinatus*-*Salix polaris*) → группа хвощово-моховых асс. (*Drepanocladus uncinatus*-*Equisetum arvense*+*Ranunculus nivalis*+*Oxyria digyna*).

Тип нивального ряда на ложе снежника (в направлении удаления от центральной части снежника): группа мелкотравных асс. (*Ranunculus nivalis*+*R. pygmaeus*+*Saxifraga nivalis*+*S. hyperboreus* + *S. tenuis* + *S. cernua*) → разнотравно-ивково-моховая асс. (*Drepanocladus uncinatus*-*Salix polaris*-*Equisetum arvense*+*Lagotis minor*+*Oxyria digyna*).

Тип гидрофильно-гигрофильного ряда в приуловых участках (от уреза воды): арктофиловая асс. (*Arctophila fulva*) → осоково-моховая асс. (*Bryum* spp. + *Carex stans*) → дюлониево-осоково-моховая асс. (*Bryum* spp. + *Calliergon* spp. - *Carex stans* + *Dupontia fisheri*) → пушицево-осоково-моховая асс. (*Calliergon* spp. , *Carex stans*+*Eriophorum angustifolium*)

## КАРТА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СТАЦИОНАРА

Работа по описанию растительности проводилась параллельно составлению карты 1:10 000. Закартированная территория имеет протяженность вдоль р. Пясины около 7 км и вглубь около 3 км. При составлении карты были использованы черно-белые аэрофотоснимки масштаба 1:60 000. Предварительного дешифрирования не проводилось. Картирование выполнено путем сплошного обхода территории, во время которого делались геоботанические описания, уточнялись границы выделов. Полные геоботанические описания сделаны для каждого из выделов, различных по содержанию. Когда в поле накапливалось некоторое количество описаний, принадлежащих к одному типу, описание подобных повторно встречающихся сообществ не делалось, но только в том случае, если уже визуальным образом возникало никаких сомнений в их принадлежности к той или иной группе. Во всех сомнительных случаях описания повторялись.

Единицами картирования в окончательном варианте являются территориальные единицы различной степени сложности, о которых речь шла выше. Легенда к карте состоит из двух частей. В первой представлены ассоциации или группы ассоциаций, т.е. типологические единицы растительных сообществ. Они сгруппированы по типам растительности. В названии на последнем месте стоит доминирующая биоморфа. Характеристика всех единиц приводится в тек-

сте; их расположение в легенде соответствует расположению в описании; в тексте каждый раз дается ссылка на номер легенды.

Во второй части легенды представлены типы территориальных единиц, более сложных, чем фитоценоз. Характеристика их элементов (особенности размещения, размеры, ботаническое содержание и т.д.) дана при описании территориальных единиц (после типологической классификации).

## Л и т е р а т у р а

- А л е к с а н д р о в а В. Д. Классификация растительности. Л., „Наука“, 1969. 274 с.
- И с а ч е н к о Т. И. Сложение растительного покрова и картографирование. – В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., „Наука“, 1969, с.20–33.
- К а р а м ы ш е в а З. В., Р а ч к о в с к а я Е. И. Опыт составления мелко-масштабной карты для степной территории Казахстана. – В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., „Наука“, 1968, с.5–21.
- К а т е н и н А. Е. Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара. – В кн.: Почвы и растительность восточно-европейской лесотундры. Л., „Наука“, 1972, с.105–259.
- Л а в р е н к о Е. М. О мозаичности степных растительных сообществ, связанных с работой ветра и жизнедеятельностью караган. – Вопр. геогр., 1951, т.24, с.192–204.
- М а з и н г В. В. Некоторые вопросы крупномасштабного картирования растительности. – В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.-Л., „Наука“, 1962, с.47–53.
- М а з и н г В. В. Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова. – Изв. АН ЭССР. Сер. биол., 1965, № 1, с.98–111.
- М а з и н г В. В. Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности. Доклад по опубл. работам на соиск. уч. степени докт. биол. наук. Тарту, 1969. 95 с.
- М а т в е е в а Н. В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр). – Бот. журн., 1968, т.53, № 11, с.1588–1601.
- М а т в е е в а Н. В. О степени однородности тундровых сообществ. – Бот. журн., 1969, т.54, № 3, с.399–409.
- М а т в е е в а Н. В., П о л о з о в а Т. Г., Б л а г о - д а т с к и х Л. С., Д о р о г о с т а й с к а я Е. В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. – В кн.: Биogeоценозы таймырской тундры и их продуктивность, 2.Л., „Наука“, 1973, с.5–49.

- П о л о з о в а Т. Г. Биологические особенности *Eriophorum vaginatum* L. как кочкообразователя (по наблюдениям в тундрах Западного Таймыра). – Бот. журн., 1970, т.55, № 3, с.431–442.
- Р а м е н с к и й Л. Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). М., Изд. ВАСХНИЛ, 1937. 100 с.
- Р а м е н с к и й Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель, М., Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Р а ч к о в с к а я Е. И. Типы комплексов растительного покрова сухой степи Центрального Казахстана и их классификация. – Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. Серия III, Геоботаника, вып.15, 1963, с.159–173.
- С о ч а в а В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем. – В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., „Наука“, 1972, с.3–18.
- Я р о ш е н к о П. Д. К изучению горизонтального расчленения растительного покрова. – Бот. журн., 1958, № 43, № 3, с.381–387.
- Я р о ш е н к о П. Д. Горизонтальное расчленение растительных сообществ. – Вопр. бот., 1960, вып.3, с.101–103.
- Я р о ш е н к о П. Д. Геоботаника. М.-Л., Изд. АН СССР, 1961. 474 с.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ  
ТАЙМЫРСКОГО СТАЦИОНАРА

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

---

Задачей этой работы является обзор разнообразия жизненных форм сосудистых растений района Тарейского стационара (Зап. Таймыр), определение их количественных соотношений в растительном покрове в целом, а также в основных растительных сообществах. Данные такого рода могут в дальнейшем послужить материалом для сопоставлений с другими подзонами и секторами Арктики и использоваться при классификации растительности и изучении структуры сообществ. С другой стороны, такие данные демонстрируют пути морфологической адаптации растений к различным условиям среды в Арктике.

Общий обзор жизненных форм растений Арктики был сделан Б. А. Тихомировым в его книге по биологии арктических растений (1963). В этой работе высказываются соображения о сходстве и отличиях биоморф Арктики и других климатических областей, отмечается разнообразие жизненных форм, свойственных растениям Арктики, прослеживаются тенденции в изменении их состава при движении от южной границы Арктики к Северу.

И. Г. Серебряков (1965) в статье о задачах изучения жизненных форм растений пустынной и тундровой зоны писал: „Жизненные формы растений тундр изучены недостаточно. В литературе еще нет экологических спектров конкретных флор, а также главнейших типов растительности тундр, выполненных на современном уровне классификации жизненных форм... На основе общих экологических спектров типов растительности целесообразно составление экологических спектров флоро-ценогенетических элементов, входящих в состав данного типа растительности. Это дает возможность изучить историческое развитие структуры данных ценозов“. Эти задачи остаются не выполненными и по настоящее время для тундровой зоны. Исключением в известном смысле, может быть, является лишь работа Л. Блисса (Bliss, 1956). Блисс подчеркивает важность составления спектров жизненных форм различных сообществ с учетом данных количественной экологии растений. Для этого он применяет комплексный показатель плотность-частота-доминирование (*densit-yfrequency-dominance*).

Район Тарейского стационара относится к северной части подзоны типичных тундр или к северной полосе подобласти субаркти-

ческих тундр по В. Д. Александровой (1971). Эта территория представляет собой равнину (часть Пясинской низменности), прилегающую к холмистым предгорьям Быррангов. Конкретная флора сосудистых растений насчитывает 239 видов (Полозова, Тихомиров, 1971), из них в работе учтены 232.

Большая часть данных для характеристики жизненных форм растений была собрана непосредственно в поле. Недостающие данные были восполнены просмотром гербарного и спиртового материала в лаборатории. У подавляющего большинства видов изучались взрослые генеративные особи. Полностью жизненный цикл был исследован у очень немногих растений (*Eriophorum vaginatum*, *Dryas punctata*, *Salix polaris*, *S. reptans*). Особи растений исследовались в 10–15-кратной повторности; изучалось строение и проводилось измерение многолетних и однолетних частей, определялось их положение по отношению к поверхности почвы или мохового покрова, описывалась структура моноподиальных побегов и в подавляющем большинстве случаев устанавливалась продолжительность цикла их развития. Изучались также типы почек возобновления, расположение почек, интенсивность ветвления побегов (количество дочерних побегов, развивающихся на одном моноподиальном побеге). В самом общем виде описана корневая система. В некоторых случаях был определен возраст живой многолетней части. Этот показатель до некоторой степени характеризует скорость вегетативного размножения растений.

Как основа для разделения жизненных форм травянистых растений была использована традиционная схема, идущая еще от Л. И. Казакевича (1922) и Г. И. Высоцкого (1915) и использованная многими отечественными ботаниками (Шалыт, 1955; Борисова, 1961; Серебряков, 1962; Голубев, 1965). Это оказалось возможным, так как в Арктике нет ни одной специфической жизненной формы в связи с относительной молодостью ее ландшафтов (Тихомиров, 1963). Дальнейшее подразделение основных выделов было проведено по типам структуры моноподиальных побегов (Серебрякова, 1971; Гатцук, 1974а, 1974б). При разделении кустарничков (их всего 10 видов) были использованы схемы, предложенные В. Рай (Rauh, 1938), И. Г. Серебряковым (1962), Т. Г. Дервиз-Соколовой (1974).

Поскольку инвентаризация жизненных форм проведена на ограниченной территории, то не все подразделения данной схемы охарактеризованы с одинаковой подробностью, не все выделы равноценны и не во всех группах разделение проведено до конца из-за недостатка материала. Например, совершенно не подразделены кустарнички, так как их всего 4 вида и все они относятся к гемипростратным формам с крайне незначительными годичными приростами и долговечными скелетными осями, соразмерными по возрасту со стволами деревьев.

Ниже даются подразделения жизненных форм и характеристика основных групп.



## I. КУСТАРНИКИ

Представители: *Salix lanata*, *S. pulchra*, *S. reptans*, *Betula nana*.

Все представители этого типа жизненных форм в условиях Таймырского стационара низкорослы и дают меньший годичный прирост, чем кустарники лесной зоны. Самый крупный из кустарников — *Salix lanata* — лишь в исключительных случаях достигает в высоту 1.5 м, чаще же имеет всего 0.6–0.8 м высоты. Все кустарники ветвятся только над поверхностью почвы (аэроксильное ветвление) и имеют лежащие в большей или меньшей степени скелетные ветви: у *Salix pulchra*, *S. reptans* и *Betula nana* концы ростовых ветвей приподнимаются до высоты 30–50 см, у *Salix lanata* — до 80 см. Всем представителям кустарников свойственно придаточное укоренение и вегетативное размножение.

### 1. Г е м и п р о с т р а т н ы е п р и д а т о ч н о к о р н е в ы е

Главный корень и первичный ствол функционируют лишь в начале жизни растений. Полегание и придаточное укоренение главного стволика начинается в первые годы развития растений, ветвление — с 8–10 лет. Ювенильные растения растут очень медленно, слабо ветвятся, очень мелколистны; продолжительность ювенильной фазы довольно значительная — до 15–20 лет. К этому времени в моховых тундрах вся нижняя часть стволика с главным корнем отмирает. Дочерние скелетные ветви медленно нарастают в длину, неравномерно — в толщину (выше придаточных корней диаметр стволика резко увеличивается) и достигают значительного возраста. При полегании и укоренении они погружаются в субстрат на глубину до 15–20 см, постоянно отмирают с нижнего конца; укоренившиеся боковые ветви при этом становятся самостоятельными особями.

## II. КУСТАРНИЧКИ

Эта группа более разнообразна по составу жизненных форм, чем кустарники. Среди них имеются лежащие, шпалерные и прямостоячие формы, ветвящиеся надземно и подземно, стержнекорневые и придаточнокорневые. Они так же, как и кустарники, отличаются низкорослостью по сравнению с представителями тех же жизненных форм, обитающими в умеренной зоне. Высота их колеблется от 1–2 до 15–20 см, многие из них являются доминантами и субдоминантами в зональных растительных сообществах (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Salix polaris*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*).

# 1. Простратные (шпалерные) стержнекорневые

Кустарнички высотой от 1,5–3 см (*Salix reticulata*, *S. nummularia*, *Dryas punctata*, *D. octopetala*) до 10–15 см (*Salix arctica*). Наблюдается дифференциация побегов по направлению и интенсивности роста: ростовые побеги, как правило, плагиотропны, укороченные вегетативные и генеративные побеги ортотропны. Горизонтально растущие (плагиотропные) побеги погружаются в моховой покров (*Salix reticulata*, *S. arctica*, *Dryas punctata*) или засыпаются песком (*Salix nummularia*), иногда же они являются первичноподземными, как корневище у *Salix polaris*. Представители р. *Dryas* в определенных условиях (сухой субстрат на незащищенных от ветра местообитаниях) имеют тенденцию к образованию подушковидных форм в результате малых приростов, интенсивного ветвления и сохранения в течение ряда лет старых листьев на ветвях.

Главный корень сохраняется в большинстве случаев в течение всей жизни. Иногда главный корень в позднем возрасте или в определенных условиях отмирает и его функции принимают на себя один или несколько придаточных корней (*Salix arctica*, *Dryas punctata*). Главный ствол либо отмирает в большей своей части (*Salix arctica*), либо сохраняется почти целиком, но не выделяется среди других скелетных осей. Образование новых скелетных осей происходит либо в основании первичного стволика (*Salix arctica*), либо вблизи верхушки скелетных побегов в результате очередного ветвления и последующего усиления дочерних ветвей (*Salix nummularia*, *S. reticulata*, *Dryas punctata*). Всем представителям свойственно симподиальное нарастание и ветвление побегов.

## 1. Надземно ветвящиеся (аэроксильные)

Представители: *Salix reticulata*, *S. arctica*, *S. nummularia*, *Dryas punctata*, *D. octopetala*.

Все побеги несут настоящие зеленые листья и ветвятся над поверхностью почвы или мохового покрова, лишь с течением времени погружаясь в субстрат.

## 1" Подземно ветвящиеся (геоксильные)

Представитель: *Salix polaris*.

Основная масса ветвей расположена в толще моховой дернины. Разрастание происходит при помощи радиальных чешуеносных корневищ, которые развиваются с 5–7-летнего возраста. Корневища растут в течение нескольких лет моноподиально, а по выходе на

поверхность переходят к симподиальному нарастанию, после чего отмирают. В надземной части прирост достигает всего нескольких миллиметров (обычно менее 1 см), ветвление очень слабое. Камбиальная активность понижена, годовые кольца в древесине неотчетливо выражены, пробка на ветвях образуется очень медленно.

## 2. Г е м и п р о с т р а т н ы е а э р о к с и л ь н ы е

Представители: *Vaccinium uliginosum* spp. *microphyllum*, *Cassiope tetragona*, *Ledum decumbens*.

Кустарнички с лежащими ветвями, верхушки их приподнимаются до высоты 10–12 см; лежащие части ветвей погружаются в моховой покров на глубину от нескольких до 10–15 см. Главный корень у взрослых растений чаще всего отсутствует; придаточные корни на лежащих ветвях двух типов: немногочисленные многолетние с продолжительным верхушечным нарастанием и утолщением и многочисленные недолговечные короткие тонкие корни.

Новые скелетные оси возникают либо из спящих почек на уровне поверхности мохового покрова (у *Vaccinium uliginosum* в этом случае могут развиваться структуры, подобные парциальным кустам), либо образуются из пазушных почек при очередном ветвлении на ранних этапах развития скелетной оси (*Ledum decumbens*, *Cassiope tetragona*). На первых этапах развития скелетные оси нарастают моноподиально, слабо ветвятся, сильно лежат и укореняются; в дальнейшем ветвление усиливается, полегание замедляется и, наконец, верхняя часть многолетней скелетной оси отмирает до места отхождения дочерней скелетной оси. Vegetативное размножение имеет место, но осуществляется довольно медленно. Скелетные оси достигают значительного возраста, соразмерного с возрастом стволов некоторых деревьев. Возможно дальнейшее подразделение этой группы жизненных форм на листопадные (*Vaccinium uliginosum*) и зимующие с зелеными листьями (*Cassiope tetragona*, *Ledum decumbens*), а по типу нарастания – на моноподиальные (*Cassiope tetragona*) и симподиальные (*Ledum decumbens*).

## 3. П р я м о с т о я ч и е    г е о к с и л ь н ы е

Представители: *Vaccinium vitis-idaea*, *Andromeda polifolia*, *Ramischia obtusata*, *Pyrola grandiflora*.

Для этой жизненной формы характерно наличие длинных подземных, горизонтально растущих корневишных побегов, несущих чешуевидные листья и тонкие короткие, сильно ветвистые придаточные корни. Глубина залегания корневищ 5–8 см. По выходе на поверхность верхушка корневища (у *Andromeda polifolia*) или его

боковые ответвления (у *Vaccinium vitis-idaea*) превращаются в ортотропно растущие многолетние надземные побеги, которые в результате многократного ветвления на уровне поверхности почвы образуют парциальные кусты, высота их относительно уровня мохового покрова – 2–6 см. Вегетативное размножение интенсивное. К этой жизненной форме с некоторыми оговорками можно отнести и 2 вида грушанок – *Pyrola grandiflora* и *Ramischia obtusata*, – отличающихся меньшей длительностью жизни надземных ортотропных побегов (7–10 лет) и тем, что они в большинстве случаев не образуют парциальных кустов.

### III. ТРАВЯНИСТЫЕ ПОЛИКАРПКИ

К этому типу жизненных форм в условиях сезонного климата мы, следуя Л.Е. Гатцук (1976), относим растения, многолетнее побеговое тело которых полностью скрыто в почве, подстилке или моховом покрове. Все побеги, возвышающиеся над поверхностью почвы, ежегодно отмирают, за исключением тех редких случаев, когда они плотно прижаты к почве.

#### 1. Стержнекорневые

Растения со стержневым корнем, сохраняющимся в течение большей части жизни. Наряду с главным корнем нередко имеется система в той или иной степени развитых придаточных корней, которые, однако, никогда не приобретают доминирующего положения в корневой системе. Лишь в исключительных случаях в более позднем возрасте наблюдается переход целиком на систему придаточных корней (*Pedicularis oederi*, *Claytonia ioanneana*)

#### 1. Стержнекорневые с ортотропными побегами<sup>1</sup>

Вегетативно неподвижные растения с подземным каудексом разнообразного строения.

А. Безрозеточные (длиннопобеговые). Представители: *Delphinium middendorffii*, *Astragalus richardsonii*, *A. oroboides*, *Hedysarum dasycarpum*. Каудекс короткий, расположен у поверхности почвы. Моноподиальные побеги (вегетативные и генеративные), за исключением короткого нижнего отрезка, живут один год. Почки возобновления расположены в самой нижней части моноподиальных побегов, в пазухах низовых чешуевидных листьев. Почки закрытого типа. Растения, принадлежащие к этой группе, растут обычно на рыхлом незаторфованном субстрате с глубоко протаивающим верхним слоем почвы.

<sup>1</sup> В таблицах – собственно стержнекорневые.

Б. Розеточные. Имеется многоглавый или в редких случаях одноглавый каудекс, скрытый в слое подстилки, моховом покрове или песчаных аллювиальных наносах, одетый остатками листьев прошлых лет. Моноподиальные побеги либо только розеточные (цветоносы занимают боковое положение), либо проходят розеточную фазу роста, длящуюся от одного до нескольких лет, и заканчиваются безлистным цветоносом. Почки открытого типа.

Б'. Моноподиальные. Представители: *Oxytropis arctica*, *O. middendorffii*, *O. adamsiana*, *Novosieversia glacialis*, *Potentilla emarginata*, *P. crantzii*, *Claytonia ioanneana*, *Lesquerella arctica*, *Campanula langsдорffiana*, *Sagina intermedia*. Каудекс представляет собой в той или иной степени разветвленные многолетние, моноподиально нарастающие розеточные побеги, развивающие боковые безлистные или олиственные цветоносы.

Все эти виды имеют ограниченное распространение и встречаются в незначительном обилии. Большинство из них приурочено к разнотравно-луговым группировкам на крутых южных склонах коренного берега Пясины.

Ежегодно ответвления каудекса нарастают вверх на 3-4 мм и образуют розетку из 3-5 до 12 (*Novosieversia glacialis*) и даже 20 (*Lesquerella arctica*) листьев. Вертикальное корневище (каудекс) может достигать значительной величины (20-25 см у *Novosieversia glacialis*, *Lesquerella arctica*). Стержневой корень и его ответвления имеют ясно выраженную поперечную складчатость, что говорит об их способности сокращаться и втягивать каудекс в почву; благодаря втягиванию каудекса, розетки оказываются всегда на поверхности почвы. Степень разветвленности каудекса может быть различной - от слабой (у *Claytonia ioanneana*, *Sagina intermedia*, *Lesquerella arctica*, *Campanula langsдорffiana*) до сильной (у *Novosieversia glacialis*, особенно у *Potentilla*), в результате чего лапчатки приобретают иногда подушковидный облик.

Ветвление происходит чаще всего за счет пробуждения спящих почек на каудексе; из них развиваются удлиненные этиолированные побеги, которые по выходе на поверхность приобретают манеру роста, свойственную родительскому розеточному побегу. Каудекс ряда видов несет также небольшое количество придаточных корней (*Novosieversia*, *Potentilla*, *Claytonia*). Цветоносные побеги закладываются регулярно в пазухах листьев розетки; к осени они оказываются хорошо сформированными и на следующее лето цветут и плодоносят. Растения, входящие в эту группу, очень различны: от мощной крупнолистной и крупноцветковой *Novosieversia glacialis* до *Sagina intermedia*, которая по миниатюрности может соперничать с однолетником *Koenigia islandica*.

Б". Симподиальные. Представители: *Papaver pulvinatum*, *P. radicum*, *P. lapponicum*, *Armeria arctica*, *Androsace triflora*, *Braya purpurascens*, *Taraxacum arcticum*, *T. phymatocarpum*, *T. lateritium*. Ветви каудекса представляют собой

многолетние оси, состоящие из многочисленных нижних отрезков монокарпических розеточных побегов.

Моноподиальные побеги растений, отнесенных к этой группе, имеют 2-3-летний цикл развития. Ежегодно развивается розетка из 3-7 (*Taraxacum arcticum*), 14-15 листьев (*Armeria arctica*). Цикл завершается образованием верхушечного цветоноса без стеблевых листьев. У всех названных видов в основании цветоноса имеется розетка листьев, в пазухах которых развиваются новые моноподиальные побеги; таким образом, в многолетнюю ось входит вся укороченная часть моноподиального побега, включая и основание верхнего цветоносного годичного побега.

Каудекс у растений этой группы сильно разветвлен, так как на одном материнском моноподиальном побеге могут развиваться 2-3 замещающих дочерних. На каудексе иногда встречаются спящие почки и придаточные корни (виды *Papaver*).

**В. П о л у р о з е т о ч н ы е.** Представители: *Pachypleurum alpinum*, *Artemisia borealis*, *Melandrium affine*, *Lychnis sibirica ssp. villosula*, *Melandrium apetalum*, *Eutrema edwardsii*, *Draba hirta*, *Potentilla stipularis*, *Silene paucifolia*, *Arenaria stenophylla ssp. polaris*, *Pedicularis dasyantha*, *P. verticillata*, *P. amoena*, *P. oederi*, *P. hirsuta*. Ветви многоглавого каудекса представляют собой многолетние оси, состоящие из оснований полурозеточных моноподиальных побегов.

Большинство растений этой жизненной формы приурочено к хорошо дренируемым и прогреваемым влажным или сухим местообитаниям на склонах долин. Это или разреженные криоксерофитные группировки верхних обдуваемых частей склонов (*Lychnis sibirica*), или сухие дриадовые пятнистые тундры (*Pedicularis dasyantha*, *Silene paucifolia*) либо более влажные моховые разнотравные тундры (виды *Melandrium*, *Eutrema edwardsii*, *Pedicularis oederi*, *P. hirsuta*), тундровые луговины (*Potentilla stipularis*, *Pedicularis verticillata*).

У большинства растений, принадлежащих к этой группе, стержневой корень сохраняется в течение всей жизни. Исключение составляет *Pedicularis oederi*, у которого главный корень отмирает в год первого цветения. У всех растений на стержневом корне имеются поперечные складки - признак контрактильной способности корней. На корневишно-гипокотильной части большинство видов имеет тонкие и короткие придаточные корни; у *Pedicularis oederi* при разрастании куртинки может образоваться несколько мощных придаточных корней; сильно утолщенные запасующие придаточные корни развиваются и у *Lychnis sibirica* взамен отмершего главного корня.

Каудекс в разной степени разветвлен и развит, ответвления его имеют длину от нескольких сантиметров (*Eutrema edwardsii*) до 15-20 см (*Rumex sibiricus*). Развитие моноподиальных побегов продолжается от 1-2 лет (*Pedicularis verticillata*, *P. amoena*, *P.*

*oederi*, *Pachypleurum alpinum*, *Eutrema edwardsii*) до 4-5 лет (*Silene paucifolia*, *Pedicularis dasyantha*).<sup>2</sup>

Моноподиальные побеги обычно закладываются на предпоследнем годичном отрезке материнского побега, но у *P. oederi* и *P. hirsuta* - в пазухах почечных чешуй, а у *Artemisia borealis* - в пазухах розеточных листьев терминального цветonoсного побега.

Моноподиальные побеги *Pachypleurum alpinum*, *Melandrium affine*, *M. apetalum*, *Lychnis sibirica*, *Eutrema edwardsii*, *Draba hirta*, *Potentilla stipularis* в год цветения не имеют розеточных листьев.

На корневище обычно развивается большое количество спящих почек, и у многих растений помимо надземного ветвления, связанного с переходом моноподиального побега к зацветанию, наблюдается подземное (в моховом покрове и торфянистой подстилке) ветвление из спящих почек. В этих случаях фаза розеточного роста моноподиального побега предшествует фазе более или менее удлиненных приростов. Это особенно свойственно растениям, которые в определенных условиях имеют некоторую тенденцию к образованию густых подушковидных дерновинок (*Melandrium affine*, *M. apetalum*, *Lychnis sibirica*, *Silene paucifolia*).

У большинства растений, принадлежащих к данной жизненной форме, почки открытые; конус нарастания прикрыт основаниями листьев розетки. Исключение составляют *Pedicularis oederi*, *P. hirsuta*, *P. verticillata*, которые имеют закрытые почки с настоящими почечными чешуями. Вообще мытники представляют совершенно особую группу среди растений данной жизненной формы. Это олигокарпические виды с мощным утолщенным стеблем и отчетливо выраженным апикальным доминированием. Замещающие побеги развиваются лишь в год цветения или на следующий год после цветения материнского побега и в небольшом числе (1-2). Если же они начинают развиваться раньше (*P. dasyantha*), то розетки их малолистны и листья имеют меньшие размеры, чем листья родительского побега. Лишь сильные растения дают несколько поколений моноподиальных побегов (*P. oederi* - до трех поколений осевых побегов), многие же растения отмирают после первого-второго цветения.

## 1. Подушковидные

Представителя: *Cerastium bialynickii*, *Minuartia arctica*, *M. rubella*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga caespitosa*, *Eritrichium aretioides*, *Draba micropetala*, *D. macrocarpa*,

<sup>2</sup> Сказанное не относится к главной (первичной) оси, цикл развития которой занимает гораздо более продолжительный отрезок времени.

*D. hirta*, *D. prozorowskii*, *D. subcapitata*, *D. alpina*, *D. oblongata*, *D. parvisiliquosa*.

Вегетативно полунеподвижные растения с надземной многолетней побеговой системой, преимущественно хамефиты, в большинстве своем микрофильные. Почти все представители имеют придаточные корни и спящие почки на многолетних побегах. Наиболее обычными местообитаниями растений этой жизненной формы являются сухие дренированные, экспонированные ветрам, малоснежные зимой пятнистые, редкотравные и куртинные тундры с маломощным моховым покровом.

Все побеги более или менее однотипные, отсутствует дифференциация на удлиненные и укороченные побеги. Годичные приросты незначительные, однако больше, чем у розеточных побегов. Многолетнее побеговое тело представляет сильно разветвленную симподиальную систему, состоящую из базальных частей монокарпических побегов. Монокарпические побеги ди-, олигоциклические. Подушки размером обычно в несколько сантиметров; плотные подушки образуют лишь *Saxifraga caespitosa*, *Draba subcapitata* и *Eritrichium aretioides*.

### 1. Стелющиеся

Представители: *Minuartia macrocarpa*, *M. arctica*, *M. biflora*, *Draba lactea*, *D. fladnizensis*, *D. pilosa*, *D. glacialis*, *D. pseudopilosa*, *Saxifraga spinulosa*, *S. oppositifolia*, *Oxytropis nigrescens*, *O. mertensiana*, *Eritrichium villosum*, *Cerastium regelii*, *C. jeniseense*, *Thymus serpyllum*.

Образуют более или менее компактные или рыхлые коврики на поверхности субстрата, которые при последующем зарастании мхами могут стать полупогруженными в моховой покров. Характерно наличие многолетних моноподиально нарастающих надземных горизонтальных осевых побегов. Годичные приросты небольшие и сильно варьирующие в зависимости от условий года и местообитания. При сокращении приростов растения могут приобретать облик „вылуклых подушек“. Наблюдается регулярное интенсивное ветвление плагиотропных побегов, не связанное с переходом их в генеративную фазу, причем вертикальные боковые побеги всегда дают укороченные приросты. Новые скелетные ростовые побеги образуются как в результате регулярного ветвления, так и из спящих почек, находящихся в основании горизонтальных осей.

Наблюдается тенденция к сохранению отмерших листьев на побегах (*Saxifraga oppositifolia*, *S. spinulosa*, *Minuartia macrocarpa*, *Draba pilosa*), что способствует накоплению органического материала внутри подушек; у многих растений листья зимуют (*Saxifraga oppositifolia*, *S. spinulosa*, *Eritrichium villosum*).

Побеговая система этих растений имеет несомненное сходство с таковой древесных растений, в частности кустарничков (нали-



чие долголетних надземных побегов). Имеется, например, указание (Warming, 1912) на некоторое одревеснение побегов у *Saxifraga oppositifolia*.

## 2. Корнеотпрысковые

Представители: *Rumex graminifolius*, *Arabis septentrionalis*, *Thlaspi cochleariforme*, *Parrya nudicaulis*.

Это вегетативноподвижные растения, в начале жизни развивающиеся как стержнекорневые. Впоследствии из придаточных почек на боковых корнях образуются корневые отпрыски, дающие начало новым особям вегетативного происхождения.

Эти виды растут на рыхлых дренированных и слабо задернованных субстратах, наиболее обильны на эродированных склонах или песчано-галечных аллювиальных наносах. *Parrya nudicaulis* встречается и в разнотравно-моховых тундрах по склонам долин, но в этих местообитаниях ее способность давать корневые отпрыски намного ниже, чем на песчаных отмелях, дюнах, зарастающих оползневых участках по склонам оврагов.

Корневые отпрыски у *Parrya nudicaulis*, *Rumex graminifolius* образуются на довольно толстых и глубоко расположенных корнях, поэтому имеются вертикальные корневища; у *Arabis septentrionalis* и *Thlaspi cochleariforme* - на тонких приповерхностных корнях, углубляющихся всего на 1-3 см. Придаточные почки, кроме корней, имеются и на корневищах в огромном количестве у всех названных видов.

Продолжительность цикла развития монокарпических побегов очень варьирует, но все же для *Thlaspi cochleariforme* и *Arabis septentrionalis* наиболее типичен двухлетний цикл, а для *Parrya nudicaulis* и *Rumex graminifolius* - более продолжительный.

Длина междоузлий монокарпических побегов сильно варьирует, в условиях подвижного субстрата нередко обнаруживаются длинные этиолированные побеги, поэтому их вряд ли возможно отнести к строго розеточному типу. Многолетняя побеговая часть состоит из симподиальной системы вертикальных (*Parrya nudicaulis*, *Rumex graminifolius*) или горизонтальных корневищ (*Arabis septentrionalis*, *Thlaspi cochleariforme*).

## 3. Длиннокорневищно-стержнекорневые

Главный корень функционирует на протяжении большей части жизни или же - в определенных условиях - только в начале жизни. После его отмирания растения приобретают структуру, характерную для длиннокорневищных видов. Их гилогеогенные корневища

растут горизонтально или косовертикально и несут низовые чешуевидные листья.

#### А. Безрозеточные

Представители: *Hedysarum arcticum*, *Polygonum laxmannii*.

Корневище копеечника нарастает под землей в течение нескольких лет и достигает более 1 м в длину. По выходе на поверхность корневище заканчивается удлинённым вегетативным побегом, отмирающим к осени; из почек, заложившихся в его основании (в пазухах низовых чешуевидных листьев), развиваются побеги парциального куста, который, ежегодно обновляясь, существует несколько лет; в основании куста возникает 1–2 мощных придаточных корня, растущих вертикально вниз.

Итак, у *Hedysarum arcticum* имеется два типа моноподиальных побегов: многолетние длиннокорневишно-безрозеточные (Гатцук, 1974б) и однолетние безрозеточные вегетативные и генеративные побеги; последние отмирают ежегодно почти до основания, это побеги возобновления парциальных кустов.

#### Б. Полурозеточные

Представитель – *Oxyria digyna*.

Имеется гипогегеогенное корневище, достигающее в длину нескольких десятков сантиметров; развившись из спящих почек под землей, корневище довольно быстро выходит на поверхность и в дальнейшем нарастает симподиально за счет базальных отрезков ди-, трициклических монокарпических побегов, ветвится как в надземной, так и в подземной части. Моноподиальные побеги *Oxyria digyna* принадлежат к длиннокорневишно-полурозеточному и полурозеточному типу и являются ди-, полициклическими.

### 4. Д л и н н о к о р н е в и ш н ы е

Многолетнее побеговое тело растений представлено специализированными гипогегеогенными корневищами, состоящими из удлинённых метамероз, несущих чешуевидные листья, почки возобновления и придаточные корни.

#### А. Безрозеточные

Все побеги как подземные, так и надземные состоят из удлинённых междоузлий.

А'. С прямыми надземными побегами. Представители: *Equisetum arvense*, *E. variegatum*, *E. scirpoides*, *Cerastium maximum*, *Rubus chamaemorus*,<sup>3</sup> *Astragalus umbellatus*, *Artemisia tilesii*, *Hierochloë pauciflora*, *Bromus pumpeilianus*, *Galium verum*.

Ветвление корневища чаще всего происходит в месте перехода горизонтальной подземной части в вертикальную надземную, реже корневище ветвится по всей своей длине (*Equisetum*). Интенсивное локальное ветвление корневищ приводит к образованию парциальных кустов, побеги которых имеют укороченную корневищную часть и менее продолжительный цикл развития по сравнению с осевыми побегами парциальных кустов. Самая короткая корневищная часть у моноподиальных побегов парциальных кустов *Cerastium maximum* и *Astragalus umbellatus*. У *Artemisia tilesii* парциальных кустов не образуется, наблюдается последовательная смена морфологически сходных, большей частью двухлетних корневишно-безрозеточных моноподиальных побегов (все побеги имеют более или менее длинную горизонтальную корневищную часть и заканчиваются одиночными надземными вертикальными побегами, генеративными или вегетативными).

Особняком стоят в этой группе два вида зимнезеленых хвощей (*Equisetum variegatum* и *E. scirpoides*) с многолетними надземными побегами. Они легко выносят зиму и ветвятся у поверхности вновь образованного налпа. На этом основании их можно было бы перенести в следующую группу, однако у них полегание побегов все же менее выражено, чем у представителей нижеописанной группы.

А". С полегающими надземными побегами (корневишно-полуползучие). Представители: *Carex chordorrhiza*, *C. rariflora*, *Hippuris vulgaris*, *Stellaria peduncularis*, *S. ciliatosepala*, *S. crassipes*, *S. crassifolia*, *S. edwardsii*, *Arctophila fulva*, *Astragalus subpolaris*, *Carex melanocarpa*.

Надземные побеги легают в основании или в редких случаях растут горизонтально (*Carex chordorrhiza*) и укореняются; таким образом, корневище образовано подземной и отчасти надземной укореняющейся частью побегов, у которых ежегодно отмирает только верхняя вертикальная часть. У этих растений наблюдается рассеянное ветвление корневищ и не образуется парциальных кустов.

---

<sup>3</sup> Ввиду заметной лигнификации и суберинизации подземной части побегов, *Rubus chamaemorus* иногда относят к полутравам (Соколова, 1973).

Моноподиальные осевые побеги в развитии проходят фазу специализированного чешуеносного горизонтального корневища, состоящего из удлиненных междоузлий, затем фазу укороченного вертикального розеточного побега, переходящего в олиственный цветонос.

**Б'**. Не образующие парциальных кустов. Представители: *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *P. sublanata*, *Juncus castaneus*, *Dupontia fischeri*; *Eriophorum angustifolium*, *Carex stans*, *C. maritima*, *C. rotundata*, *Thalictrum alpinum*, *Pollemonium boreale*, *P. acutiflorum*, *Valeriana capitata*, *Pedicularis capitata*, *P. sudetica*, *P. lapponica*, *Tanacetum bipinnatum*, *Arnica iljinii*, *Dendranthema mongolicum*, *Nardosmia gmelini*, *N. frigida*, *Saussurea tilesii*, *Lagotis minor*. Все побеги в системе ветвления более или менее однотипны. Для многих из них характерно многолетнее моноподиальное нарастание подземных корневищ и рассеянное их ветвление еще до выхода верхушки корневища на поверхность.

**Б''**. Образующие парциальные кусты. Представители: *Eriophorum medium*, *Poa alpigena*, *Alopecurus alpinus*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Carex vaginata*, *C. amblyorhyncha*, *Festuca cryophila*, *Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis holmii*, *Calamagrostis neglecta*, *E. scheuchzeri*, *Carex rupestris*.

Сюда входят однодольные растения, у которых наблюдается более интенсивное ветвление, чем в группе **Б'**, и которые характеризуются значительной неоднородностью побегов по длине их корневишной части. Имеются моноподиальные побеги с очень длинной корневишной частью (в несколько десятков сантиметров), ветвление их ограничено определенным локальным участком корневища вблизи выхода побега на поверхность, в зоне переходных и нижних розеточных листьев. Нижние дочерние побеги сходны по структуре с материнским осевым побегом. Побеги, отходящие выше, имеют укороченную корневишную часть длиной в несколько сантиметров. В зоне кушения может образоваться несколько генераций побегов с короткой корневишной частью. Таким образом, во взрослом состоянии данные растения представляют систему парциальных кустов, соединенных между собой удлиненными корневищами. Кушение происходит под землей или на уровне поверхности.

У ряда видов, главным образом у злаков, фаза розеточного роста не четко выражена. По выходе на поверхность корневище нередко развивает более или менее удлиненные, ползучие во мху побеги. Благодаря лабильности роста эти растения хорошо выносят затенение, засыпание песком и зарастание мхами.

## В. Розеточные

Представитель - *Saxifraga punctata*.

Растения по жизненной форме сходны с вышеописанной группой, но цветоносные побеги не несут стеблевых листьев.

## Б. Ползучие

Представители: *Chrysosplenium alternifolium*, *Ranunculus pallasii*, *R.gmelinii*, *R.lapponicus*, *R.hyperboreus*, *Caltha arctica*,<sup>4</sup> *C.caespitosa*.

Сильно вегетативноподвижные растения с огромной способностью к вегетативному размножению, интенсивно разрастающиеся в горизонтальном направлении посредством ползучих побегов, растущих в живой части моховой дернины или на поверхности незадернованного субстрата (иногда под слоем воды). Побеги несут ассимилирующие листья и укореняются в узлах. Верхние 1-2 междоузлия под цветком или соцветием принимают вертикальное направление.

Моноподиальные побеги олигоциклические у *Caltha arctica*, *C.caespitosa*, *Ranunculus pallasii*, *R.gmelinii*, *R.lapponicus*, *R.hyperboreus*, в типе они двухлетние, изредка - трехлетние; у *Chrysosplenium alternifolium* - трех-, четырехлетние.

Зимующими органами являются горизонтальные удлиненные или розеточные побеги, причем перезимовавшие на побегах листья продолжают рост и в следующий вегетационный сезон. В пазухе каждого листа закладываются дочерние побеги, которые без периода покоя после короткой розеточной фазы (2-3 сближенных листа) начинают интенсивно расти. Они зимуют в этом состоянии и продолжают рост на следующий год, когда побег обычно переходит к цветению. В фазе розеточного побега перезимовывают особи *Caltha arctica* и *C.caespitosa*. Сразу после цветения или через год-два родительский побег отмирает и дочерние побеги превращаются в самостоятельные особи. Таким образом, вегетативное размножение осуществляется весьма интенсивно.

---

<sup>4</sup> К этой группе на основании сходства в структуре побегов примыкают прикрепленные гидрофиты: *Potamogeton subretusus*, *Batrachium trichophyllum* ssp. *trichophyllum*.

## 6. Столонообразующие

Это вегетативноподвижные растения, разрастающиеся посредством специализированных надземных и подземных побегов, живущих обычно в течение одного вегетационного сезона.

### 6'. Надземно-столонные

Представитель - *Saxifraga platysepala*.

Разрастание растений происходит при помощи надземных столонов (усиков); стolon представляет собой нижнее крайне удлиненное междоузлие побега возобновления. На конце стolона образуется розетка листьев, быстро укореняющаяся; после перезимовки стolоны засыхают и укоренившиеся розетки становятся самостоятельными особями. Розеточная фаза продолжается несколько лет, после чего растение переходит к цветению. Стolоны развиваются в пазухах листьев розетки в год цветения, но иногда (у сильных экземпляров) также и в годы, предшествующие цветению.

### 6". Подземно-столонные

Разрастание растений происходит при помощи подземных стolонов.

**А. Безрозеточные.** Представитель - *Epilobium palustre*.

Все побеги более или менее удлиненные, олигоциклические (цикл 2-3 года). В год цветения в нижней части побега развиваются боковые дочерние побеги двух типов: стolоновидные горизонтальные и вертикальные с более или менее расставленными парами листьев, которые зимуют в вегетативном состоянии. Образуется некое подобие небольшой дерновинки. Большинство побегов на следующий год зацветает.

**Б. Полурозеточные.** Представитель - *Saxifraga cernua*.

Сходен с предыдущими, но образует розетку листьев в основании цветоноса.

У этого вида имеется один верхушечный цветок; в пазухах листьев цветоноса сидят розеточные с утолщенными листьями побеги, сильно ветвящиеся, опадающие осенью и служащие органами вегетативного возобновления. Розетки сходного строения образуются и на концах подземных стolонов.

## 7. Короткокорневишные

Базальная корневишная часть моноподиальных побегов короткая (от нескольких мм до 2–3 см) и несет обычно сближенные чешуевидные (у первично-корневишных растений) или настоящие розеточные листья (у вторично-корневишных). В связи с этим растения, относящиеся к этой группе жизненных форм, обладают слабой вегетативной подвижностью.

### 7'. Гипогегенно-корневишные (рыхлодерновинные)

Однодольные растения, принадлежащие к этой жизненной форме, образуют неплотные дерновины, что объясняется характером побегообразования. Подавляющее большинство побегов – экстравагинальные, имеют заметную горизонтальную или дугообразно изогнутую подземную корневишную часть длиной от 0,2 до 3 см. Корневище несет некоторое количество чешуевидных и переходных листьев (3–10) и отходит от материнского побега под достаточно большим углом. Ветвление (кушение) происходит либо в почве, либо у самой ее поверхности.

**А. Безрозеточные или слабозероточные.** Представители: *Trisetum sibiricum*, *Poa glauca*.

Образуют более или менее компактные дерновины диаметром до 10–15 см, состоящие из довольно однотипных безрозеточных или слабо выраженных розеточных олигоциклических (1–2-летних) побегов. Кушение постгенеративное, побеги большей частью экстравагинальные, имеется ясно выраженное дугообразно-изогнутое основание. Большинство побегов в конце цикла вступает в генеративную фазу.

**Б. Полурозеточные.** Представители: *Hierochloë alpina*, *Koeleria asiatica*, *Trisetum spicatum*, *Carex saxatilis* ssp. *laxa*, *C. atrofusca*, *C. tripartita*, *Luzula confusa*, *L. tundricola*, *L. nivalis*, *Juncus biglumis*, *Carex redowskiana*, *C. macrogyna*, *Eriophorum brachyantherum*.

Образуют крупные и мелкие неплотные дерновинки, а в ряде случаев создают и более или менее сплошное задернение поверхности. Побеги в большинстве своем экстравагинальные, но имеются растения и со смешанным побегообразованием (например, *Koeleria asiatica*). Корневишная часть моноподиальных побегов имеет длину от нескольких миллиметров до 3 см и несет 3–6 низовых чешуевидных листьев. Все побеги проходят розеточную фазу, ежегодная развивая по 2–5 листьев. Цикл развития побега занимает 3–4 года. Значительная часть побегов отмирает в вегетативном состо-

янии, не достигнув генеративной фазы. В пределах дерновины побеги различаются по длине корневишного основания и по направлению роста. Таким образом, дерновинки представляют собой совокупность тесно сближенных парциальных кустов.

## 7." Эпигеогенно-корневищные (кистекорневые)

Корневище вторичноподземное, симподиальное, образовано базальными розеточными отрезками моноподиальных побегов, обычно расположено в почве вертикально или косовертикально. Живая часть корневища обычно не превышает нескольких (1-6) сантиметров длины. Корневище непрерывно отмирает с нижнего конца с большей или меньшей скоростью.

А. П о л у р о з е т о ч н ы е . Представители: *Rumex acetosa*, *R. arcticum*, *Ranunculus pygmaeus*, *R. nivalis*, *R. sulphureus*, *R. affinis*, *R. monophyllus*, *R. borealis*, *Saxifraga hyperborea*, *S. hirculus*, *Myosotis asiatica*, *Epilobium davuricum*, *Antennaria villifera*, *Erigeron eriophthalmus*, *Senecio atripurpureus*, *S. tundricola*, *S. resedifolius*, *S. congestus*, *S. campester*, *Cardamine pratensis*, *Tripleurospermum phaeocephalum* .

Розеткообразующие растения с двух-, четырехлетними монокарпическими побегами, оканчивающимися облиственным цветоносом. Это довольно сборная группа. Габитуально она разделяется на виды с многочисленными стеблями, образующими рыхлую дернинку (*Antennaria villifera*, *Epilobium davuricum*, *Saxifraga hirculus*, *Myosotis asiatica*), и виды с немногочисленными или одиночными стеблями (все остальные). Эти различия связаны с интенсивностью и временем ветвления. Растения с одиночными стеблями ветвятся обычно в конце цикла монокарпического побега и их ветвление ограничивается образованием 1-2 дочерних побегов, которые замещают отмирающий материнский побег. Дернистые же растения образуют до 5 побегов на 1 материнский, ветвление не урочено строго к генеративной фазе побега, происходит практически непрерывно.

Иногда ветвление происходит за счет спящих почек, расположенных на корневище; при этом образуются вытянутые этиолированные побеги. Поэтому погруженная в субстрат стеблевая часть этих растений состоит не только из укороченных розеточных метамеров, но и из удлиненных элементов, что помогает короткокорневишным растениям расти в местообитаниях со сплошным моховым покровом.



Особую группу представляют кистекорневые в узком смысле растения (Серебряков, 1962),<sup>5</sup>, к которым относятся *Ranunculus pygmaeus*, *R. nivalis*, *R. sulphureus*, *R. affinis*, *R. monophyllus*, *R. borealis*, а из розеточных – *Pinguicula villosa*. Живая часть корневища составляет у этих растений всего несколько миллиметров и обычно состоит из двух (реже нескольких) симподиев, причем отмершая часть корневища очень быстро разлагается. Придаточные корни живут также всего 2–3 года, цикл развития моноподиальных побегов продолжается 2 года.

**Б. Розеточные.** Представители: *Saxifraga nivalis*, *S. tenuis*, *S. hieracifolia*, *S. foliolosa*, *Pinguicula villosa*.

Сходны по структуре с растениями предыдущей группы, но цветонос у них необлиственный.

Для перечисленных видов характерно слабое ветвление, ограничивающееся обычно замещением отмерших моноподиальных побегов, отсутствие или небольшое количество спящих почек на ризоме (исключением в этом отношении является *Saxifraga hieracifolia*), небольшое количество листьев в розетке, короткий цикл развития монокарпических побегов (обычно 2 года, у *Saxifraga nivalis* – иногда более длительный).

### 7. Корневишно-клубневые

Представители: *Polygonum bistorta* ssp. *bistorta*, *Polygonum viviparum*.

Растения с подземным корневищем, представляющим собой моноподиально нарастающий специализированный утолщенный розеточный подземный побег, являющийся запасающим органом. Точка роста корневища постоянно углубляется в субстрат. Цветоносы пазушные. Центральный моноподиальный побег ежегодно развивает розетку из 1–3 настоящих длинночерешковых листьев.

### 8. Плотнoderновинные

Вегетативнонеподвижные однодольные травянистые растения, образуют плотные дерновины обычно небольшого размера. Кушение происходит у поверхности почвы, причем почти все побеги интравагинальные, имеют 1 чешуевидный предлист и растут внутри листовых влагалищ материнских побегов, почти не отклоняясь по направлению роста от материнских побегов. Иногда дерновина „разрыхляется“ за счет образования вытянутых междоузлий в основа-

---

<sup>5</sup> И. Г. Серебряков к кистекорневым относит растения с очень недолговечным и коротким корневищем, годичные приросты которого живут не более 2–3 (4) лет.

нии побега (*Phippsia algida*, *Ph.concinna*); эти виды хорошо выносят заиление.

### 8'. Собственно плотнодерновинные

Представители: *Deschampsia glauca*, *D.borealis*, *Poa alpina*, *P.abbreviata*, *Phippsia algida*, *Ph.concinna*, *Puccinellia byrrangensis*, *P.sibirica*, *Festuca brachyphylla*, *F.vivipara*, *Kobresia sibirica*, *K.bellardii*, *Carex misandra*, *C.fuscidula*, *Tofieldia coccinea*.

Дерновина разрастается в основном по периферии, за счет увеличения диаметра; кушение происходит у самой поверхности почвы. Высота дерновин обычно не превышает 3 см.

### 8". Кочкообразующие

Представители: *Deschampsia sukatschevii* и *Eriophorum vaginatum*.

Дерновина разрастается как в горизонтальном направлении, так и в высоту. Кушение происходит над поверхностью почвы, причем уровень кушения постоянно перемещается вверх. Так образуются кочки высотой до 15–20 см.

По способу побегообразования эти виды сильно отличаются друг от друга. У щучки возобновление побегов внутривлагалищное, но в основании побегов имеется обычно одно или несколько удлиненных междоузлий (длиной до 1.5–2 см), а выше развивается розетка листьев; в пазухах листьев розетки образуются новая генерация побегов. У пушицы имеются вневлагалищные корневишно-розеточные побеги. Корневище длиной 1.5–3 см, несет 3–5 чешуевидных и 1–2 переходных листа и заканчивается розеткой листьев у поверхности кочки, здесь же, у поверхности, наблюдается кушение побегов.

### 9. Луковичные

Геофиты со специализированными подземными укороченными побегами-луковицами, сближенные утолщенные чешуевидные листья или листовые влагалища которых являются запасными органами. Эта группа включает всего 2 вида: *Allium schoenoprasum* и *Lloydia serotina*. Луковицы их расположены на глубине 2.5–5 см, довольно мелкие (0.3–0.5 см у *Lloydia serotina* и 0.7–1.2 см у *Allium schoenoprasum*). Между этими двумя видами имеются очень существенные морфологические отличия. Луковицы взрослых растений *Allium schoenoprasum* ежегодно развивают 2 чешуевидных листа (верхний – с зачатком листовой пластин-

ки) и 2 ассимилирующих листа с утолщенными основаниями. Вегетативное состояние побега продолжается несколько лет, после чего побег вступает в фазу цветения; в год цветения на нем развивается 2 низовых пленчатых и 1 ассимилирующий лист. Замещающий побег закладывается в пазухе самого верхнего ассимилирующего листа; ниже луковицы можно видеть небольшой отрезок симподиального корневища.

У *Lloydia serotina* в основании луковиц периодически образуются недлинные (1,5–2 см) столоны заглубления, идущие ко-со вниз от материнской луковицы. Взрослая луковица этого вида одета высохшими основаниями прошлогодних листьев материнского побега; первый собственный лист – пленчатый, не утолщенный (в пазухе его закладываются столоны), выше развиваются 2 ассимилирующих листа, из которых нижний имеет наиболее утолщенное основание и составляет основную массу луковицы (в пазухе его закладывается почка дочернего зимующего побега). На второй год развитие побега завершается образованием цветоноса, несущего 2–3 стеблевых листа и 1–2 цветка. Таким образом, цикл развития побега в типе двулетних.

#### IV. ТРАВЯНИСТЫЕ МОНОКАРПИКИ

Растения со стержневым корнем, проходящие весь жизненный цикл в течение короткого периода времени (от 2 месяцев до 3–5 лет). После цветения, завершающего цикл развития, растения целиком отмирают.

##### 1. Многолетние

Представители: *Erysimum pallasii*, *Descurainia sophioides*, *Cochlearia arctica*, *C.groenlandica*, *Androsace septentrionalis*.

Жизненный цикл растений занимает более одного года, обычно несколько лет. Цветению предшествует вегетативная фаза многолистной розетки, при этом укороченный розеточный побег не ветвится.

Представители этой группы растут обычно в местах с несомкнутым растительным покровом, на эродированных склонах, на песчано-галечном аллювии, в местообитаниях с поздно стаивающим снегом. В вегетативном состоянии наиболее продолжительное время (до 5 лет) пребывают *Erysimum pallasii* и *Androsace septentrionalis*. У *Androsace septentrionalis* в условиях Зап. Таймыра сильно удлиняется цикл развития; в более южных районах это растение является озимым однолетником.

После цветения растения обычно сразу отмирают, но у видов *Cochlearia*, а также у *Erysimum pallasii* цветение боковых побегов может задерживаться до следующего года.

Представители: *Koenigia islandica* и *Gentiana tenella*.

Это растения, полный жизненный цикл которых укладывается в 2-2.5 месяца; относятся к самым миниатюрным растениям Зап. Таймыра. *Koenigia islandica* имеет разветвленный, прилегающий к субстрату стебель длиной 1.5-2.5 см. У *Gentiana tenella* стебель прямостоячий, до 5-8 см высотой; встречается этот вид в луговых группировках на конусах выноса оврагов.

Каковы общие качественные отличия в составе жизненных форм подзоны типичных тундр данного сектора Арктики от других в пределах той же подзоны? Во-первых, обедненность древесными растениями — кустарниками и кустарничками. Хотя в районе стационара почти все они занимают активные позиции в растительном покрове, многие являются эвритопными или гемиевритопными видами. Это объясняется главным образом сплошным залеганием снежного покрова, незначительным перераспределением его в течение зимы, в результате чего почти не остается оголенных от снега участков. В отличие от более восточных секторов равнинной и в особенности горной Арктики здесь полудревесные формы отсутствуют совершенно. Крайне обеднен и состав подушковидных растений. По существу только 3 вида образуют настоящие подушки: *Saxifraga caespitosa*, *Eritrichium aretioides*, который встречается на кар-ар-бонатном делювии сопочной гряды, и местами *Saxifraga oppositifolia*. Это представляет разительный контраст с тундрами Восточной Чукотки. Причиной такой бедности подушкообразными формами, на наш взгляд, является относительная выровненность условий, хорошее увлажнение и почти сплошное развитие мохового покрова.

Перейдем к рассмотрению количественных показателей, характеризующих участие различных жизненных форм во флоре в целом, в некоторых ее подразделениях и в главнейших растительных сообществах. За эталон для сравнения берутся показатели соотношения жизненных форм в конкретной флоре Таймырского стационара (табл.1). Древесные виды занимают в ней весьма скромное место (около 7% видового состава), преобладают травянистые поликарпики (89.4%); монокарпические растения, включая однолетники, составляют 3%, однолетних растений всего 2 вида (менее 1%). Среди многолетников преобладают 3 большие группы жизненных форм: стержнекорневые — 31.7%, длиннокорневишные — 26% и короткокорневишные, включая кистекорневые, — 18% всей совокупности видов. Среди стержнекорневых более половины составляют собственно стержнекорневые, остальные виды поровну распределяются между подушковидными и стелющимися. В группе короткокорневишных заметна доля рыхлодерновинных, которые вместе с плотнодерновинными составляют 13%.

Т а б л и ц а 1

Соотношение жизненных форм во флоре Тарейского стационара в целом и в группах видов с различной шириной экологической амплитуды, %

Жизненная форма	Вся флора	Стенотол-ные виды	Эвритоп-ные виды
Кустарники . . . . .	1.7 (4)	-	4.8 (1)
Кустарнички			
Простратные стержнекорневые . .	2.6 (6)	2.4 (2)	9.5 (2)
Гемипростратные аэроксильные . .	1.3 (3)	-	4.8 (1)
Прямостоячие геоксильные . . . .	1.7 (4)	-	-
Всего . . . . .	5.6 (13)	2.4 (2)	14.3 (3)
Травянистые поликарпики			
Стержнекорневые:			
собственно стержнекорневые	16.3 (38)	22.4 (19)	4.8 (1)
подушковидные . . . . .	6.0 (14)	5.9 (5)	-
стелющиеся . . . . .	6.0 (14)	3.5 (3)	-
корнеотпрысковые . . . . .	1.7 (4)	2.4 (2)	4.8 (1)
длиннокорневишно-стержнекорневые . . . . .	1.7 (4)	1.2 (1)	-
Всего стержнекорневых . . . . .	31.7 (74)	35.4 (30)	9.6 (2)
Длиннокорневишные . . . . .	25.8 (60)	27.1 (23)	28.6 (6)
Ползучие . . . . .	3.9 (9)	4.7 (4)	-
Столонообразующие . . . . .	1.3 (3)	1.2 (1)	4.8 (1)
Короткокорневишные:			
рыхлодерновинные . . . . .	6.4 (15)	5.9 (5)	9.5 (2)
кистекарневые . . . . .	11.2 (26)	9.4 (8)	14.3 (3)
корневишно-клубневые . . . . .	0.9 (2)	-	9.5 (2)
Всего короткокорневишных . . . . .	18.5 (43)	15.3 (13)	33.3 (7)
Плотнодерновинные . . . . .	7.3 (17)	9.4 (8)	4.8 (1)
Луковичные . . . . .	0.9 (2)	-	-
Всего . . . . .	89.4 (208)	93.1 (79)	81.1 (17)
Травянистые монокарпики			
Многолетние . . . . .	2.1 (5)	4.7 (4)	-
Однолетние . . . . .	0.9 (2)	-	-
Всего . . . . .	3.0 (7)	4.7 (4)	-

П р и м е ч а н и е. Цифры в скобках в этой и других таблицах обозначают число видов. Корнеотпрысковые и длиннокорневишно-стержнекорневые включены в группу стержнекорневых.

Рассмотрим соотношения между основными жизненными формами в группах видов с различной экологической амплитудой (табл.1). Для сравнения выбраны две крайние группы: стенотопные (виды, регулярно встречающиеся в одном или двух близких типах экотопов) и эвритопные (виды, встречающиеся в большинстве типов экотопов); промежуточные группы не анализируются. Среди стенотопных видов очень незначительна доля кустарничков и совершенно отсутствуют кустарники, тогда как в группе эвритопных видов сектор древесных сильно расширяется по сравнению с долей участия их во всей флоре. Бросается в глаза большой удельный вес стержнекорневых трав в группе видов с узкой экологической амплитудой и, наоборот, более чем скромное участие их в группе эвритопных. Более или менее безразличными к широте экологической амплитуды оказываются длиннокорневишные виды растений: доля их в обеих группах одинакова и процент участия тот же, что и во всей флоре. В группе эвритопных совершенно отсутствуют монокарпические растения.

Табл.2 отражает соотношение жизненных форм в основных растительных сообществах; в 5 из них (пятнистая дриадово-осоково-моховая тундра, бугорковая дриадово-осоково-моховая тундра, тундрово-болотный полигональный комплекс, полигональное болото, разнотравно-дриадовая тундра; описание см.: Матвеева и др., 1973) проводились различные стационарные исследования. Дриадово-осоково-моховая бугорковая и пятнистая тундры являются зональными сообществами. Они широко распространены на покровных суглинках выровненных поверхностей на высоте от 25 до 40 м. Это — экотопы средние и по увлажнению, и по глубине залегания снегового покрова, и по мощности активной сезонно-оттаивающей почвенной толщи. Здесь представлен ряд сообществ по степени изменения этих факторов: дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, разнотравно-дриадовая тундра, редкотравная кальцефитная тундра. В этом ряду возрастает дренированность субстрата, уменьшается мощность снегового покрова и увеличивается глубина сезонного протаивания грунта.

Наибольшее сходство с эталонным спектром всей флоры обнаруживают данные, относящиеся к трем первым членам этого ряда. Однако в двух первых набор жизненных форм все же обеднен: нет длиннокорневишно-стержнекорневых, ползучих и луковичных; в спектре дриадово-разнотравной тундры отсутствуют только ползучие травы. Сохраняется тут и свойственные флоре в целом соотношения между жизненными формами. Правда, есть существенное отличие от спектра всей флоры: усиливается роль кустарников и кустарничков, причем к ним относятся основные доминанты растительного покрова: *Salix arctica*, *Salix polaris* и *Dryas punctata* — в пятнистой тундре и *Dryas punctata* и *Cassiope tetragona* — в бугорковой.

В следующих членах этого ряда роль древесных растений прогрессивно уменьшается. На сухих обдуваемых вершинах сопок

Т а б л и ц а 2

Соотношение жизненных форм в главнейших сообществах

Жизненная форма	Пятнистая дриадово-осо- ково-моховая тундра	Бугорковая дриадово-осо- ково-моховая тундра
Кустарники . . . . .	5.4 (3)	5.3 (2)
Кустарнички		
Пространные стержнекорневые	5.4 (3)	7.9 (3)
Гемипространные аэроксильные	1.8 (1)	2.6 (1)
Прямостоячие геоксильные . . .	3.6 (2)	7.9 (3)
Всего . . .	10.8 (6)	18.4 (7)
Травянистые поли- карпники		
Стержнекорневые:		
собственно стержнекор- невые . . . . .	8.9 (5)	10.5 (4)
подушковидные . . . . .	7.1 (4)	5.3 (2)
стелющиеся . . . . .	8.9 (5)	7.9 (3)
корнеотпрысковые . . . . .	1.8 (1)	2.6 (1)
длиннокорневищно-стержне- корневые . . . . .	-	-
Всего стержнекорневых . . . . .	26.7 (15)	26.3 (10)
Длиннокорневищные . . . . .	26.8 (15)	26.3 (10)
Ползучие . . . . .	-	-
Столонообразующие . . . . .	1.8 (1)	2.6 (1)
Короткорневищные:		
рыхлодерновинные . . . . .	10.7 (6)	2.6 (1)
кистеконовые . . . . .	14.3 (8)	13.2 (5)
корневищно-клубневые . . . . .	1.8 (1)	2.6 (1)
Всего короткорневищных . . .	26.8 (15)	18.4 (7)
Плотнoderновинные . . . . .	1.8 (1)	2.6 (1)
Луковичные . . . . .	-	-
Всего . .	83.9 (47)	76.2 (29)
Травянистые моно- карпники	-	-

## Тарейского стационара, %

Тундрово-болотный полигональный комплекс	Полигональное болото	Разнотравно-дриадовая тундра	Сухая обдуваемая редкотравная и куртинная тундра	Нивальная разнотравно-моховая тундра
8.6 (3)	12.5 (3)	2.1 (1)	-	-
2.8 (1)	4.2 (1)	6.3 (3)	8.7 (2)	2.3 (1)
2.8 (1)	-	2.1 (1)	-	2.3 (1)
5.7 (2)	-	-	-	-
11.3 (4)	4.2 (1)	8.4 (4)	8.7 (2)	4.6 (2)
2.8 (1)	8.3 (2)	27.1 (13)	34.7 (8)	11.6 (5)
-	4.2 (1)	4.2 (2)	13.0 (3)	2.3 (1)
-	-	4.2 (2)	4.3 (1)	4.6 (2)
2.8 (1)	-	4.2 (2)	4.3 (1)	2.3 (1)
-	-	2.1 (1)	-	2.3 (1)
5.6 (2)	12.5 (3)	41.8 (17)	56.3 (13)	23.1 (9)
37.1 (13)	41.7 (10)	20.8 (10)	17.4 (4)	27.9 (12)
8.6 (3)	12.5 (3)	-	-	-
2.8 (1)	-	2.1 (1)	-	2.3 (1)
5.7 (2)	-	6.8 (3)	-	9.3 (4)
14.3 (5)	12.5 (3)	10.4 (5)	4.3 (1)	23.5 (10)
2.8 (1)	4.2 (1)	2.1 (1)	4.3 (1)	2.3 (1)
22.8 (8)	16.7 (4)	18.8 (9)	8.6 (2)	35.1 (15)
2.8 (1)	-	4.2 (2)	4.3 (1)	4.6 (2)
-	-	2.1 (1)	4.3 (1)	2.3 (1)
79.7 (28)	83.4 (19)	89.4 (40)	90.9 (21)	95.3 (40)
-	-	-	-	-



кустарников нет совершенно. Состав кустарничков обедняется: в разнотравно-дриадовой тундре выпадают прямостоячие и гемипростратные формы; к тому же кустарнички перестают доминировать в растительном покрове. Показательно изменение роли стержнекорневых форм в этом ряду сообществ: она меньше (по сравнению со спектром всей флоры) в бугорковой тундре, но возрастает в пятнистой, еще более усиливается в дриадово-разнотравной тундре и, наконец, в сухой кальцефитной тундре достигает максимума (56% от всего состава).

Доля длиннокорневишных форм в зональных сообществах остается такой же, как во всей флоре. К этой группе принадлежит второй важнейший доминант плакорных сообществ — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*.

Длиннокорневишных форм меньше в дриадово-разнотравной тундре и еще более сокращается в редкотравной кальцефитной тундре. Роль короткокорневишных остается довольно стабильной и сходной с таковой во всей флоре в целом. Заметно возрастание доли короткокорневишных в пятнистой тундре, но оно происходит за счет увеличения пропорции не кистекокорневых, а рыхлодерновинных злаков. Заметное изменение роли короткокорневишных наблюдается лишь в крайнем члене ряда, что можно объяснить сухостью субстрата.

Рассмотрим теперь короткий ряд сообществ в направлении увеличения влажности, от дриадово-осоково-моховой бугорковой тундры через тундрово-болотный комплекс к полигональному болоту. Мы наблюдаем здесь возрастание доли кустарников в видовом составе, причем их роль усиливается еще и тем, что к кустарникам принадлежат основные доминанты верхнего яруса: *Salix reptans*, *Salix pulchra*, *Betula nana*. Процентное участие кустарничков прогрессивно уменьшается. Если в тундрово-болотном комплексе кустарнички дают 3 доминирующих вида — *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea*, то на полигональном болоте только 1 доминирующий кустарничек (на валиках) — *Dryas punctata*. Предельно сокращается доля стержнекорневых форм в обоих сообществах. Высокий уровень вечной мерзлоты и переувлажнение грунта препятствуют их распространению в данных условиях; кроме того, их каудекс нарастает слишком медленно, чтобы соперничать в росте со мхами. Очень сильно возрастает доля длиннокорневишных растений, к которым относится ряд доминантов — *Hierochloë pauciflora*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex stans*, *Eriophorum medium*. Появляется довольно значительная группа ползучих трав, к которым принадлежит один из доминантов — *Carex chordorrhiza*. На полигональном болоте исчезают полностью как рыхлодерновинные так и плотнодерновинные формы злаков. Характерной особенностью спектров жизненных форм болот и заболоченных тундр является также резкое сокращение разнообразия этих форм.

Своеобразен спектр нивальной ивово-разнотравной тундры (нами рассматривается не самый крайний вариант нивальности,

поскольку в крайних условиях слишком мал набор видов). Здесь, так же как и в спектре, выражающем противоположную тенденцию в изменении условий (предельное сокращение снежного покрова), выпадают кустарники, кустарничкам же отведена незначительная роль. Также сильно уменьшается по сравнению со всей флорой участие стержнекорневых видов; они представлены в основном короткостержнекорневыми видами, такими как *Taraxacum arcticum*, *Cardamine bellidifolia*, *Eutrema edwardsii*. Только здесь мы наблюдаем увеличение удельного веса кистеко-корневых видов. Вообще же эта группа сравнительно равномерно представлена в остальных сообществах. Короткие корневища и относительно короткие и недолговечные корни представляют несомненное преимущество для растений, поселяющихся на подвижном течу-чем субстрате снежников.

Из общего видового списка нами были выделены доминанты растительного покрова, т.е. виды, покрытие которых 5% и выше. Таких видов 21. Среди них есть доминанты многих сообществ (*Dryas punctata*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Salix polaris*) и виды, доминирующие в узком круге сообществ, незначительных по площади (*Dupontia fisheri*, *Oxytropis nigrescens*, *As-tragalus subpolaris*). Распределив доминирующие виды по жизненным формам, мы получим следующую весьма выразительную картину:

К у с т а р н и к и . . . . .	16.7 (4)
К у с т а р н и ч к и	
Простратные стержнекорневые . . . . .	12.5 (3)
Гемипростратные аэроксильные . . . . .	4.2 (1)
Прямостоячие геоксильные . . . . .	8.3 (2)
Всего . . . . .	25.0 (6)
Т р а в я н и с т ы е   п о л и к а р п и к и	
Стержнекорневые:	
собственно стержнекорневые . . . . .	-
подушковидные . . . . .	-
стелющиеся . . . . .	4.2 (1)
корнеотпрысковые . . . . .	-
длиннокорневишно-стержнекорневые . . . . .	-
Всего стержнекорневых . . . . .	4.2 (1)
Длиннокорневишные . . . . .	50.0 (12)
Ползучие . . . . .	-
Столонообразующие . . . . .	-
Короткокорневишные:	
рыхлодерновинные . . . . .	-
кистекокорневые . . . . .	-

корневишно-клубневые . . . . .	-
Всего короткокорневишных . . . . .	-
Плотнoderновинные . . . . .	4.2 (1)
Луковичные . . . . .	-
Всего . . . . .	58.4 (14)

Травянистые монокарпик	
Многолетние . . . . .	-
Однолетние . . . . .	-
Всего . . . . .	-

Половина доминантов принадлежит к типу длиннокорневишных, вторая - к древесным растениям (кустарникам и кустарничкам). Плотнoderновинные и стержнекорневые представлены каждый одним видом.

### Л и т е р а т у р а

- Александрова В.Д. Принципы зонального деления растительности Арктики. - Бот. журн., 1971, т.56, № 1, с.3-21.
- Борисова И.В. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана. - Тр. БИН АН СССР. Сер.Ш. Геоботаника, 1961, вып.13, с.54-132.
- Высоцкий Г.М. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. - Тр. Бюро по прикл. бот., 1915, № 10-11, с.1113-1443.
- Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчинения единиц их побегового тела. - Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1974а, т.79, № 1, с.100-113.
- Гатцук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате. - Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1974б, т.79, № 3, с.84-100.
- Гатцук Л.Е. Содержание понятия „травы“ и проблема их эволюционного положения. - В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М., „Наука“, 1976, с.55-140.
- Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., „Наука“, 1965. 286 с.
- Дервиз-Сokolova Т.Г. Строение побегов ив разных жизненных форм (на примере ив Чукотки). - Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1974, т.79, № 2, с.71-81.
- Казакевич Л.И. Материалы к биологии растений юго-востока России. - Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытн. станции, 1922, т.3, вып.3-4, с.99-119.

- Матвеева Н.В., Полозова Т.Г., Благодарских Л.С., Дорогостайская Е.В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоэкологического стационара. - В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1973, вып.2, с.7-49.
- Полозова Т.Г., Тихомиров Б.А. Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тарей, Западный Таймыр). - В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1971, с.161-184.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., „Высшая школа“, 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г. К изучению жизненных форм растений пустынной и тундровой зон СССР. - В кн.: Проблемы современной ботаники, т.II. М.-Л., „Наука“, 1965, с.17-22.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., „Наука“, 1971. 358 с.
- Сokolova Н.П. Морфогенез вегетативных органов и жизненные формы в роде *Rubus* L. - Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1973, т.78, № 1, с.84-108.
- Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М.-Л., Изд. АН СССР, 1963. 153 с.
- Шалыт М.С. Система жизненных форм степных растений. - Учен. зап. Таджикск. унив., т.6. Тр. Фак. естеств. наук, 1955, вып.1, с.47-55.
- Bliss L.C. A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. - Ecol. Monogr., 1956, N 26, p.303-337.
- Rauh W. Beiträge zum Morphologie und Biologie der Holzgewächse, 1. Entwicklungsgeschichte und Verzweigungsverhältnisse arctisch-alpiner Spaliersträucher. - Nova Acta Leopoldina, 1938, B.5, N 30, S.290-347.
- Warming E. Structure and biology of arctic flowering plants, Saxifragaceae. - Meddelelser om Grönland, 1912, vol.36, p.169-236.

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ В ОСНОВНЫХ  
РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ТАЙМЫРСКОГО  
БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКОГО СТАЦИОНАРА

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

---

Фенологические наблюдения, проводившиеся на Таймырском биогеоценологическом стационаре в течение восьми лет, с 1967 по 1974 г., рассматриваются нами как необходимая составная часть стационарного изучения сезонной динамики растительных сообществ подзоны типичных тундр.

Среднегодовая температура в районе наблюдений —  $13.4^{\circ}$ . Средняя температура января  $-31.3^{\circ}$ , июля —  $10.5^{\circ}$ . Продолжительность безморозного периода 59 дней. Годовая сумма осадков около 300 мм. Среднегодовая скорость ветра 5.7 м/сек; наибольшие скорости ветра наблюдаются во второй половине зимы.

Несмотря на значительное ветровое перераспределение снега, в районе стационара из-за пологих форм равнинного рельефа практически нет участков, свободных от снега в зимнее время; исключение составляет лишь самая кромка 20–25-метровой надпойменной террасы Пясины, круто обрывающейся в сторону поймы. Снежный покров устанавливается в 3-й, иногда в конце 2-й декады сентября и сходит в конце 2-й или в течение 3-й декады июня.

Устойчивый переход среднесуточных температур через  $0^{\circ}$  осуществляется между 5–15 июня и между 10–20 сентября.

Вегетация обычно начинается через неделю–полторы после схода снега. Период активной вегетации (от установления зеленого аспекта до пожелтения и побурения растительности) продолжается 50–55 дней. Максимальные температуры наблюдаются в первую половину вегетационного периода (июль  $10.5^{\circ}$ ), август обычно несколько холоднее, средняя температура  $7.4^{\circ}$ . Заморозки и снегопады возможны на протяжении всего вегетационного периода, однако в июле абсолютный максимум температур может достигать  $29^{\circ}$ . В течение вегетационного периода выпадает примерно 1/3 годового количества осадков.

В течение года на территории Таймырского стационара сменяется 6 сезонных аспектов.

1. Зимний (снежный покров) со 2–3-й декады сентября по 2–3-ю декаду июня.

2. Весенний (буровато-желтый) с момента схода снега до начала массового разворачивания листьев, т.е. с середины 2-й декады июня до конца июня–начала 1-й декады июля. На фоне еще

не зазеленевшей тундры попадают первые редкие цветущие растения (*Eriophorum vaginatum*, *Thlapsi cochleariforme*, *Draba micropetala*, *Eritrichium villosum*).

3. Раннелетний короткий зеленый аспект с редкими цветущими растениями *Parrya nudicaulis*, *Ranunculus nivalis*, *Pedicularis oederi*, *Draba pilosa*, *D. oblongata*. Наблюдается массовое цветение ив. Этот аспект держится около недели (с самого начала июля), в холодные годы, например, в 1968 г., — до 3 недель.

4. Летний аспект цветущих *Dryas punctata* и *Cassiope tetragona*, совпадающий с максимумом цветения большинства видов. Начинается с 7–10 июля и продолжается до конца июля, в холодные сезоны захватывает, однако, и первую половину августа. На болотах и в заболоченных тундрах этому аспекту соответствует аспект плодоносящих пушиц.

5. Поздний летний аспект с конца июля до середины августа. Характеризуется в плакорных тундрах лишь редкими цветущими растениями: *Saxifraga hirculus*, *Stellaria ciliatosepala*, *Minuartia arctica*, *Polygonum viviparum*. В этот период цветет большинство злаков.

6. Осенний желто-бурый аспект. Побурение и засыхание листьев у большинства травянистых растений, листопад у кустарников и кустарничков происходят с 15–20 августа до 10–15 сентября.

Это чередование аспектов наблюдается в плакорных сообществах зонального тундрового типа.

Растительные сообщества эродированных склонов, аллювиальных пойменных участков, нивальных луговин имеют отличный от этого ход основных фенологических явлений.

Фенологические наблюдения параллельно с серией других наблюдений — микроклиматических, почвенных, зоологических и т.д. — проводились по программе стационара на 5 основных экспериментальных участках: дриадово-осоково-моховой пятнистой и дриадово-осоково-моховой бугорковой тундре, полигональном болоте, заболоченной полигональной тундре и дриадово-разнотравной тундре на южном склоне коренного берега Пясины.<sup>1</sup>

Ввиду краткости вегетационного периода большое значение в Арктике приобретает снеговой режим местообитаний. Сравним наши феноучастки в отношении их снегового режима (рис.1). Наибольшая мощность снежного покрова (до 60 см) наблюдается на полигональном болоте (по двум участкам измерения отсутствуют), наименьшая — на участке пятнистой тундры (около 20 см). Различия эти проявляются в основном во вторую половину зимы, когда начинается ветровое перераспределение снега в зависимости от форм мезорельефа. Раньше всего стаивает снег в пятнистой тундре и на юж-

<sup>1</sup> Подробное описание участков приведено в статье Матвеевой и др. (1973).

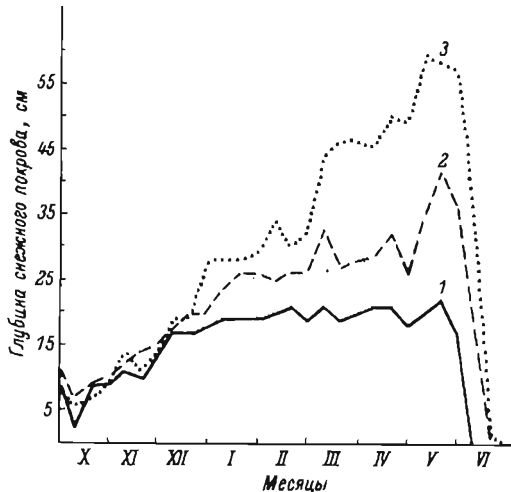


Рис. 1. Динамика снежного покрова в различных сообществах.

1 - дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра; 2 - дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра; 3 - полигональное болото.

ном склоне коренного берега (табл.1). На 10-15 дней позже примерно в одно и то же время сходит снег на полигональном болоте, в заболоченной тундре и в бугорковой тундре.

При сравнении микроклимата участков (Романова, 1971) эталоном был выбран участок пятнистой тундры. Температура поверхности почвы и приход радиации в дриадово-разнотравном сообществе на южном склоне, естественно, оказались выше. Следствием этого является то, что почти при всех типах погоды (за исключением холодной пасмурной при северном ветре) температура почвы на глубине 5 см на южном склоне выше, чем в пятнистой тундре, на 4-9° днем и на 2-5° ночью; на глубине 20 см - выше на 1.5-5° в течение суток. На полигональном болоте температура воздуха и почвы всегда немного ниже, чем в пятнистой тундре: в воздухе на высоте 150 см различия не превышают 1°, в почве на глубине 5 см - 1-2° и на глубине 20 см - 1.5-2°.

Важным показателем условий произрастания растений является разность между температурой воздуха на высоте 20 см и температурой почвы на разных глубинах. Сильнее всего почва прогревается в дриадово-разнотравной тундре, поэтому рассматриваемые разности здесь меньше. Самые большие разности на полигональном болоте, так как здесь почва почти всегда холоднее воздуха, и эти разности почти всегда положительные (Романова, 1971).

Сравним в связи с этим скорость и глубину протаивания мерзлоты на различных феноучастках. Н.Г.Москаленко (1966) была про-

Т а б л и ц а 1

Даты схода снега в разных сообществах в 1967 и 1968 гг.

Название сообщества	Дата схода снега	
	1967 г.	1968 г.
Дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра . . . . .	21 VI	28-30 VI
Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра . . . . .	11-12 VI	17-18 VI
Кустарниково-осоково-моховая заболоченная полигональная тундра	-	2 VII
Осоково-гипновое полигональное болото . . . . .	20 VI	2-3 VII
Дриадово-разнотравное сообщество на южном склоне . . . . .	10 VI	15 VI

демонстрирована положительная корреляция между темпом фенологического развития сообществ и скоростью протаивания почвы в окрестностях Норильска. Как видно из табл.2, наибольшая глубина протаивания наблюдается в дриадово-разнотравной и в пятнистой тундрах, наименьшая - в заболоченной тундре. В холодные годы глубина протаивания на тундровых участках меньше, на болотном - не меняется от условий года. Быстрее всего активный слой протаивает на тундровых участках и медленнее - на полигональном болоте и в заболоченной тундре. Скорость протаивания зависит от температурных условий сезона.<sup>2</sup>

Фенологические наблюдения проводились через 4 дня на 5-й на постоянных площадках над всей совокупностью особей доминирующих видов и над отдельными маркированными растениями менее обильных и редких видов. Наблюдениями были охвачены не все виды растений данного сообщества, а только те из них, которые присутствовали на фенологических площадках. Отмечались традиционные фенологические даты: начало и конец вегетации, бутонизация, цветение, плодоношение, диссеминация (когда это было возможно). Результаты наблюдений представлены в данной статье в форме фенологических спектров и кривых цветения (рис.2-15).

Располагая данными за 8 лет наблюдений, мы имели возможность проследить амплитуду погодичных изменений хода фенологических явлений в изученных сообществах. 1967 и 1968 годы представляют крайние отклонения по климатическим условиям вегетационного

<sup>2</sup> Более подробно о протаивании мерзлоты см.: Матвеева, 1971.



## Т а б л и ц а 2

Протаивание почвы в разных сообществах в 1967 и 1968 гг.

Название сообщества	Максимальная глубина протаивания, см		Дата начала протаивания	Дата наибольшего протаивания
	1967 г.	1968 г.		
Дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра . . . . .	40, 60, 65	34, 50, 54	11 У1	10 УII
Дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра . . . . .	50, 55	27, 42	21 У1	10 УII
Осоково-гилновое полигональное болото	40, 45	40, 43	20 У1	20 УII
Дриадово-разнотравное сообщество на южном склоне . . . . .	80	-	-	20 УII
Кустарниково-осоково-моховая заболоченная полигональная тундра . . . . .	-	20, 30, 45	-	-
				1967 г.
				1968 г.
				1968 г.
				1968 г.

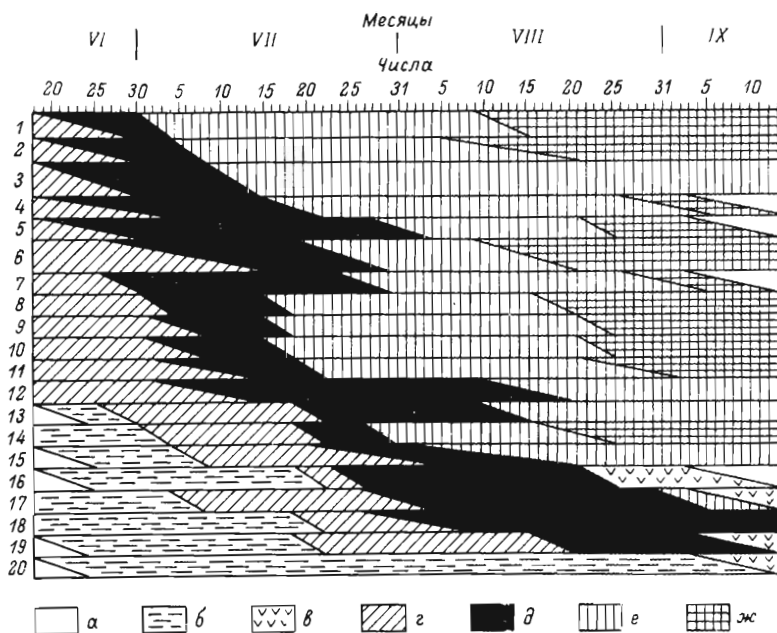


Рис.2. Фенологический спектр дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры (1972 г.).

1 - *Salix polaris*; 2 - *Salix arctica*; 3 - *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*; 4 - *Draba micropetala*; 5 - *Pedicularis oederi*; 6 - *Dryas punctata*; 7 - *Parrya nudicaulis*; 8 - *Juncus biglumis*; 9 - *Luzula nivalis*; 10 - *Luzula confusa*; 11 - *Cassiope tetragona*; 12 - *Minuartia arctica*; 13 - *Stellaria ciliatosepala*; 14 - *Sagina intermedia*; 15 - *Saxifraga hirculus*; 16 - *Polygonum viviparum*; 17 - *Arctagrostis latifolia*; 18 - *Poa arctica*; 19 - *Festuca brachyphylla*; 20 - *Saxifraga spinulosa*.  
Периоды развития: а - покой, б - вегетация, в - листопад, г - бутонизация, д - цветение, е - созревание плодов, ж - диссеминация.

сезона. Лето 1967 г. было исключительно теплым, а лето 1968 г. - исключительно холодным. Для характеристики среднего по климатическим условиям сезона мы воспользовались данными за 1972 г. К сожалению, эти данные не полностью сравнимы с нашими, так как наблюдения велись хотя и на тех же самых участках, но не на стационарных площадках, а в границах природного контура сообществ.

Наиболее теплым и сухим оказался вегетационный период 1967 г. (особенно первая его половина). Температура июля ( $13.1^{\circ}$ ) была

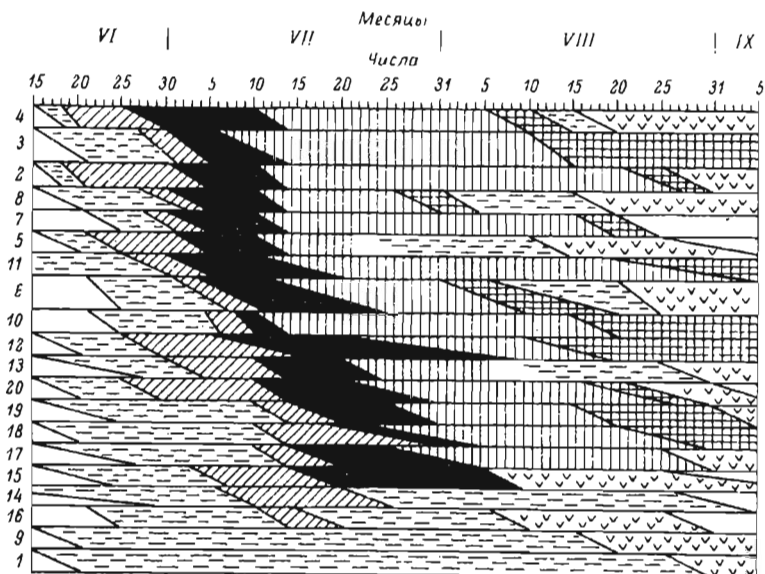


Рис.3. Фенологический спектр дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры (1967 г.).

Обозначения те же, что на рис.2.

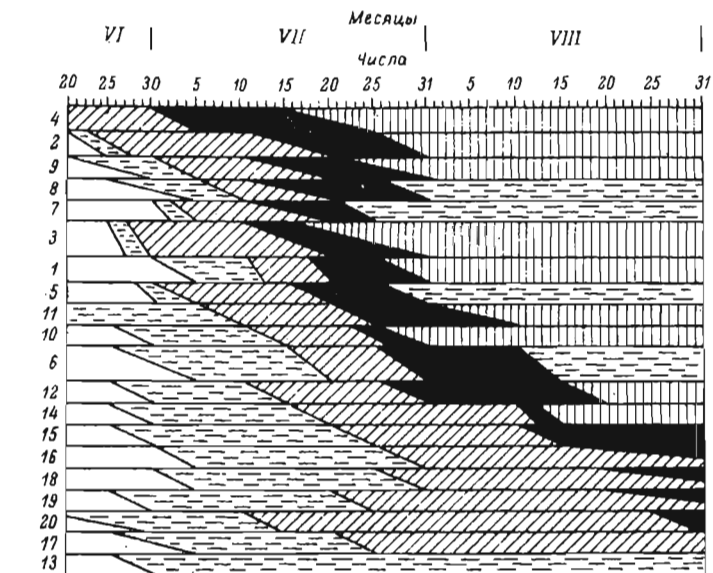


Рис.4. Фенологический спектр дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры (1968 г.)

Обозначения те же, что на рис.2.

почти на  $3^{\circ}$  выше средней многолетней, августа — немного ниже нормы (табл.3). Самым холодным за период с 1967 по 1972 гг. было лето 1968 г. В 1968 г. средняя температура июля составляла  $5.7^{\circ}$ , т.е. была почти на  $5^{\circ}$  ниже средней многолетней. Холодным оказался также июнь, с отрицательной среднемесячной температурой ( $-1.9^{\circ}$ ), что очень задержало снеготаяние. Снег с фенологических площадок сошел на 7–10 дней позже, чем в 1967 г., несмотря на то что зима перед этим была малоснежной (166 мм осадков), тогда как за зимние месяцы 1966–1967 гг. осадков выпало больше нормы (243 мм). Соответственно на тот же срок (7–10 дней) отодвинулось в 1968 г. и начало вегетации во всех наблюдаемых сообществах.

Полнота прохождения генеративного цикла зависит от условий вегетационного сезона. В 1968 г. из всех 5 сообществ только у *Salix pulchra* в полигональной заболоченной тундре созрели плоды. Остальные виды ушли под снег с незрелыми плодами. У некоторых растений плоды вообще не завязались: у *Dryas punctata* в бугорковой, пятнистой и заболоченной тундре, у *Pedicularis oederi*, *Perrya nudicaulis*, *Juncus biglumis* в пятнистой тундре, у *Saxifraga punctata* и *Pedicularis sudetica* на болотных участках.

В средний по термическим условиям сезон 1972 г. от 1/3 до половины растений на разных участках не успели принести зрелых семян и диссеминация завершилась у единичных видов. В 1967 г. созрели семена у большинства растений во всех сообществах, а у многих полностью завершена диссеминация. Отсюда можно сделать вывод, что только в наиболее благоприятные годы все растения во всех сообществах полностью завершают цикл генеративного развития. Ясно также, что периодичность успешного плодоношения различна для разных видов, даже если учитывать только климатические факторы и не рассматривать биологические и биогеоценотические причины успешного плодоношения. Одни виды, в силу своего ускоренного темпа фенологического развития, имеют шансы плодоносить почти ежегодно, другие плодоносят лишь в наиболее благоприятные годы.

Одним из важнейших показателей сезонного развития сообщества является характер прохождения фазы цветения: сроки начала и конца цветения, общая продолжительность, время кульминации и высота кульминационного пика.

Кривые цветения растительных сообществ (рис.16) одновершинные с быстрым достижением максимума и более пологой нисходящей ветвью, отражающей замедленный переход в фазу плодоношения. При этом задержка начала цветения в разные по температурным условиям годы незначительна, сильнее сдвигается кульминационный пик и еще большие различия видны в нисходящей ветви кривой. В холодный 1968 г. в конце периода цветения в некоторых сообществах наблюдался небольшой дополнительный подъем кривой, в основном за счет позднего цветения злаков. Общая продолжитель-

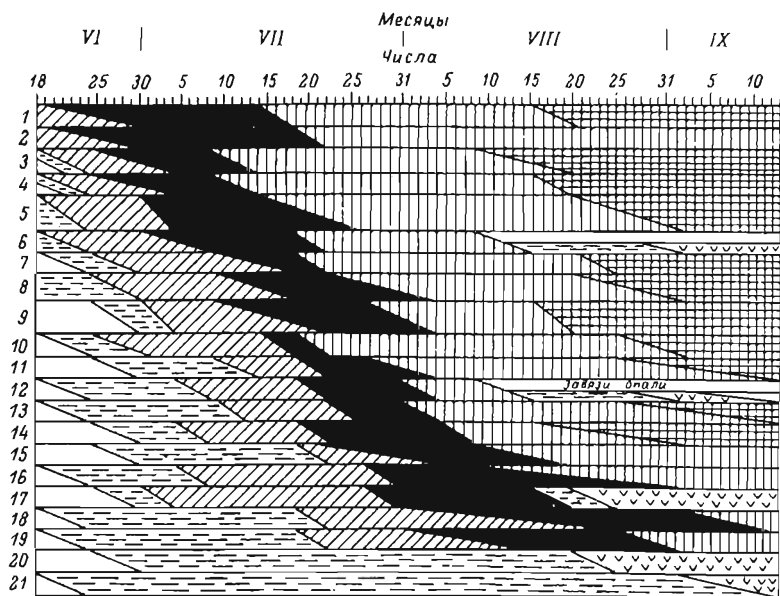


Рис.5. Фенологический спектр дриадово-осоково-моховой бугорковой тундры (1972 г.).

1 - *Eriophorum vaginatum*; 2 - *Draba pilosa*; 3 - *Salix reptans*; 4 - *Salix polaris*; 5 - *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*; 6 - *Parrya nudicaulis*; 7 - *Luzula nivalis*; 8 - *Cassiope tetragona*; 9 - *Dryas punctata*; 10 - *Ranunculus nivalis*; 11 - *Saxifraga hieracifolia*; 12 - *Saxifraga punctata*; 13 - *Carex vaginata*; 14 - *Pedicularis capitata*; 15 - *Stellaria ciliatosepala*; 16 - *Saxifraga hirculus*; 17 - *Saxifraga spinulosa*; 18 - *Arctagrostis latifolia*; 19 - *Polygonum viviparum*; 20 - *Saxifraga caespitosa*; 21 - *Festuca brachyphylla*. Обозначение фаз то же, что на рис.2.

ность периода цветения увеличилась. Это увеличение определяется не столько удлинением периода цветения отдельных видов, сколько недружным зацветанием: в холодные годы у большинства видов удлинится период префлоральной вегетации и бутонизации. В условиях недостатка тепла резко проявляются индивидуальные требования видов к термическим условиям, необходимым для прохождения фазы цветения. Рассмотрим более подробно это явление на примере дриадово-осоково-моховой пятнистой тундры.

Если по материалам 1967 г. в этом сообществе можно с трудом выделить лишь две группы видов по времени зацветания, то по

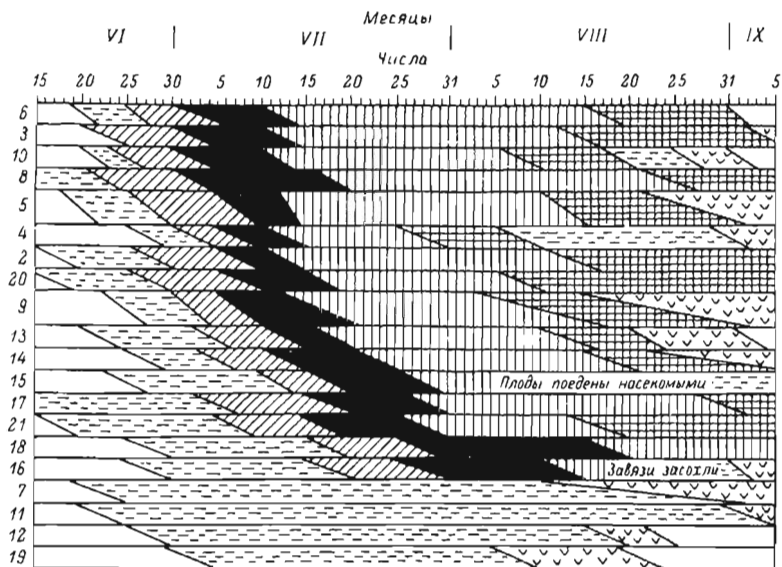


Рис.6. Фенологический спектр дриадово-осоково-моховой бугорковой тундры (1967 г.).

Обозначения те же, что на рис.2 и 5.

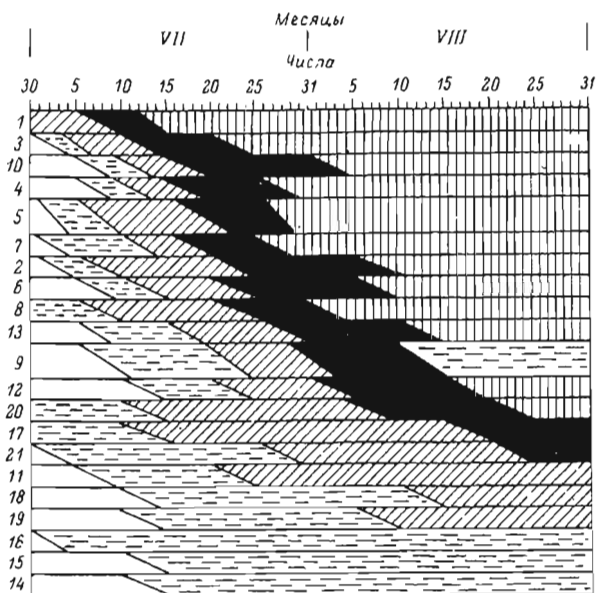


Рис.7. Фенологический спектр дриадово-осоково-моховой бугорковой тундры (1968 г.).

Обозначения те же, что на рис.2 и 5.

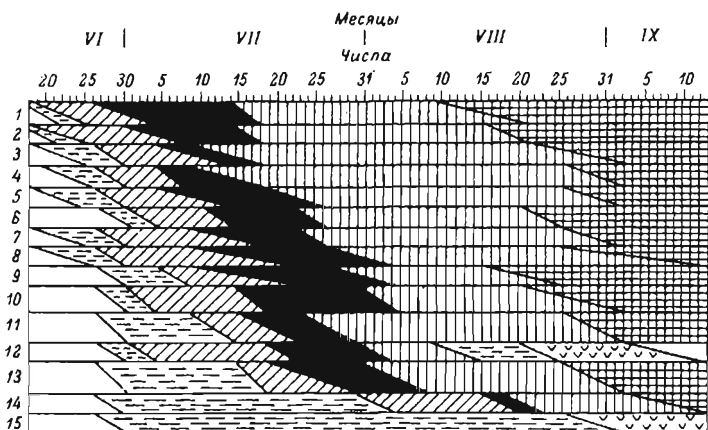


Рис.8. Фенологический спектр полигонального болота (1972 г.).

1 - *Eriophorum angustifolium*; 2 - *Eriophorum medium*; 3 - *Salix reptans*; 4 - *Salix pulchra*; 5 - *Caltha arctica*; 6 - *Betula nana*; 7 - *Pedicularis hirsuta*; 8 - *Pedicularis sudetica*; 9 - *Dryas punctata*; 10 - *Hierochloë pauciflora*; 11 - *Carex stans*; 12 - *Saxifraga punctata*; 13 - *Carex chordorrhiza*; 14 - *Comarum palustre*; 15 - *Stellaria ciliatosepala*. Остальные обозначения те же, что на рис.2.

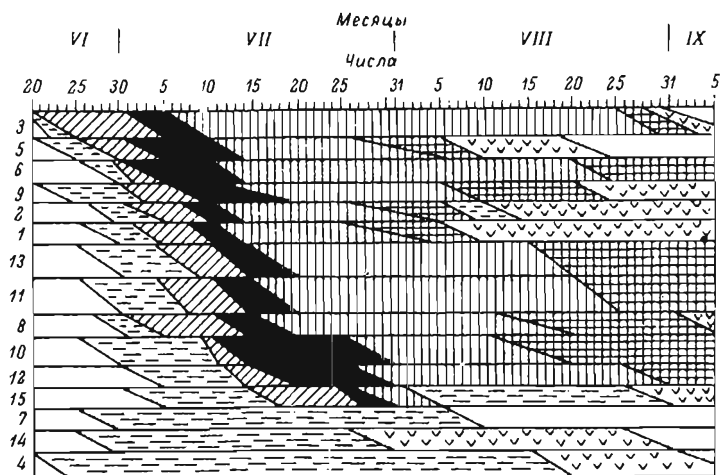


Рис.9. Фенологический спектр полигонального болота (1967 г.).

Обозначения те же, что на рис.2 и 8.

Т а б л и ц а 3

Среднемесячные температуры вегетационного периода  
в различные годы наблюдений

Год	Июнь			Июль			Август		
	сред- няя	мини- маль- ная	мак- си- маль- ная	сред- няя	мини- маль- ная	мак- си- маль- ная	сред- няя	мини- маль- ная	мак- си- маль- ная
1967	1.2	-1.2	4.2	13.1	8.1	18.6	6.4	2.8	10.9
1968	-1.9	-4.7	1.1	5.7	3.3	9.1	5.8	3.2	9.4
1969	2.7	0.0	6.0	7.4	3.9	12.2	5.5	2.4	9.2

наблюдениям в 1968 г. четко выделяются по крайней мере 4 группы: 1) *Draba micropetala*, *Salix arctica*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Luzula nivalis*, *Juncus biglumis*, *Parrya niducaulis*; 2) *Salix polaris*, *Pedicularis oederi*, *Cassiope tetragona*, *Luzula confusa*; 3) *Dryas punctata*, *Minuartia arctica*; 4) *Sagina intermedia*, *Saxifraga hirculus*, *Polygonum viviparum*, *Poa arctica*, *Festuca brachyphylla*, *Saxifraga spinulosa*. Запоздывание в сроках зацветания по сравнению с теплым 1967 г. прогрессивно увеличивается от 1-й к 4-й группе. Наименьший сдвиг в сроках зацветания наблюдается у *Draba micropetala* (на 5 дней), у остальных видов этой группы - на 10 дней, у *Minuartia arctica*, *Luzula confusa*, *Pedicularis oederi* - на 15 дней, у *Cassiope tetragona* - на 20 дней, у *Poa arctica*, *Festuca brachyphylla*, *Saxifraga hirculus* - на 25 дней. Итак, увеличение периода цветения у сообществ в холодные годы объясняется главным образом задержкой в цветении поздноцветущих видов. Указание на это имеется также у Сёренсева (Sørensen, 1941).

Интересно совпадение времени максимумов цветения во всех тундровых сообществах как в теплый, так и в холодный годы, причем максимум цветения в оба года совпадает по времени с температурным максимумом (рис.17). На полигональном болоте и в заболоченной тундре в холодном 1968 г. максимум цветения запоздал на 2 недели.

Что касается общей продолжительности цветения в том или ином сообществе, то период цветения оказывается наибольшим в дриадово-разнотравной группировке на южном склоне. Помимо того, что в этом сообществе наблюдается большая одновременность зацветания (можно выделить по крайней мере 5 групп), средняя продолжительность цветения отдельных видов здесь больше, чем в других сообществах.



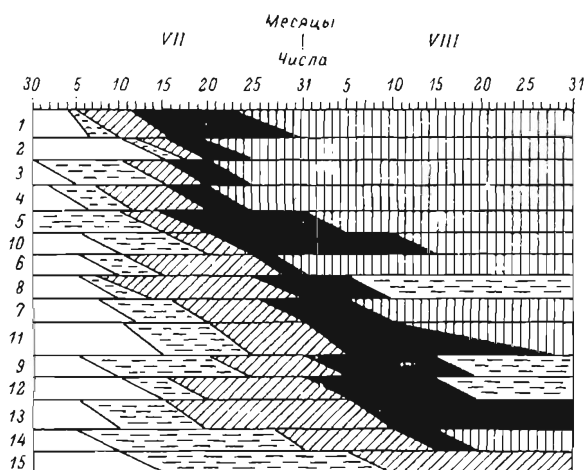


Рис.10. Фенологический спектр полигонального болота (1968 г.).  
Обозначения те же, что на рис.2 и 8.

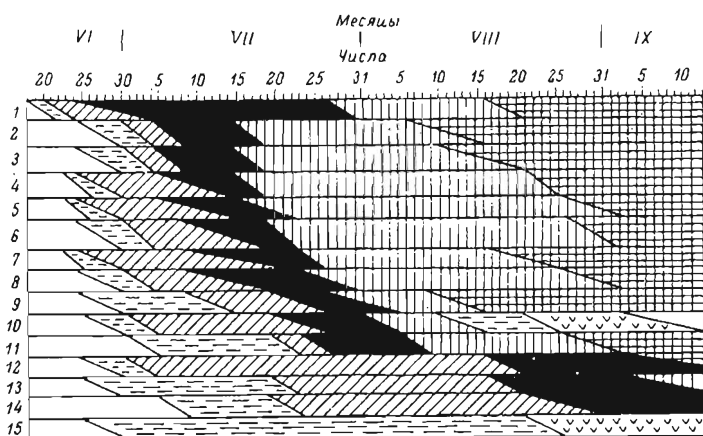


Рис.11. Фенологический спектр заболоченной полигональной тундры (1972 г.).

1 - *Chrysosplenium alternifolium*; 2 - *Salix pulchra*; 3 - *Salix reptans*; 4 - *Eriophorum angustifolium*; 5 - *Luzula confusa*; 6 - *Betula nana*; 7 - *Pedicularis hirsuta*; 8 - *Carex stans*; 9 - *Dryas punctata*; 10 - *Saxifraga punctata*; 11 - *Senecio atripurpureus*; 12 - *Festuca brachyphylla*; 13 - *Poa arctica*; 14 - *Arctagrostis latifolia*; 15 - *Pyrola grandiflora*. Обозначения фенофаз те же, что на рис.2.

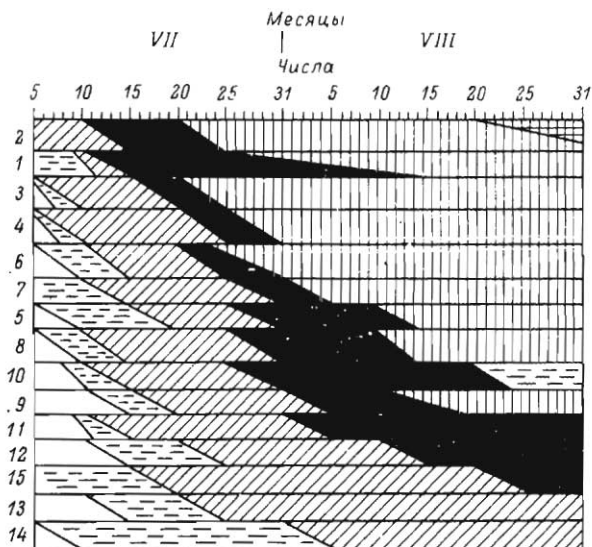


Рис.12. Фенологический спектр заболоченной полигональной тундры (1968 г.).

Обозначения те же, что на рис.2 и 11.

В пятнистой и бугорковой дриадово-осоково-моховой тундрах общая длительность периода цветения меньше по сравнению с дриадово-разнотравной группировкой и меньше в среднем продолжительность цветения каждого вида. Наименее продолжительно цветение осоково-мохового сообщества на полигональном болоте, что согласуется с наименьшей средней продолжительностью цветения отдельных видов. Вообще можно говорить о большей ритмологической однородности видов, входящих в состав этого ценоза. Доминирующие виды представлены главным образом ранозелушими анемофильными осоковыми: *Eriophorum angustifolium*, *E. medium*, *Carex stans* *Carex chordorrhiza* и одним из самых ранозелуших злаков - *Hierochloë pauciflora*. Из кустарников здесь ранозелушими являются ивы и карликовая березка.

Для выявления типов ритмики важно сопоставление генеративных и вегетативных фаз в общем ходе сезонного развития растений. Для этого, в частности, в 1968 и 1970 гг. нами было предпринято изучение линейного роста листьев и стеблей растений. Рост совершается в первую половину вегетационного сезона и оканчивается в конце июля-начале августа. Исключение составляет *Delphinium middendorffii*, растущий до начала третьей декады августа. По от-

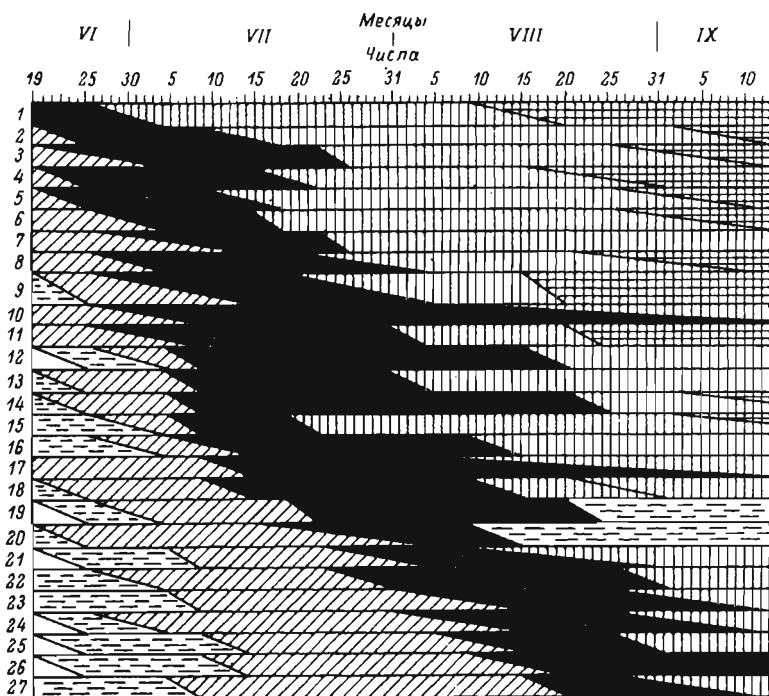


Рис.13. Фенологический спектр дриадово-разнотравной тундры (1972 г.).

1 - *Salix arctica*; 2 - *Thlaspi cochleariforme*; 3 - *Draba parvisiliquosa*; 4 - *Eritrichium villosum*; 5 - *Erysimum pallasii*; 6 - *Androsace triflora*; 7 - *Parrya nudicaulis*; 8 - *Oxytropis middendorffii*; 9 - *Dryas punctata*; 10 - *Myosotis asiatica*; 11 - *Pedicularis oederi*; 12 - *Pachypleurum alpinum*; 13 - *Androsace bungeana*; 14 - *Erigeron eriocephalus*; 15 - *Luzula confusa*; 16 - *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*; 17 - *Papaver pulvinatum*; 18 - *Arnica iljinii*; 19 - *Astragalus subpolaris*; 20 - *Minuartia arctica*; 21 - *Cerastium maximum*; 22 - *Saxifraga cernua*; 23 - *Trisetum sibiricum*; 24 - *Festuca cryophila*; 25 - *Festuca brachyphylla*; 26 - *Koeleria asiatica*; 27 - *Poa glauca*.

Обозначения фенофаз те же, что на рис.2.

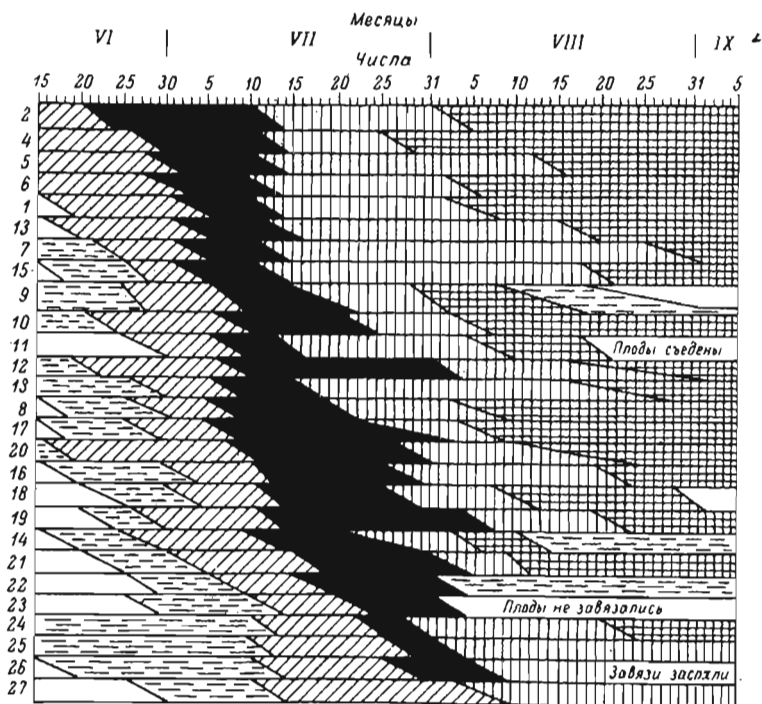


Рис.14. Фенологический спектр дриадово-разнотравной тундры (1967 г.).

Обозначения те же, что на рис.2 и 13.

ношению к фазе цветения можно грубо выделить 3 группы периодичности роста.

1. Растения, оканчивающие рост до начала цветения: *Pyrola grandiflora*, *Saussurea tilesii*, *Ledum decumbens*, *Pedicularis capitata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Hedysarum arcticum*, *Potentilla stipularis*, *Rhamischia obtusata*, *Senecio atripurpureus*, *Delphinium middendorffii*. Все эти виды<sup>o</sup> относятся к поздноцветущим.

2. Растения, заканчивающие рост после цветения. Сюда относятся *Pedicularis oederi*, *P. dasyantha*, *Draba hirta*, *D. oblongata*, *D. micropetala*, *Eutrema edwardsii*, *Thlaspi cochleariforme*, *Saxifraga oppositifolia*, *Dryas punctata*, *Salix pulchra*, *Salix reptans*, *Betula nana*. Все это раноцветущие виды.

3. Одновременно с окончанием цветения заканчивается рост у *Cassiope tetragona*, *Rubus chamaemorus*, *Lagotis*

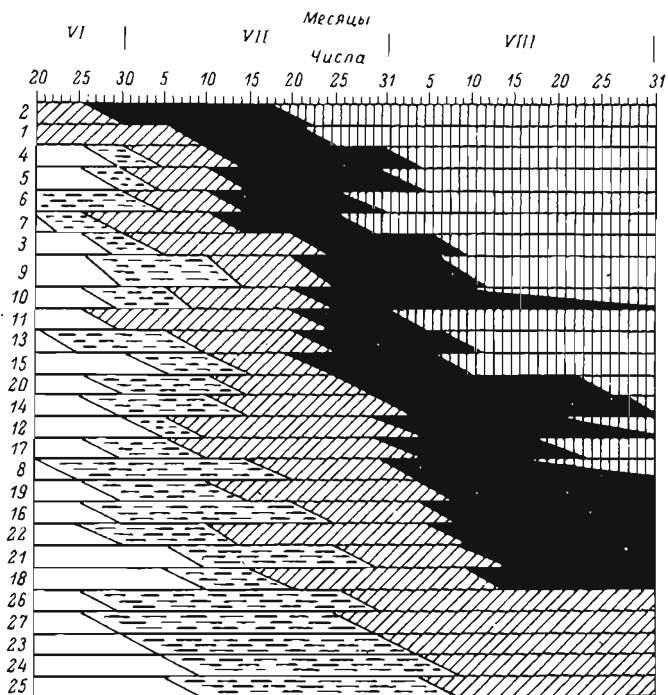


Рис.15. Фенологический спектр дриадово-разнотравной тундры (1968 г.).

Обозначения те же, что на рис.2 и 13.

*minor*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Oxytropis mid-denforffii*, *Valeriana capitata*, *Saxifraga bronchialis*.

Это виды, цветущие в середине лета.

Таким образом, рост происходит до известной степени неза-висимо от смены фенофаз генеративного цикла, но все же максимум роста наблюдается у подавляющего большинства растений до насту-пления фазы цветения.

На основании периодичности смен листового аппарата нами вы-делено 3 группы растений. 1. Многолетнезеленые; годовичная генера-ция листьев функционирует в течение нескольких лет. 2. Зимне-лет-незеленые, которые мы подразделяем на 2 подгруппы: а) растения, у которых зимует целиком вся генерация листьев предшествующего сезона; листья постепенно отмирают после перезимовки и не рас-тут во второй вегетационный сезон; к этой подгруппе принадлежат *Minuartia rubella*, *Sagina intermedia*, *Draba micro-petala*, *D. pilosa*, *Thlapsi cochleariforme*, *Androsace*

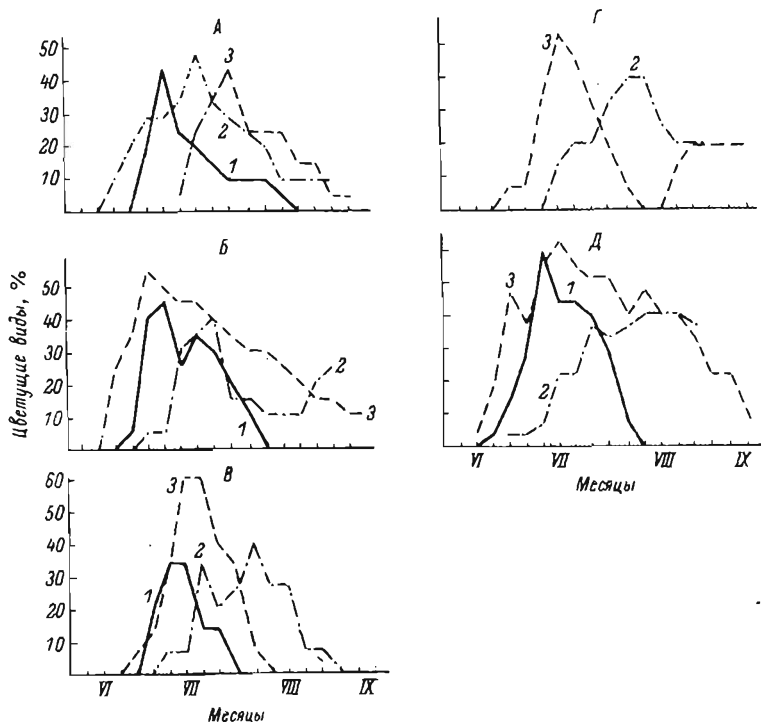
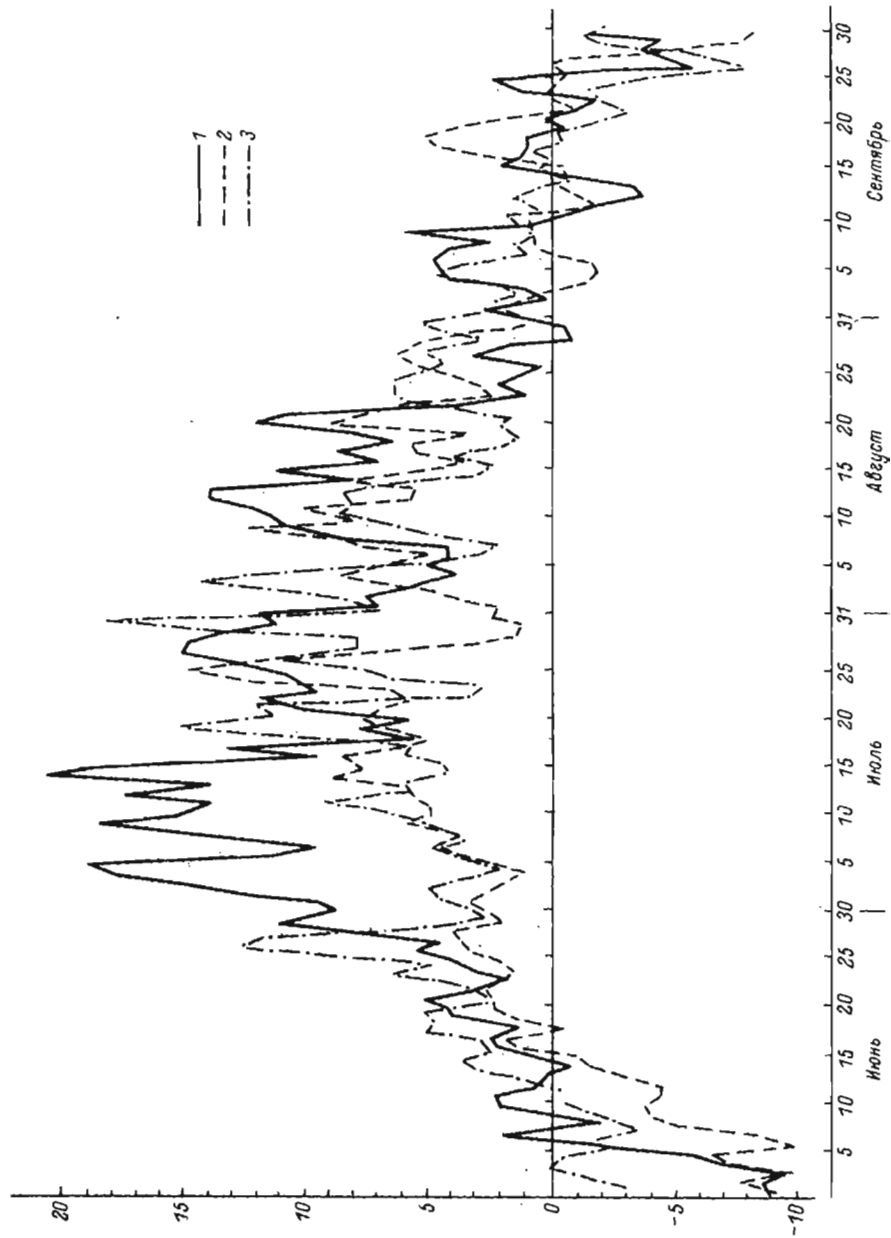


Рис.16. Кривые цветения растений дриадово-осоково-моховой бугорковой тундры (А), дриадово-осоково-моховой лятнистой тундры (Б), полигонального болота (В), заболоченной полигональной тундры (Г), дриадово-разнотравной тундры на склоне южной экспозиции (Д) в различные годы.

1 - 1967 г.; 2 - 1968 г.; 3 - 1972 г.

*bungeana*, *A.triflora*, *Eritrichium villosum*, *Saxifraga hieraifolia*, *S.nivalis*, *Cardamine bellidifolia* и т.д.; б) растения, у которых зимует часть годичной продукции листьев вегетативного побега; эти листья продолжают рост весной следующего года, - таким образом, в последнем случае побеги несут две генерации листьев: весеннюю, которая функционирует в течение одного сезона, и осеннюю, которая начинает рост осенью, продолжает следующей весной и отмирает к концу следующего лета; к этой подгруппе принадлежат многие злаки, осоки, пушицы, а также *Dryas punctata*. 3. Летнезеленые; к этой группе относится большинство видов.

Соотношение между этими четырьмя группами видов в изученных сообществах показано в табл.4. Летнезеленые виды преобладают во всех изученных сообществах. Виды с частично или полностью



Т а б л и ц а 4

Соотношение в изученных сообществах видов с различной ритмикой листового аппарата, %

Название сообщества	Группа растений				Число видов сосудистых растений в сообществе
	много-летне-зеле-ные	зимне-летнезеле-ные		лет-незеле-ные	
		зимует часть годич-ной ге-нерации листьев	зимует вся го-дичная генера-ция ли-стьев		
Дриадово-осоково-мо-ховая мелкобугор-ковая тундра . . . . .	10.2	20.5	15.4	53.8	39
Дриадово-осоково-мо-ховая пятнистая тундра . . . . .	5.2	17.5	15.8	61.4	57
Кустарниково-осоково-моховая заболочен-ная полигональная тундра . . . . .	11.1	27.7	5.5	55.5	36
Осоково-гилновое по-лигональное боло-то . . . . .	0	25.0	12.5	62.5	24
Дриадово-разнотрав-ное сообщество на южном склоне	0	9.5	19.0	71.4	42

перезимовывающими листьями составляют значительную часть во всех сообществах: 33–36% в тундрах, 33–37% на болотах, 28% в дриадово-разнотравной группировке на южном склоне. Их участие значительно больше, чем указано Сёренсеном (Sørensen, 1941) для северо-восточной Гренландии. Доля зимнезеленых растений на-  
**именьшая** в дриадово-разнотравном сообществе, где полностью от-

Рис. 17. Кривые среднесуточных температур в различные вегета-ционные сезоны.

1 – 1967 г.; 2 – 1968 г.; 3 – 1972 г.



сутствуют и многолетнезеленые эрикоидные кустарнички; таким образом, ротация листового аппарата здесь ускорена по сравнению с другими сообществами.

Основные итоги обсуждения представленных в этой статье материалов многолетних стационарных фенологических наблюдений в подзоне типичных тундр на Западном Таймыре можно кратко сформулировать следующим образом.

В зональных тундровых сообществах в течение года сменяется 6 общих сезонных аспектов; среди них красочный аспект всего один — летний, образованный цветущими *Dryas punctata* и *Cassiope tetragona*. Наиболее динамичными в отношении смены аспектов являются дриадово-разнотравные и разнотравные тундры склонов южной экспозиции, где сменяются 3-4 летних красочных аспекта, образованных одновременно цветущими травянистыми двудольными растениями.

Полнота прохождения растениями фаз генеративного цикла зависит от условий вегетационного сезона и ритмологических особенностей видов, входящих в состав того или иного сообщества. Лишь небольшая часть видов проходит ежегодно все фазы генеративного цикла; подавляющее большинство видов проходит весь генеративный цикл более или менее регулярно, но не ежегодно. Кроме того, имеется немного видов, которые крайне редко полностью завершают генеративный цикл.

Кривые цветения в различные по температурным условиям сезоны отличаются положением максимума и длиной: удлинение периода цветения происходит главным образом за счет задержки цветения поздноцветущих видов.

Максимум цветения в тундровых сообществах на плакорных местообитаниях совпадает по времени с температурным максимумом вегетационного сезона; на болотах и в заболоченных тундрах максимум цветения запаздывает примерно на 2 недели по сравнению с максимумом температур.

Наиболее дружной и ускоренной сменой фенофаз отличаются сообщества полигонального болота и заболоченной тундры, тундровые сообщества плакоров занимают промежуточное положение, а дриадово-разнотравное сообщество на склоне южной экспозиции характеризуется замедленным фенологическим развитием. Средняя продолжительность различных фенофаз у отдельных видов также меньше на полигональном болоте и больше в дриадово-разнотравном сообществе по сравнению с тундрами зонального типа.

Максимум линейного прироста вегетативных органов (стеблей, листьев) наблюдается у большинства видов до наступления фазы цветения.

Виды с незимующим листовым аппаратом количественно преобладают во всех сообществах, однако доля видов с частично перезимовывающими листьями довольно значительна (29-37%).

## Л и т е р а т у р а

- М а т в е е в а Н. В. Динамика оттаивания мерзлоты в тундрах Западного Таймыра. – В кн.: Биogeоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1971, с.45–56.
- М а т в е е в а Н. В., П о л о з о в а Т. Г., Б л а г о д а т с к и х Л. С., Д о р о г о с т а й с к а я Е. В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биogeоценологического стационара. – В кн.: Биogeоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.7–49.
- М о с к а л е н к о Н. Г. Сезонное развитие некоторых фитоценозов лесотундры Средней Сибири. Автореф. канд. дис., М, 1966.
- Р о м а н о в а Е. Н. Микроклимат в районе Таймырского стационара. – В кн.: Биogeоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1971, с.35–44.
- S ø r e n s e n Th. Temperature relations and phenology of the northeast Greenland flowering plants. København, 1941. 305 p.

## СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА

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

---

Изучение плодоношения арктических растений (Ходачек, 1973, 1974) показало большие различия в протекании этого процесса в неодинаковых погодных условиях. Нельзя говорить о регулярности плодоношения растений в Арктике, если иметь в виду регулярность в созревании семян. Периодичность в плодоношении вызывается либо биологическими особенностями вида, либо погодными условиями. Даже в самые теплые годы многие виды имеют очень незначительное количество генеративных побегов. У некоторых видов при большом обилии генеративных побегов мало нормально развитых цветков. Недоразвитые цветки либо вообще не образуют плодов, либо эти плоды мелкие, без семян. Тем не менее многие арктические растения размножаются семенами.

Одним из первых этапов изучения семенного размножения растений является определение их семенной продуктивности.<sup>1</sup>

Многие исследователи приводят среднее число семян на генеративный побег, не расчлняя семенную продуктивность на какие-либо элементы (Гогина, 1960; Сырокомская, 1962; Джалилова, 1965, 1966; Хейн, 1965; Крылова, 1965; Никитина, 1965; Сахарова, 1965; Гслубева, 1968, и др.). Другие авторы семенную продуктивность разделяют на потенциальную (ПП — число семян на один генеративный побег) и реальную (РП — число зрелых, полноценных семян на генеративный побег) и приводят соотношения между их величинами (Вайнагий, 1962, 1964, 1973; Старикова, 1963, 1965, 1967; Погребняк, 1964; Бедей, 1967; Нежевенко, 1968; Носова, 1970; Баранникова, 1972, и др.). Необходимость выделения потенциальной и реальной продуктивности и определения их соотношения подчеркивается в работе Р. Е. Левиной (1965).

Для арктических растений, кроме потенциальной и реальной семенной продуктивности, нами выделяется еще условно-реальная продуктивность (УРП) (Ходачек, 1970, 1974).<sup>2</sup> В последнюю включают

---

<sup>1</sup> Термин семенная продуктивность употребляется нами в понимании Т. А. Работнова (1960).

<sup>2</sup> Определяется УРП в фазу хорошо сформировавшихся, но ещё незрелых плодов.

ся все семена – независимо от того, созреют они или не созреют, будут они поражены грибами и насекомыми или нет.<sup>3</sup> Если учитывать только число зрелых полноценных семян (РП), то представление о характере плодоношения в тех или иных условиях будет неточным. В случаях несозревания семян или их полного поражения насекомыми, когда реальная продуктивность равна нулю, можно прийти к неверному выводу о неспособности данного вида к генеративному размножению. Условно–реальная продуктивность показывает, что в оптимальных условиях этот вид способен давать семена, т.е. размножаться генеративно.

Условно–реальная продуктивность, в отличие от РП, выявляет возможности, которые заложены в самом растении, т.е. она показывает влияние внутренних биотических факторов на семенную продуктивность. Особенно важно, что УРП отражает влияние фактора опыления на семенную продуктивность. Соотношение ее с потенциальной продуктивностью показывает, при каком способе опыления наибольшее количество семян развивается в семена. Это особенно важно для антропоэкологов.

Величина семенной продуктивности зависит от многих факторов.<sup>4</sup> Главные из них – биолого–морфологические свойства вида (тип гинецея, число семян в завязи шетка, способ опыления, время заложения цветочных почек и т.д.), которые определяют верхний предел семенной продуктивности, его потенциальные возможности к образованию семян, и погодные условия предшествующего и текущего года. Последние определяют нижнюю границу семенной продуктивности. Эти факторы мы считаем главными не по результату, а по постоянству их действия и многообразию направлений влияния. Результат воздействия может быть одинаков и у главных факторов, и у второстепенных, и даже случайных. Например, в год размножения леммингов действует такой зоогенный фактор, как поедание леммингами генеративных побегов. Иногда имеет место вытаптывание побегов оленями, собаками, человеком. Эти факторы могут привести к тому же результату, что и погодные условия, – свести величину семенной продуктивности к нулю. Но это второстепенные факторы, поскольку они являются либо непостоянно действующими (как поедание побегов леммингами), либо случайными (вытаптывание оленями, собаками, человеком).

Наблюдения над семенной продуктивностью на Таймырском биогеоэкологическом стационаре производились в течение трех полевых сезонов (1967, 1968, 1969 гг.) в пяти наиболее распространенных растительных сообществах: дриадово–осоково–моховых бугорковой и пятнистой тундрах, в болотно–тундровом полигональном ком-

---

<sup>3</sup> Методика определения семенной продуктивности описана нами в ранее опубликованных работах (Ходачек, 1970, 1974).

<sup>4</sup> Более подробно о факторах, влияющих на семенную продуктивность, написано нами раньше (Ходачек, 1973).

плексе, на полигональном болоте и в разнотравных сообществах коренного берега р.Пясины. Всего изучено 70 видов растений.

Летние сезоны 1967 и 1969 гг. оказались сходными в отношении термических условий. Снег сошел в третьей декаде июня. Средняя температура воздуха за последнюю декаду июня в эти годы была около  $6^{\circ}\text{C}$ . Также мало отличались максимальные ( $9-10^{\circ}$ ) и минимальные ( $2-3^{\circ}$ ) температуры. Минимальные температуры поверхности почвы составляли  $2-3^{\circ}$ .

В 1967 и 1969 гг. средняя температура воздуха в июле превышала среднюю многолетнюю на  $2-3^{\circ}$  и составляла  $12-13^{\circ}$ . Различия в температурах воздуха и поверхности почвы в июле не превышали  $1-2^{\circ}$ .

В отношении влажности воздуха различия в эти годы были более заметны. В июле 1967 г. влажность воздуха была на 10% ниже, чем в июле 1969 г. Осадков в 1967 г. выпало в 10 раз меньше (7.4 мм), чем в 1969 г. (74 мм).

Температурный режим августа в эти же годы был тоже очень похожим. Среднемесячная температура воздуха была не более  $6.5^{\circ}$ , а среднемесячная температура поверхности почвы —  $8^{\circ}$ . Относительная влажность воздуха составляла 80%, осадки — около 50 мм.

Температурные условия вегетационного сезона 1968 г. оказались менее благоприятными для развития растений. Снег сошел только в начале июля. Среднемесячная температура воздуха в июле была ниже средней многолетней почти на  $4^{\circ}$  и составляла  $5.7^{\circ}$ . Максимальная температура воздуха не поднималась выше  $10^{\circ}$ . Относительная влажность воздуха в этом году была выше, чем 1967 и 1969 гг. — 83%.

В августе средняя за месяц температура воздуха была  $5.8^{\circ}$ .

## ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

Потенциальная продуктивность вида является верхним пределом его семенной продуктивности. Она в меньшей степени зависит от внешних факторов среды, чем условно-реальная и реальная продуктивность. ПП в значительной мере определяется типом гинецея, числом семян в завязи цветка, количеством цветков на генеративном побеге. При ценокарпном гинецее (синкарпном, паракарпном, лизикарпном)<sup>5</sup> и при апокарпном мономерном гинецее у растений с многоцветковыми побегами потенциальная продуктивность вида представляет собой произведение числа цветков на генеративном побеге на количество семян в завязи цветка (или на число се-

<sup>5</sup> Используется классификация типов гинецея А.Л. Тахтаджана (1964), которая приводится в книге Р.Е. Левиной (1967) и положена ею в основу классификации плодов.

мяпочек в плодолистике).<sup>6</sup> У видов с апокарпным полимерным гинееем учитывается также и число карпелл.

Потенциальная продуктивность в районе Таймырского стационара изучена у 70 видов, представителей различных семейств. В результате исследования выделено 5 групп по величине ПП.

В первую группу с максимальной ПП (950–2700 семян на генеративный побег)<sup>7</sup> входят *Papaver pulvinatum*, *Saxifraga hieracifolia*, *Salix lanata*, *S. pulchra* и *S. arctica* (табл. 1)<sup>8</sup>. У первого вида, имеющего одноцветковый генеративный побег и паракарпный гинеей, высокая ПП обеспечивается большим числом семязачатков в завязи цветка (табл. 2). Остальные растения с многоцветковыми генеративными побегами и ценокарпным гинееем имеют высокие показатели ПП либо за счет большого числа цветков (иногда до 200) на побеге (ивы), либо за счет значительных величин обоих показателей (и цветков, и семян). К последним относится *Saxifraga hieracifolia* (табл. 2).

Вторая группа растений с высокой ПП – 350–900 семян – состоит из представителей семейств *Saxifragaceae* (*S. nivalis*, *S. hirculus*), *Scrophulariaceae* (*Pedicularis verticillata*, *P. sudetica*, *P. dasyantha*, *P. oederi*), *Cruciferae* (*Erysimum pallasii*), *Ranunculaceae* (*Caltha arctica*), *Caryophyllaceae* (*Cerastium maximum*), *Compositae* (*Tripleurospermum phaeocephalum*) (табл. 1). Все виды в этой группе (за исключением *Caltha arctica*) имеют многоцветковые генеративные побеги и ценокарпный гинеей. У камнеломок и мытников гинеей синкарпный, *Erysimum pallasii*, *Salix arctica* и *Tripleurospermum phaeocephalum* имеют паракарпный гинеей, *Cerastium maximum* – лизикарпный. Высокая ПП у этих растений обеспечивается и большим числом семян в завязи (30–132), и значительным количеством цветков на побеге (5–25). Только *Caltha arctica* имеет 2–3-цветковый генеративный побег и полимерный апокарпный гинеей. Высокие показатели ПП у этого вида являются следствием полимерного гинеея (14 карпелл) и значительного числа семян в одной карпелле.

---

<sup>6</sup> Учитывались только внешне морфологически нормально развитые цветки. О нормальном развитии цветка могут свидетельствовать некоторые следующие признаки: величина бугона, его готовность к раскрытию, степень развития генеративных органов. Эмбриологические исследования не проводились.

<sup>7</sup> При выделении групп по величине ПП, УРП и РП мы ориентировались главным образом на максимальные значения соответствующих величин у каждого вида.

<sup>8</sup> *Salix pulchra* и *S. arctica* мы относим к этой же группе, поскольку максимальная ПП этих видов лежит внутри данного предела.

Вид	Семейная продуктивность			% плодобо- разова- ния	% семяоб- разова- ния	КСП,* %
	ПП	УРП	РП			
<i>Hierochloe pauciflora</i> R.Br. . . . .	6-8	1-5	0-5	12-68	12-62	0-63
<i>Alopecurus alpinus</i> Smith . . . . .	42-52	0-7	0-7	0-18	0-18	0-13
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R.Br.) Griseb.	36-54	0-24	0-4	0-20	0-20	0-8
<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr. ssp. <i>litoralis</i> (Rupr.) Rochev. . . . .	108-124	94	82	0-74	0-74	0-59
<i>Koeleria asiatica</i> Domin. . . . .	124-147	8-19	4-18	6-18	6-18	0-22
<i>Poa arctica</i> R.Br. . . . .	7-23	0-11	0-4	0-67	0-67	0
<i>P. alpigena</i> (Fries) Lindm. . . . .	21-33	4-18	0-8	0-40	0-40	0-32
<i>P. glauca</i> Vahl . . . . .	13-16	-	-	0-74	0-74	0-69
<i>Dupontia fisheri</i> R.Br. . . . .	5	1.6	1.6	31	31	31
<i>Festuca cryophila</i> V.Krecz et Bobr. . . . .	21-37	3.2	2.5	0-26	0-9	0-7
<i>Eriophorum medium</i> Anders. . . . .	59	0-13	0.5-7	22	22	0.6
<i>Carex chordorrhiza</i> Ehrh. . . . .	10-19	5-12	0-12	50-80	50-80	53
<i>C. stans</i> Drej. . . . .	65-197	11-130	1-18	16-59	16-52	2-17

<i>C.ensifolia</i> (Turcz. et Corodk.) V.Krecz. <i>ssp.arctisibirica</i> Jurtz. . . . .	35-49	12-30	0-2	34-75	34-75	0-4
<i>Juncus biglumis</i> L. . . . .	90-114	26-62	0-62	33-66	30-59	0-59
<i>Luzula confusa</i> Lindb. . . . .	48-90	30-83	25-79	83-93	60-92	50-81
<i>L.nivalis</i> Least. . . . .	32-60	16-33	4-27	57-100	50-53	10-40
<i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichb. . . . .	51	0-33	0-28	100	66	56
<i>Salix polaris</i> Wahlenb. . . . .	25-186	5-15	2-12	0-81	8-20	6-50
<i>S.arctica</i> Pall. . . . .	180-1008	0-107	0-51	0-79	0-53	0-42
<i>S.reptans</i> Rupr. . . . .	48-160	0-138	0-74	52-93	0-86	0-56
<i>S.pulchra</i> Cham. . . . .	400-1535	0-140	0-72	0-93	0-35	0-18
<i>S.lanata</i> L. . . . .	2310	-	-	-	-	-
<i>Betula nana</i> L. . . . .	38-90	27-87	12-65	76-97	71-97	0-72
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill . . . . .	53	-	-	-	-	-
<i>Claytonia joanneana</i> Roem. et Schult. . . . .	23-30	20	15	-	85	75
<i>Ceratium maximum</i> L. . . . .	496-792	10-200	0-165	9-67	2-25	0-21

П р и м е ч а н и е. Цифры в таблице представляют собой пределы, в которых показатели семенной продуктивности изменяются в зависимости от эколого-ценотических условий. Конкретные величины этих показателей в отдельные годы и в разных фитоценозах приводятся в ранее напечатанных работах (Ходачек, 1970, 1974). В случае односеменных плодов проценты плодо- и семяобразования совпадают по величине.

\* КПС - коэффициент семенной продуктивности по Э.Э.Баранниковой (1972 г.).



Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Вид	Семянная продуктивность			% плодობ-разова-ния	% семяоб-разова-ния	КСП,* %
	ПП	УРП	РП			
<i>Melandrium apetalum</i> (L.) Fenzl. . . . .	220	160	110	-	72	68
<i>Minuartia macrocarpa</i> (Pursh) Ostenf. . . . .	28-34	18-22	17-18	100	43-66	42-66
<i>M. arctica</i> (Stev.) Aschers. et Craebn. . . . .	33-38	10-20	6-15	100	30-53	60-75
<i>Caltha arctica</i> R.Br.S.Str. . . . .	421	-	-	-	-	-
<i>Ranunculus nivalis</i> L. . . . .	24	20	14	100	82	59
<i>R. borealis</i> Trautv. . . . .	12-72	40-93	0-29	100	24-63	0-55
<i>Papaver pulvinatum</i> (Tolm.) . . . . .	1400-1500	192-276	0-216	100	14-20	0-15
<i>Eutrema edwardsii</i> R.Br. . . . .	27-33	14-24	11-23	100	80	78
<i>Erysimum pallasii</i> (Pursh) Fern. . . . .	372-576	100-516	0-320	80-100	0-90	0-56
<i>Parrya nudicaulis</i> (L.) Rgl. . . . .	19-110	9-10	2-9	0-61	0-96	0-92
<i>Draba pilosa</i> DC. . . . .	20-41	10-36	6-35	100	44-91	37-91
<i>D. oblongata</i> R.Br. . . . .	18	15	15	100	83	83
<i>D. micropetala</i> Hook. . . . .	34	30	23	100	88	77
<i>D. macrocarpa</i> Adams . . . . .	10	7.5	7.0	88	75	93

<i>D.fladnizensis</i> Wulf. . . . .	39	32	30	100	97	94
<i>Thlaspi cochleariforme</i> DC. . . . .	186	5	-	5	2.5	-
<i>Saxifraga punctata</i> L. . . . .	513-1100	80-433	53-304	0-96	0-47	0-29
<i>S.nivalis</i> L. . . . .	885	0-340	0-210	0-100	0-38	0-24
<i>S.hieracifolia</i> Waldst. et Kit. . . . .	944-2700	102-836	93-710	0-100	39-84	39-58
<i>S.hirculus</i> L. . . . .	600	45-80	28-73	70	11	11
<i>S.spinulosa</i> Adams. . . . .	-	106	100	-	-	-
<i>S.oppositifolia</i> L. . . . .	58-65	-	-	-	-	-
<i>Chrysoplenium alternifolium</i> L. . . . .	60	-	-	-	-	-
<i>Potentilla stipularis</i> L. . . . .	84-168	6-90	0-62	100	4-96	0-36
<i>Dryas punctata</i> Juz. . . . .	5-54	0-45	0-33	0-100	0-98	67
<i>Astragalus umbellatus</i> Bge. . . . .	57-70	-	-	-	-	-
<i>A.subpolaris</i> Boriss. et Schischk. . . . .	7-15	2-5	0-2	0-44	38	13
<i>Oxytropis adamsiana</i> (Trautv.) Vass. . . . .	85-220	0-63	0-41	0-62	0-36	0-32
<i>O.nigrescens</i> (Pall.) Fisch. . . . .	73	-	-	-	-	-
<i>O.middendorffii</i> Trautv. . . . .	150-210	0-70	0-27	0-83	0-34	0-15
<i>Hedysarum arcticum</i> B.Fedtsch. . . . .	15-26	0-8	0-2	0-47	0-48	0-7
<i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb. . . . .	226-316	24-127	0-31	15-71	8-54	0-31
<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D.Don . . . . .	160-220	0-85	0-85	0-90	0-42	0-40
<i>Androsace bungeana</i> Schischk. et Bobr. . . . .	20-30	0-3	0-1	0-45	12	4

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Вид	Семенная продуктивность			% плодобо- разования	% семяоб- разования	КСП, х %
	ПП	УРП	РП			
<i>A.septentrionalis</i> L. . . . .	80-100	24-52	22-52	98-100	26-63	24-63
<i>Armeria arctica</i> (Cham.) Wallr. . . . .	42	29	22	60	60	52
<i>Polemonium boreale</i> Adams . . . . .	90-120	20-89	22-71	17-64	14-26	7-22
<i>Myosotis asiatica</i> Schischk. et Serg. . . . .	44-96	3-24	0-10	11-84	10-30	0-14
<i>Eritrichium villosum</i> (Ledeb.) Bge. . . . .	37	0	0	-	-	-
<i>Pedicularis verticillata</i> L. . . . .	676-768	0-105	0-92	8-88	0-12	0-10
<i>P.sudetica</i> Willd. . . . .	565	187	160	73-91	33	28
<i>P.hirsuta</i> L. . . . .	240-415	0-172	0-86	77-98	21-42	9-26
<i>P.dasyanta</i> (Trautv.) Hadac. . . . .	432	-	-	-	-	-
<i>P.oederi</i> Vahl . . . . .	660-800	78-91	0-56	-	9-13	0-6
<i>P.capitata</i> Adams . . . . .	120-180	-	-	-	-	-
<i>Tripleurospermum phaeocephalum</i> (Rupr.) Pobed. . . . .	550	490	-	90	90	-
<i>Arnica iljinii</i> (Maguire) Jjin . . . . .	60-65	60-65	0-58	100	100	89
<i>Senecio atripurpureus</i> (Ledeb.) B.Fed- tsch. . . . .	136	124	54	92	92	40

Следующая группа растений имеет тоже достаточно высокую ПП – 100–300 семян на побег. К этой группе относятся некоторые Бобовые (*Oxytropis middendorffii* и *O. adamsiana*), Зонтичные (*Pachypleurum alpinum*), Синюховые (*Polemonium boreale*), Розовоцветные (*Potentilla stipularis*), Крестоцветные (*Thlaspi cochleariforme* и *Parrya nudicaulis*), Норичниковые (*Pedicularis capitata*), Гвоздичные (*Melandrium apetalum*), Осоковые (*Carex stans*), Ситниковые (*Juncus biglumis*, *Luzula confusa*), Злаковые (*Trisetum sibiricum* ssp. *litoralis* и *Koeleria asiatica*), Ивовые (*Salix repens* и *S. polaris*), Ерикойдные (*Cassiope tetragona*), Сложноцветные (*Senecio atripurpureus*) (табл. 1). Многие растения этой группы, так же как и предыдущей, имеют многоцветковые генеративные побеги и цеокарпный гинецей. Апокарпный гинецей характерен для двух представителей Бобовых (*Oxytropis middendorffii* и *O. adamsiana*) и для представителя Розовоцветных (*Potentilla stipularis*). У Бобовых он мономерный, у Розовоцветных – полимерный. В этой группе представлены все типы цеокарпного гинецея. Число цветков на побеге варьирует от 2–3 у *Pedicularis capitata* и *Melandrium apetalum* до почти 200 у *Carex stans*. Количество семян в завязи цветка или в плодолистике колеблется примерно в таких же пределах: от одной семечки у злаков и осок до 200 – у *Cassiope tetragona* (табл. 2). У одних растений этой группы достаточно высокие показатели ПП являются следствием большого числа цветков (*Carex stans*, *Pachypleurum alpinum*, *Trisetum sibiricum* ssp. *litoralis*, *Koeleria asiatica* и т.д.), у других – значительного количества семян в завязи (*Cassiope tetragona*). Большинство же видов имеет средние показатели этих двух величин.

Четвертая группа растений – это виды с невысокой ПП (50–100 семян). Сюда входят *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Betula nana*, *Eriophorum medium*, *Luzula nivalis*, *Lloydia serotina*, *Dryas punctata*, *Ranunculus borealis*, *Saxifraga oppositifolia*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Astragalus umbellatus*, *Oxytropis nigrescens*, *Androsace septentrionalis*, *Arnica liljinii*, *Myosotis asiatica*. Среди растений этой группы апокарпный полимерный гинецей имеет *Ranunculus borealis*, *Dryas punctata*; апокарпный мономерный – представители Бобовых. У злаков и осок гинецей паракарпный. Многие виды имеют синкарпный гинецей. Для большинства видов этой группы характерны многоцветковые генеративные побеги (6–90 цветков), только у трех видов – *Lloydia serotina*, *Ranunculus borealis*, *Androsace septentrionalis* – побеги малоцветковые (1–4 цветка). Число семян в завязи здесь, как правило, меньше, чем в предыдущих группах (4–60 семян).

Т а б л и ц а 2

Количество цветков на генеративном побеге и число  
семяпочек в завязи цветка у растений Западного Таймыра

Вид	Число цветков	Число семяпочек
<i>Hierachloe pauciflora</i> . . . . .	6-8	1
<i>Alopecurus alpinus</i> . . . . .	42-52	1
<i>Acrtagrostis latifolia</i> . . . . .	36-54	1
<i>Trisetum sibiricum</i> ssp.litoralis . . .	108-124	1
<i>Koeleria asiatica</i> . . . . .	124-147	1
<i>Poa arctica</i> . . . . .	7-23	1
<i>P.alpigena</i> . . . . .	21-33	1
<i>Poa glauca</i> . . . . .	13-16	1
<i>Festuca cryophila</i> . . . . .	21-37	1
<i>Dupontia fisheri</i> . . . . .	5	1
<i>Carex chordorrhiza</i> . . . . .	10-19	1
<i>C. stans</i> . . . . .	65-197	1
<i>C.ensifolia</i> ssp. arctisibirica . . . . .	35-49	1
<i>Juncus biglumis</i> . . . . .	3	30-38
<i>Luzula confusa</i> . . . . .	16-20	2-3
<i>L. nivalis</i> . . . . .	16-20	2-3
<i>Lloydia serotina</i> . . . . .	1	51
<i>Salix polaris</i> . . . . .	2.5-17	10
<i>S.arctica</i> . . . . .	15-84	12
<i>S.reoptans</i> . . . . .	8-20	6-8
<i>S.pulchra</i> . . . . .	40-153	10
<i>S.lanata</i> . . . . .	231	10
<i>Betula nana</i> . . . . .	38-90	1

П р и м е ч а н и е . Число семяпочек в завязи цветка при алокарпном гинецее подсчитывалось по числу плодолистиков в цветке.

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Вид	Число цветков	Число семялочек
<i>Cerastium maximum</i> . . . . .	3-6	132
<i>Minuartia macrocarpa</i> . . . . .	1	28-34
<i>M. arctica</i> . . . . .	1	33-38
<i>Ranunculus nivalis</i> . . . . .	1	24
<i>R. borealis</i> . . . . .	1-2	38-93
<i>Papaver pulvinatum</i> . . . . .	1	1400-1500
<i>Eutrema edwardsii</i> . . . . .	3	9-11
<i>Erysimum pallasii</i> . . . . .	12-19	31
<i>Parrya nudicaulis</i> . . . . .	4-10	5-11
<i>Draba pilosa</i> . . . . .	4-5	5-8
<i>D. oblongata</i> . . . . .	3	6
<i>D. micropetala</i> . . . . .	3	11
<i>D. fladnizensis</i> . . . . .	3	11
<i>Thlaspi cochleariforme</i> . . . . .	32	6
<i>Saxifraga punctata</i> . . . . .	11-16	46-62
<i>S. nivalis</i> . . . . .	10	88
<i>S. hieracifolia</i> . . . . .	8-10	118-270
<i>S. oppositifolia</i> . . . . .	1	58-65
<i>Potentilla stipularis</i> . . . . .	1-2	84-168
<i>Dryas punctata</i> . . . . .	1	5-54
<i>Oxytropis adamsiana</i> . . . . .	5-10	17-22
<i>O. nigrescens</i> . . . . .	3	24
<i>O. middendorffii</i> . . . . .	5-7	30
<i>Hedysarum arcticum</i> . . . . .	5-8	3
<i>Pachypleurum alpinum</i> . . . . .	113-158	2
<i>Cassiope tetragona</i> . . . . .	1	160-220
<i>Androsace bungeana</i> . . . . .	2-3	10
<i>A. septentrionalis</i> . . . . .	4-5	20

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Вид	Число цветков	Число семяпочек
<i>Armeria arctica</i> . . . . .	42	1
<i>Polemonium boreale</i> . . . . .	6-8	15
<i>Eritrichium villosum</i> . . . . .	9	4
<i>Myosotis asiatica</i> . . . . .	11-24	4
<i>Pedicularis verticillata</i> . . . . .	18-24	
<i>P. sudetica</i> . . . . .	10-14	30-40
<i>P. hirsuta</i> . . . . .	7-12	35
<i>P. oederi</i> . . . . .	16-26	42-46
<i>P. capitata</i> . . . . .	2-3	60
<i>Tripleurospermum phaeocephalum</i>	550	1
<i>Arnica iljinii</i> . . . . .	60-65	1
<i>Senecio atripurpureus</i> . . . . .	136	1

почек). У злаков, осок, а также у *Betula nana*,<sup>9</sup> *Arnica iljinii* — одна семяпочка в завязи цветка. Невысокие показатели ПП у представителей этой группы объясняются особенностями их биологии. У видов с полимерным апокарпным гинецеем ПП равна числу плодолистиков, так как в каждом плодолистке у них содержится одна семяпочка (*Ranunculus borealis*, *Dryas punctata*).

У растений с паракарпным гинецеем ПП равна числу женских или обоеполых цветков на побеге (*Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Eriophorum medium*, *Arnica iljinii*).

Из растений с паракарпным гинецеем лишь у *Luzula nivalis* в завязи 4 семяпочки. Виды же с синкарпным гинецеем имеют малозветковые генеративные побеги (за исключением *Betula nana*).

Последняя группа составлена видами с низкой ПП (менее 50 семяпочек). В нее входят многие злаки (*Hierochloa pauciflora*, *Poa alpigena*, *P. arctica*, *P. glauca*, *Festuca cryophila*, *Dupontia fisheri*), осоки (*Carex chor-*

<sup>9</sup> У этого вида бывает две и даже три семяпочки в завязи, но только одна образует семя, остальные обязательно отмирают (Навашин, 1951); поэтому мы их не включаем в потенциальную продуктивность.

dorrhiza, *C.ensifolia* ssp. *arctisibirica*), представители семейств Гвоздичных (*Minuartia macrocarpa*, *M. arctica*), Лютиковых (*Ranunculus nivalis*), Крестоцветных (виды рода *Draba*, а также *Eutrema edwardsii*). Бобовые представлены здесь двумя видами - *Astragalus subpolaris* и *Hedysarum arcticum*, Первоцветные - *Androsace bungeana*, Бурачниковые *Boraginaceae* - *Eritrichium villosum*, Свинчатковые - *Armeria arctica*. Эта группа в большей своей части состоит из видов с паркарпным гинецеем. Апокарпный полимерный гинецей характерен для *Ranunculus nivalis*, апокарпный мономерный - для Бобовых, синкарпный - для *Eritrichium villosum*, лизикарпный гинецей - для представителей рода *Minuartia* и *Androsace bungeana*. Виды, составляющие данную группу, почти все малоцветковые (до 20 цветков на генеративный побег). Только несколько видов имеют большее число цветков (около 40). Это - *Poa alpigena*, *Festuca cryophilla*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Armeria arctica*. Семяпочек в завязи цветка чаще всего не более 10. Лишь у видов рода *Minuartia*, а также у *Androsace septentrionalis* семяпочек в завязи цветка свыше 30. Следовательно, малоцветковость генеративных побегов и небольшое число семязачатков в завязи приводят к снижению величины ПП у растений этой группы.

Изучение потенциальной продуктивности у арктических растений на Западном Таймыре показало, что наибольшие ее величины имеют виды с многоцветковыми генеративными побегами и ценкарпным гинецеем. Однако среди видов с высокой ПП встречаются растения с одноцветковыми генеративными побегами (*Papaver pulvinatum*, *Cassiope tetragona*), а также виды с апокарпным гинецеем (*Caltha arctica*, *Potentilla stipularis*). Максимальные показатели ПП отмечены у представителей сем. *Saxifragaceae*, *Scrophulariaceae*, *Salicaceae*.

Почти все виды, относящиеся к этим семействам, входят в первые три группы. Представители других семейств не имеют строгой приуроченности к какой-либо одной группе, они встречаются среди видов и с высокой, и с низкой ПП. Например, три вида Крестоцветных (*Erysimum pallasii*, *Parrya nudicaulis* и *Thlaspi cochleariforme*) входят в группу с высокой ПП, а все виды рода *Draba* имеют низкую ПП. То же самое в семействе Гвоздичных. У *Cerastium maximum* и *Melandrium apetalum* - большое количество семяпочек на побеге, виды же рода *Minuartia* относятся к растениям с низкой ПП. Из Сложноцветных *Tripleurospermum phaeocephalum* и *Senecio atripurpureus* входят во вторую и третью группу, а *Arnica iljinii* - в четвертую. Низкую ПП имеют, как правило, виды, у которых она определяется каким-то одним показателем, либо числом плодолистиков, либо числом цветков на побеге. В первом случае это растения с многоцветковыми генеративными побегами и



чаще всего с паракарпным гинецеем. К ним относятся многие злаки, осоки, представители сем. Сложноцветных и Свинчатковых. Во втором случае это растения с одноцветковыми генеративными побегами и с синкарпным или лизикарпным гинецеем (*Lloydia serotina*, *Saxifraga oppositifolia*, виды рода *Minuartia*). В последнем случае это виды с апокарпным полимерным гинецеем (виды рода *Ranunculus*, а также *Dryas punctata*). Невысокую ПП имеют также растения с малоцветковыми генеративными побегами и небольшим числом семязачатков в завязи цветка.

Таким образом, потенциальная продуктивность растений Западного Таймыра колеблется в значительных пределах: от 5-8 семян у *Dupontia fisheri* и *Hierochloa pauciflora* до 2700 - у *Saxifraga hieracifolia*.

### УСЛОВНО-РЕАЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

В эту величину включаются все семена независимо от того, зрелые они или незрелые, развитые или недоразвитые, поврежденные или неповрежденные и т.п. Если ПП является чаще всего теоретической границей семенной продуктивности, то УРП характеризует реальную возможность вида к образованию семян. По отношению к РП это как бы потенциальная продуктивность второго порядка. Реальная продуктивность почти никогда не достигает величины ПП, в то время как величины УРП она может достичь при благоприятных для развития семян условиях.

Условно-реальная продуктивность находится в непосредственной зависимости от факторов опыления и питания, а также некоторых биологических особенностей вида, влияющих на оплодотворение (количество и качество пыльцы, диогогамное или гомогамное развитие цветка, скорость роста пыльцевых трубок, состояние рыльца в момент опыления). Сопоставление величин ПП и УРП дает возможность определить, какая часть семяпочек развивается в семена. Отношение семяпочек, образовавших семена, к общему числу семяпочек (УРП/ПП) мы называем процентом семяобразования. Доля семяпочек, образовавших семена (процент семяобразования), так же как и доля цветков, давших плоды (процент плодообразования), выражает связь между потенциальной и условно-реальной продуктивностью. Изучение УРП в разные годы и в разных экологических и фитоценологических условиях дает возможность установить максимальное количество семяпочек, развивающихся в семена у каждого вида. Условно-реальная продуктивность, вернее ее максимальные значения, и соотношения УРП с ПП тоже можно считать биологической характеристикой вида, так как каждый вид имеет ограниченные возможности оплодотворения. Условно-реальная продуктивность характеризует роль вида в фитоценозе, показывает его место среди компонентов сообщества. Она является той количественной харак-

теристикой, которая, наряду с объемом фитомассы, интенсивностью фотосинтеза и различных биохимических и физиологических процессов, определяет эдификаторное значение вида. В зависимости от жизненного состояния растения в данном фитоценозе их УРП будет разная. И, наоборот, величина УРП характеризует жизнеспособность вида.

Величина условно-реальной продуктивности определяется в значительной степени количеством плодов на растении. Число цветков, образовавших плоды, от общего количества цветков мы называем процентом плодообразования.<sup>10</sup> Этот термин в таком же понимании употребляется в литературе и другими авторами (Антонова, 1969). Многие ученые вслед за Т.А. Работновым (1960) применяют термин процент плодоцветения (Старикова, 1965, 1967; Бадритдинова, 1969; Кузнецова, 1969, 1970; Баранникова, 1972; Носова, 1972; и др.). Количество образовавшихся плодов на растении зависит от многих факторов (погодных условий в момент оплодотворения, фактора питания и т.д.), но главной среди них – фактор опыления. Растения с разными способами опыления обладают и различной способностью к образованию плодов. Из видов, изученных нами, наибольший процент плодообразования имеют автогамные и геитоногамные растения (80–100%). К ним относятся многие представители семейства Cruciferae (*Eutrema edwardsii*, *Erysimum pallasii* и виды рода *Draba*), Saxifragaceae (*Saxifraga punctata*, *S. hieracifolia*), Ranunculaceae (*Ranunculus borealis*, *R. nivalis*),<sup>11</sup> Papaveraceae (*Papaver pulvinatum*), Juncaceae (*Luzula nivalis*, *L. confusa*), Compositae (*Arnica iljinii*, *Senecio atripurpureus*, *Tripleurospermum phaeocephalum*), Rosaceae (*Potentilla stipularis*), Primulaceae (*Androsace septentrionalis*) (см. табл. 1).

Высокий процент плодообразования (особенно при 100% завязывании) в свою очередь является косвенным доказательством самоопыления у этих растений. Успешное плодообразование у автогамных видов в Арктике отмечают также В. Ф. Шамурин (1966), В. Ф. Шамурин и Е. А. Тихменев (1969), М. С. Кузнецова (1969), М. С. Кайгородова (1970) и др. Энтомофильные растения в теплые сезоны завязывают плоды на 44–97%, в холодные – не более 80%. Завязывание плодов у них никогда не доходит до 100%. К насекомопыляемым растениям в районе исследования относятся Бобовые, Ивовые, Норичниковые, Бурачниковые, некоторые Крестоцветные (*Thlaspi cochleariforme*, *Parrya nudicaulis*), а также *Polemonium boreale* (см. табл. 1). У ветроопыляемых растений

<sup>10</sup> Имеется в виду общее количество внешне нормально развитых цветков. Плоды подразумеваются полноценные.

<sup>11</sup> У видов с полимерным апокарпным гинееем процент плодообразования высчитывался из 100 цветков. Плод считался завязавшимся, если хотя бы несколько плодолистиков образovali плодики. Долю же плодолистиков, образовавших плодики, от общего числа плодолистиков выражает процент семяобразования.

процент плодообразования несколько ниже, чем в энтомофилов. У большинства из них в теплые годы плоды завязываются примерно у 60% цветков. Только у нескольких анемофильных видов плодообразование выше 60% (*Betula nana*, *Trisetum sibiricum* ssp. *litoralis*, *Carex chordorrhiza*). Некоторые авторы невысокий процент плодообразования у ветроопыляемых растений объясняют особенностями оплодотворения (Süyrinki, 1938-1939; Perttula, 1941).

Завязывание плодов отражается на УРП. Растения с высоким процентом плодообразования имеют, как правило, и высокие показатели УРП. При успешном завязывании плодов УРП наибольшая у видов с высокой потенциальной продуктивностью (см. табл.1). Самые большие абсолютные величины (400-800 семян на 1 генеративный побег) отмечены у некоторых видов рода *Saxifraga* (*S. punctata* и *S. hieracifolia*) и у представителей семейств Крестоцветных (*Erysimum pallasii*) и Сложноцветных (*Tripleurospermum phaeocephalum*). Высокую УРП (100-300) имеют многие ивы, Норичниковые, а также *Carex stans*, *Papaver pulvinatum*, *Senecio atripurpureus*, *Arabis septentrionalis*.

Наименьшие показатели УРП (часто менее 10 семян) имеют злаки. У большинства видов число семян на 1 генеративном побеге ниже 100 (см. табл.1).

В холодные годы УРП значительно снижается у всех видов — иногда вплоть до нуля. Такое снижение является результатом плохого завязывания плодов. Основные причины низкого плодообразования — отсутствие опылителей во время цветения (для энтомофилов) и недостаток питательных веществ в период цветения и завязывания плодов.

Абсолютные величины УРП свидетельствуют о потенциальных возможностях вида. Они говорят об определенной способности растения к семенному размножению. Кроме абсолютных величин УРП, важны ее соотношения с потенциальной продуктивностью (процент семяобразования). Этот показатель вместе с процентом плодообразования отражает эффективность того или иного способа опыления, характеризует возможности оплодотворения вида. Разные его величины у одного и того же вида в неодинаковых экологических условиях в один и тот же год, а также в одном фитоценозе в разные годы отражают влияние фактора питания на развитие семян. Они показывают, насколько данные фитоценопотические и экологические условия благоприятны для развития растений. Наиболее высокий процент семяобразования (60-98) отмечен в теплые годы у *Luzula confusa*, *Dryas punctata*, *Ranunculus nivalis*, у видов рода *Draba*, а также у *Eutrema edwardsii* и *Erysimum pallasii*, у *Saxifraga hieracifolia*, у *Arnica iljinii* и *Senecio atripurpureus* (см. табл.1). Эта группа составлена главным образом автогамными или гейтоногамными видами.

У основной массы растений от 50 до 80% семян развиваются в семена. К ним относятся *Pachypleurum alpinum*, *Androsace septentrionalis*, *Salix reptans*, *Armeria arctica*, *Potentilla stipularis*, виды рода *Minuartia*, *Juncus biglumis*, *Luzula nivalis*, *Lloydia serotina*, *Trisetum sibiricum* ssp. *litoralis*, *Poa glauca*. Эта группа в своем большинстве тоже состоит из самоопылителей либо из растений, у которых автогамия является резервным способом опыления. Часть видов имеет процент семяобразования менее 50. Сюда входят многие злаки, ивы, Бобовые, Норичниковые, а также *Ranunculus borealis*, *Thlaspi cochleariforme*, *Parrya nudicaulis*, *Myosotis asiatica*, *Saxifraga punctata*, *S. hirculus* (см. табл.1). Эта группа составлена в основном анемофилами и энтомофилами, но и здесь есть ряд автогамов. Особенно низким процентом семяобразования (до 20) отличаются виды: *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*, *Koeleria asiatica*, *Festuca cryophylla*, *Papaver pulvinatum*, *Androsace bungeana*.

Анализ видового состава вышелечисленных групп показывает, что в теплые годы оплодотворение наиболее успешно проходит у растений-самоопылителей. Доля семян, образующих семена, у них составляет 50-90%, а иногда близка к 100%. Эффективность энтомофилии и анемофилии примерно одинакова (менее 50%).

Таким образом, условно-реальная продуктивность в теплые годы у большинства видов достигает значительной величины (100-800 семян на побег). Эти показатели УРП обеспечиваются успешным завязыванием плодов (45-100%) и высоким процентом семяобразования (50-90%). Большое значение для величины УРП имеет способность арктических растений к самоопылению. Автогамные виды имеют, как правило, высокий процент плодообразования (до 100%) и семяобразования (выше 50%). Наибольшие показатели УРП отмечены у видов рода *Saxifraga* и у представителя Крестоцветных - *Erysimum pallasii*. Высокую УРП имеют также ивы и Норичниковые. Наименьшее количество семян образуется у злаков. В холодные годы УРП, вследствие низкого процента плодообразования у большинства видов, значительно снижается. У многих видов она равна нулю. Только у представителей рода *Luzula*, некоторых Крестоцветных (*Draba pilosa*, *Eutrema edwardsii*) и Сложноцветных (*Arnica iifinii*), а также у *Betula nana* и *Armeria arctica* она выше 50% от ПП.

## РЕАЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

Реальная продуктивность - это количество зрелых полноценных семян, которые при благоприятных условиях обеспечивают возобновление вида в фитоценозе. РП - не только количественная, но и качественная характеристика процесса плодоношения. Она отражает потенциальную возможность вида к семенному возобновлению.

РП зависит от многих факторов живой и косной среды, на ее величину влияет по существу весь комплекс биотических и абиотических факторов. РП является конечным результатом двухсезонного развития растения (предыдущего года и текущего сезона). Реальная продуктивность не является биологической характеристикой вида, так как находится под влиянием очень многих факторов. Это скорее биогеоэценотическая характеристика, она отражает некоторые трофические связи в биогеоэценозе. РП меньше УРП за счет незрелых, шуплых или пораженных семян. У большинства видов в теплое лето все семена созревают. Однако у позднцветущих видов не созревает от 7 до 30% семян (*Arctagrostis latifolia*, *Trisetum sibiricum* ssp. *litoralis*, *Poa glauca*, *Astragalus subpolaris*, *Ranunculus nivalis*, виды рода *Minuartia* и др.). Даже у некоторых видов, цветущих в середине лета, иногда не созревает до 20% семян (*Dryas punctata*, *Potentilla stipularis*, *Papaver pulvinatum* и др.). Почти у всех видов растений и в теплые годы часть семян недоразвивается, оказывается шуплой. Наибольший процент недоразвитых семян (более 40%) в теплые годы наблюдается у *Koeleria asiatica*, *Pachypleurum alpinum*, *Betula nana*, *Carex stans*, *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Pedicularis hirsuta* (табл.3). В холодные годы у некоторых видов (*Carex stans*, *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Salix reptans*) почти все семена (90–100%) оказываются недоразвитыми. Меньшее количество недоразвитых, шуплых семян (20–35%) образуется у *Armeria arctica*, *Myosotis asiatica*, *Dryas punctata*, *Hedysarum arcticum*, *Ranunculus borealis*, *Erysimum pallasii*, *Draba micropetala*, у видов рода *Luzula* и у злаков (*Arctagrostis latifolia*, *Festuca cryophila*). Большинство видов в теплые годы имеет менее 20% недоразвитых семян (табл.3). В холодные годы эта доля увеличивается до 30–40% от всех семян.

В литературе существует мнение, что арктические растения в значительной степени поражаются насекомыми (Чернов, 1973) и грибами (Томилин, 1971). Насекомыми поражаются злаки, ивы, Бобовые, Норичниковые. По данным Ю.И. Чернова (1973), основу комплекса насекомых-карпофагов в районе Таймырского биогеоэценологического стационара составляют галлицы, которые потребляют семена более 20 видов растений. Особенно интенсивно они повреждают семена мытников и полыней. Плоды ряда видов ив, Бобовых, мытников и Сложноцветных поедают личинки *Muscidae*. С различными злаками связаны некоторые виды цикадок, особенно *Hardya jongi* Voir. С цветками и плодами Бобовых и Лютиковых связаны соответственно *Phytonomus ornatus* Cap. и *Hydrothassa hannoverana*. Из злаков поражаются насекомыми виды рода *Poa* (*P. arctica*, *P. alpigena*) и *Koeleria asiatica*. У Бобовых в теплые годы насекомыми поражается от 8 до 32% семян (*Oxytropis nigrescens*, *O. middendorffii*, *Astragalus subpolaris*, *Hedysarum arcticum*). Из Норичниковых наибольшее поражение в теплые годы отмечено

Т а б л и ц а 3

Доля семян разного качества (в % от общего количества семян) у наиболее распространенных растений Западного Таймыра (в теплые годы)

Вид	Зрелые полно- ценные	Щуп- лые недо- раз- витые	Пора- жен- ные	Не- зре- лые
<i>Hierochloe pauciflora</i> . . . . .	100	-	-	-
<i>Alopecurus alpinus</i> . . . . .	96	4	-	-
<i>Arctagrostis latifolia</i> . . . . .	60	20	10	10
<i>Trisetum sibiricum</i> ssp. lito- ralis . . . . .	80	13	-	7
<i>Koeleria asiatica</i> . . . . .	40	56	4	-
<i>Poa arctica</i> . . . . .	-	-	100	-
<i>P.alpigena</i> . . . . .	-	-	100	-
<i>P.glauca</i> . . . . .	90	-	-	10
<i>Festuca cryophilla</i> . . . . .	78	22	-	-
<i>Dupontia fischeri</i> . . . . .	100	-	-	-
<i>Carex chordorrhiza</i> . . . . .	100	-	-	-
<i>C.stans</i> . . . . .	26	70	4	-
<i>C.ensifolia</i> ssp. arctisibirica	-	60	40	-
<i>Juncus biglumis</i> . . . . .	87	13	-	-
<i>Luzula nivalis</i> . . . . .	88	12	-	-
<i>L.confusa</i> . . . . .	79	21	-	-
<i>Lloydia serotina</i> . . . . .	84	16	-	-
<i>Salix polaris</i> . . . . .	55	38	7	-
<i>S.arctica</i> . . . . .	75	18	7	-
<i>Salix reptans</i> . . . . .	63	-	37	-
<i>S.pulchra</i> . . . . .	-	-	100	-
<i>Betula nana</i> . . . . .	34	46	-	20
<i>Cerastium maximum</i> . . . . .	82	8	-	10

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

Вид	Зре- лые полно- ценные	Щуп- лые не- дорази- витые	Пора- жен- ные	Не- зре- лые
<i>Minuartia macrocarpa</i> . . . . .	96	-	-	4
<i>M.arctica</i> . . . . .	78	15	-	7
<i>Ranunculus nivalis</i> . . . . .	72	2	-	26
<i>R.borealis</i> . . . . .	70	29	-	1
<i>Papaver pulvinatum</i> . . . . .	77	12	1	10
<i>Parrya nudicaulis</i> . . . . .	94	6	-	-
<i>Erysimum pallasii</i> . . . . .	66	32	2	-
<i>Eutrema edwardsii</i> . . . . .	94	6	-	-
<i>Draba pilosa</i> . . . . .	59	41	-	-
<i>D.micropetala</i> . . . . .	67	23	-	10
<i>Thlaspi cochleariforme</i> . . . . .	63	-	37	-
<i>Saxifraga punctata</i> . . . . .	80	10	-	10
<i>S.spinulosa</i> . . . . .	90	10	-	-
<i>S.hieracifolia</i> . . . . .	83	15	-	2
<i>Potentilla stipularis</i> . . . . .	69	13	1	17
<i>Dryas punctata</i> . . . . .	56	24	-	20
<i>Astragalus subpolaris</i> . . . . .	27	13	30	30
<i>Oxytropis adamsiana</i> . . . . .	64	20	16	-
<i>O.nigrescens</i> . . . . .	94	-	6	-
<i>O.middendorffii</i> . . . . .	63	5	32	-
<i>Hedysarum arcticum</i> . . . . .	8	28	10	54
<i>Pachypleurum alpinum</i> . . . . .	59	41	-	-
<i>Androsace bungeana</i> . . . . .	87	13	-	-
<i>A.septentrionalis</i> . . . . .	99	1	-	-
<i>Armeria arctica</i> . . . . .	43	35	22	-
<i>Polemonium boreale</i> . . . . .	77	19	3	1

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

Вид	Зрелые полно- ценные	Щуплые недо- разви- тые	Пора- жен- ные	Не- зре- лые
<i>Myosotis asiatica</i> . . . . .	43	35	2 2	-
<i>Pedicularis verticillata</i> , . . .	48	11	41	-
<i>P.sudetica</i> . . . . .	64	20	16	-
<i>P.hirsuta</i> . . . . .	46	40	14	-
<i>P.oederi</i> . . . . .	72	9	19	-
<i>Arnica iljinii</i> . . . . .	86	14	-	-
<i>Senecio atripurpureus</i> . . . .	43	57	-	-

у *Pedicularis verticillata* (41% семян), наименьшее - у *P.capitata* (4%); у остальных мытников насекомыми повреждаются около 20% семян. Представители других семейств в меньшей степени подвергаются воздействию насекомых. У *Ranunculus borealis*, *Papaver pulvinatum*, *Erysimum pallasii*, *Potentilla stipularis* ~~повреждается~~ от 1 до 10% семян.

Грибами поражаются в основном семена осок и злаков (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C.stans*, *Arctagrostis latifolia*); у первого вида процент поражения достигает 40, у двух последних он менее 10 (табл.3).

Реальная продуктивность у большинства изученных видов чаще всего составляет менее 70% от ПП. Отношение реальной продуктивности к потенциальной мы, вслед за Э.Э. Бараниковой (1973), называем коэффициентом семенной продуктивности (КСП). Некоторые авторы употребляют термин „развитие семян“ (Söyrinki, 1938-1939; Perttula, 1941). Из наших растений наиболее высокие показатели КСП (около 90%) отмечены у видов рода *Draba*, а также у *Arnica iljinii*, наименьшие. - у Злаковых, Осоковых, Бобовых (менее 20%). Из Злаковых только *Poa glauca* и *Trisetum sibiricum*, а из Осоковых *Carex chordorrhiza* имеют КСП более 50%.

У некоторых растений в теплые годы РП мало отличается от условно-реальной продуктивности (см. табл.1). Это, как правило, виды с низкими показателями ПП и УРП и незначительным поражением семян грибами: большинство Злаковых, Ситниковые, Гвоздичные, многие Крестоцветные, а также *Carex chordorrhiza*, *Lloydia serotina*; *Polemonium boreale*, *Arnica iljinii*, *Androsace septentrionalis*.



В этой группе РП составляет более 80% от условно-реальной, хотя абсолютная величина реальной продуктивности чаще всего не превышает 100 семян на генеративный побег.

Другую группу образуют растения с высокой РП (100-700 семян на побег), которая тоже мало отличается от УРП (60-90%). Это в основном раннецветущие виды. Семена этих растений, как правило, все созревают и не поражаются насекомыми или грибами. Они чаще всего имеют высокую потенциальную продуктивность. К ним относятся камнеломки (*Saxifraga punctata*, *S. hieracifolia*, *S. nivalis*, *S. spinulosa*), *Papaver pulvinatum*, *Erysimum pallasii*, *Cerastium maximum*, *Pedicularis sudetica*.

Следующая группа состоит из видов с низкой РП (1-85 семян на побег). Последняя значительно ниже УРП (менее 50%). Уменьшение РП по сравнению с УРП происходит либо за счет недоразвития семян, либо из-за поражения насекомыми или грибами. В эту группу входят *Carex stans*, *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Eriophorum medium*, *Poa alpigena*, Бобовые, Ивовые, Норичниковые, *Potentilla stipularis*, *Pachypleurum alpinum*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Androsace bungeana*, *Senecio atripurpureus* и т.д. (см. табл.1).

Таким образом, реальная продуктивность у большинства изученных видов даже в теплые годы не превышает 100 семян на генеративный побег. Только у нескольких видов она достигает значительной величины (до 700 семян на побег). Это виды с высокой потенциальной продуктивностью, у которых семена в большей своей части (70%) не поражаются насекомыми или грибами и почти все созревают в теплые годы. К таким видам относятся камнеломки, а также *Erysimum pallasii*, *Papaver pulvinatum*, *Cerastium maximum*, *Melandrium apetalum*. Наибольшие относительные величины РП отмечены у многих Крестоцветных (особенно крупок) и представителя Сложноцветных - *Arnica iljinii*. В холодные годы реальная продуктивность почти у всех видов сильно падает, часто до нуля, так как семена не созревают. Только у раннецветущих видов и некоторых видов, цветущих в середине летнего сезона, семена созревают. Их реальная продуктивность мало отличается по годам (виды рода *Draba*, *Luzula*, *Saxifraga*, а также *Juncus biglumis*).

## ОШЕНКА ДОСТОВЕРНОСТИ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ ПО СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

Для выявления степени точности результатов наших исследований проведена математическая обработка полученных данных для 16 наиболее распространенных видов. Применены методы математической статистики (табл.4, 5). Задача состояла в проверке соответствия полученных данных заданной точности (0,9) и в выявлении

зависимостей между элементами семенной продуктивности (потенциальной, условно-реальной и реальной). Для этого были вычислены средние выборочные значения ( $\bar{x}$ ), коэффициенты вариации ( $k$ ), коэффициенты корреляции между элементами семенной продуктивности ( $r$ ), средние ошибки соответствующих средних выборочных значений и соответствующих коэффициентов корреляции ( $m$ ). Для оценки достоверности применялся критерий Стьюдента ( $t$ ).

Применение методов математической статистики показало следующее.

1. Для некоторых растений при определении семенной продуктивности (потенциальной, условно-реальной и реальной) и выявления зависимостей между отдельными ее элементами на уровне значимости 0.1 достаточно небольшого числа генеративных побегов (табл.5). Для *Poa alpigena* (полигональный комплекс) нужно 15-23 побега в зависимости от сообщества, для *Arctagrostis latifolia* - 13, *Astragalus subpolaris* - 24, *Koeleria asiatica* - 30, *Salix reptans* - 21, *Hierochloe pauciflora* - 7, *Parrya nudicaulis* - 15, *Eriophorum medium*, - 16, *Draba pilosa* - 24. Из перечисленных видов у *Eriophorum medium*, *Arctagrostis latifolia* и *Hierochloe pauciflora* наблюдается слабая достоверность, поэтому желательно брать большее число побегов.

2. По другим видам количество побегов, обработанных математически, оказалось достаточным только для получения достоверных данных по семенной продуктивности (на уровне значимости 0.1), но недостаточным для выявления зависимостей между отдельными элементами семенной продуктивности. Для *Dryas punctata* недостаточно 40 побегов, *Poa alpigena* (яр) - 23, *Carex stans*, *C.ensifolia* ssp. *arctisibirica* - 22, *Minuartia macrocarpa* - 15, *Trisetum sibiricum* ssp. *litoralis* - 9, *Myosotis asiatica* - 10. Для выполнения обоих условий большинству из них требуется 40-70 побегов, а *Dryas punctata* и *Myosotis asiatica* необходимо очень большое число побегов - 1000 и 1500 соответственно (табл.5).

3. Для получения достоверных данных по семенной продуктивности у одного и того же вида в разных сообществах требуется разное количество побегов (табл.5).

4. Поскольку определение семенной продуктивности проводилось на значительно большем количестве генеративных побегов (100-200), чем их было обработано статистически, то можно считать, что она вычислена с достаточной степенью точности.

Изучение семенной продуктивности у растений Западного Таймыра показало большие их потенциальные возможности в отношении семенного размножения. Особенно высокую потенциальную продуктивность имеют представители семейств *Saxifragaceae*, *Scrophulariaceae*, *Salicaceae*, *Papaveraceae*. Низкие показатели потенциальной продуктивности отмечены у многих злаков, осок, представителей родов *Draba*, *Minuartia*, *Androsace*,

Т а б л и ц а 4

Некоторые статистические показатели, полученные при определении семенной продуктивности у наиболее распространенных растений в пос.Тарей (Западный Таймыр)

Вид	Сообщество	$n$	$\bar{x}_{cn}$	$\bar{x}_c$	$\bar{x}_3$
<i>Salix reptans</i>	Пятнистая тундра	21	66.38	34.82	22.81
<i>Dryas punctata</i>	Разнотравные группировки (яры)	40	38.27	37.57	19.27
<i>Dryas punctata</i>	Пятнистая тундра	19	-	54.5	31.20
<i>Poa alpigena</i>	Болотно-тундровый полигон	15	-	9.73	7.87
<i>Poa alpigena</i>	Разнотравные группировки (яры)	23	23.74	12.48	4.54
<i>Arctagrostis latifolia</i>	Пятнистая тундра	13	-	8.31	3.31
<i>Koeleria asiatica</i>	Разнотравные группировки	30	-	9.1	7.27
<i>Trisetum sibiricum</i> ssp. <i>litoralis</i>	То же	9	66.23	30.56	14.45
<i>Hierochloa pauciflora</i>	Полигональное болото	7	2.71	2.14	2.14
<i>Carex stans</i>	Болотно-тундровый полигональный комплекс	22	-	74.78	11.86
<i>Carex ensifolia</i> ssp. <i>arctisibirica</i>	Пятнистая тундра	22	25.86	25.36	0.17
<i>Eriophorum medium</i>	Болотно-тундровый полигональный комплекс	16	-	12.06	3.44
<i>Astragalus subpolaris</i>	Разнотравные группировки (яры)	24	39.79	20.75	12.58
<i>Eutrema edwardsii</i>	Разнотравные группировки (яры)	12	25.42	24.5	22.92
<i>Draba pilosa</i>	Пятнистая тундра	24	26.58	18.13	16.42
<i>Parrya nudicaulis</i>	Разнотравные группировки (яры)	15	19.00	9.27	8.67
<i>Minuartia macrocarpa</i>	Пятнистая тундра	15	-	19.9	9.70
<i>Myosotis asiatica</i>	Разнотравные группировки (яры)	10	-	18.1	4.5

П р и м е ч а н и е.  $n$  - количество побегов;  $\bar{x}_{cn}$  - среднее выборочное число семяпочек на 1 генеративный побег;  $\bar{x}_c$  - среднее выборочное число семян на 1 генеративный побег;  $\bar{x}_3$  - среднее выборочное число зрелых семян на 1 генеративный побег;  $S_{cn}$  - выборочное стандартное отклонение семяпочек на 1 генеративный побег;  $S_c$  - выборочное стандартное отклонение семян на 1 генеративный побег;  $S_3$  - выборочное стандартное отклонение зрелых семян на 1 генеративный побег;  $\bar{S}_{cn}$  - среднее

$s_{cn}$	$s_c$	$s_3$	$\sigma_{cn}$	$\sigma_c$	$\sigma_3$	$r_{cnc}$	$r_{cn3}$	$r_{c3}$
30.95	18.13	15.10	31.70	18.55	15.44	+0.98	+0.52	+0.77
9.39	8.67	16.06	9.51	8.78	16.21	+0.97	+0.02	+0.02
-	12.02	22.87	-	12.34	23.45	-	-	+0.24
-	6.15	5.12	-	6.36	5.29	-	-	+0.64
8.44	7.39	4.3	8.63	7.57	4.4	+0.80	+0.23	+0.4
-	13.05	4.87	-	13.54	5.07	-	-	+0.78
-	9.08	8.64	-	9.24	8.79	-	-	+0.9
41.18	27.57	17.62	43.65	29.25	18.68	+0.60	+0.20	+0.2
8.1	2.23	2.23	3.37	2.41	2.41	+0.83	+0.83	+0.86
-	21.92	6.46	-	22.42	6.61	-	-	+0.2
12.55	12.23	0.35	12.8	12.57	0.36	+0.93	+0.31	+0.24
-	16.28	4.03	-	16.81	4.16	-	-	+0.4
13.89	9.27	11.33	14.19	9.47	11.58	+0.55	+0.78	+0.56
12.34	12.02	13.45	12.87	12.59	14.04	+0.80	+0.84	+0.85
11.51	8.07	10.42	11.76	8.25	10.65	+0.82	+0.52	+0.72
12.02	4.42	3.93	12.48	4.58	4.19	+0.75	+0.77	+0.87
-	4.89	10.02	-	5.07	10.37	-	-	+0.18
-	6.64	3.01	-	7.00	3.17	-	-	+0.005

квадратичное отклонение числа семян на 1 генеративный побег;  $\sigma_c$  - среднее квадратичное отклонение числа семян на 1 генеративный побег;  $\sigma_3$  - среднее квадратичное отклонение числа зрелых семян на 1 генеративный побег;  $r_{cnc}$  - коэффициент корреляции семян и побегов на одном генеративном побеге;  $r_{cn3}$  - коэффициент корреляции семян и зрелых семян;  $r_{c3}$  - коэффициент корреляции общего числа.

Т а б л и ц а 5

Коэффициенты достоверности, полученные при определении семенной у наиболее распространенных растений в пос.Тарей (Западный Таймыр)

Вид	Сообщество	$t'_{cn}$	$t'_c$
<i>Salix reptans</i>	Пятнистая тундра	9,54 Достоверно	8,64 Достоверно
<i>Dryas punctata</i>	Разнотравные группировки (яры)	26,4 Достоверно	27,1 Достоверно
<i>Dryas punctata</i>	Пятнистая тундра	-	19,26 Достоверно
<i>Poa alpigena</i>	Болотно-тундровый полигональный комплекс	-	5,93 Достоверно
<i>Poa alpigena</i>	Разнотравные группировки (яры)	12,9 Достоверно	7,73 Достоверно
<i>Arctagrostis latifolia</i>	Пятнистая тундра	-	2,2 Слабо достоверно
<i>Koeleria asiatica</i>	Разнотравные группировки (яры)	-	5,37 Достоверно
<i>Trisetum sibiricum ssp.litoralis</i>	То же	4,55 Достоверно	3,13 Достоверно
<i>Hierochloe pauciflora</i>	Полигональное болото	2,4 Слабо достоверно	2,36 Слабо достоверно
<i>Carex stans</i>	Болотно-тундровый полигональный комплекс	-	15,74 Достоверно
<i>C.ensifolia ssp.arctisibirica</i>	Пятнистая тундра	9,57 Достоверно	9,2 Достоверно
<i>Eriophorum medium</i>	Болотно-тундровый полигональный комплекс	-	2,88 Слабо достоверно
<i>Astragalus subpolaris</i>	Разнотравные группировки (яры)	13,74 Достоверно	10,74 Достоверно
<i>Eutrema edwardsii</i>	То же	6,79 Достоверно	-
<i>Draba pilosa</i>	Пятнистая тундра	11,1 Достоверно	10,9 Достоверно
<i>Parrya nudicaulis</i>	Разнотравные группировки (яры)	5,9 Достоверно	7,74 Достоверно
<i>Minuartia macrocarpa</i>	Пятнистая тундра	-	15,09 Достоверно
<i>Myosotia asiatica</i>	Разнотравные группировки (яры)	-	8,17 Достоверно

П р и м е ч а н и е.  $t'_{cn}$  - критерий достоверности средних выборочных значений семяночек;  $t'_c$  - критерий достоверности средних выборочных значений семян;  $t_3$  - критерий достоверности средних выборочных значений зрелых семян;  $t''_{cnc}$   $t''_{cnc3}$   $t''_{cnc3}$  - критерии достоверности

$t'_3$	$t''_{rcnc}$	$t''_{rcnz}$	$t''_{rcz}$	$t_{\alpha}$ ( $\alpha=0.1$ )	$n'$
6.75 Достоверно	98 Очень достоверно	3.2 Слабо достоверно	8.8 Достоверно	1.72	-
7.5 Достоверно	0.70 Достоверно	0.13 Недостоверно	0.13 Недостоверно	1.65	990
5.8 Достоверно	-	-	1.08 Недостоверно	1.73	57
3.76 Достоверно	-	-	4.26	1.76	-
4.82 Достоверно	10.70 Достоверно	1.0 Недостоверно	2.29 Слабо достоверно	1.72	69
2.3 Слабо достоверно	-	-	7.1 Достоверно	1.78	-
4.42 Достоверно	-	-	300 Очень достоверно	1.7	-
2.36 Слабо достоверно	2.86 Слабо достоверно	0.62 Недостоверно	0.62 Недостоверно	1.88	44
2.36 Слабо достоверно	6.9 Достоверно	6.9 Достоверно	8.6 Достоверно	1.9	-
8.4 Достоверно	-	-	1.0 Недостоверно	1.72	66
2.23 Достоверно	3.1 Достоверно	1.6 Недостоверно	1.1 Недостоверно	1.72	60
3.31 Слабо достоверно	-	-	1.9 Слабо достоверно	1.75	-
5.32 Достоверно	3.98 Достоверно	6.5 Достоверно	4.00 Достоверно	1.71	-
5.67 Достоверно	8.00 Достоверно	10.5 Достоверно	10.6 Достоверно	1.71	-
7.54 Достоверно	11.3 Достоверно	3.3 Слабо достоверно	7.2 Достоверно	1.8	-
8.07 Достоверно	6.25 Достоверно	7 Достоверно	14.5 Достоверно	1.76	-
3.62 Достоверно	-	-	0.72 Недостоверно	1.76	63
4.47 Достоверно	-	-	0.02 Недостоверно	1.83	1500

соответствующих коэффициентов корреляции;  $t_{\alpha}$  — предельное значение критерия достоверности при данном  $\alpha$ ;  $n'$  — количество генеративных побегов, необходимое для достижения достоверности.

некоторых Бобовых. Потенциальная продуктивность растений тесно связана с их систематическим положением. Для каждого семейства существуют свои пределы потенциальной продуктивности. Верхний предел потенциальной продуктивности, которого растения достигают в оптимальных условиях, можно рассматривать как систематический признак вида.

У многих изученных растений в благоприятные годы значительная часть семян развивается в семена (50–80%). Наибольший процент семяобразования (более 80) имеют растения с небольшим числом семян на генеративном побеге. Это в основном виды, способные к автогамии и гейтогамии (представители родов *Draba*, *Eutrema*, *Potentilla*, *Luzula*, *Arnica*), что свидетельствует о наибольшей эффективности самоопыления в Арктике по сравнению с другими способами опыления.

Самый низкий процент семяобразования – у злаков, а также у *Papaver pulvinatum* и *Androsace bungeana*.

Абсолютные величины условно-реальной продуктивности в теплые годы тоже достаточно большие (100–800 семян на генеративный побег). Наибольшие показатели отмечены у видов рода *Saxifraga* и представителя Крестоцветных – *Erysimum pallasii*. Высокую условно-реальную продуктивность имеют также ивы и Норичниковые.

Однако не всегда потенциальные возможности растений успешно реализуются. В холодные годы у большинства растений семена не созревают и реальная продуктивность равна нулю. Но и в теплые годы семена многих видов поедаются насекомыми или поражаются грибами. Это значительно снижает реальную продуктивность. Наибольшие показатели реальной продуктивности имеют растения с высокой потенциальной продуктивностью, семена которых в большей своей части (более 70%) нормально развиты, созревают в течение года и не поражаются насекомыми.

Нерегулярность в образовании и созревании семян является характерной чертой плодоношения арктических растений. В связи с этим приобретает большое значение качество семян, главным образом их жизнеспособность.<sup>12</sup>

Математическая обработка полученных данных показала, что для определения семенной продуктивности у наиболее распространенных видов с достаточной точностью (для уровня значимости 0,1) требуется небольшое число побегов (7–40). Для каждого растения необходимо разное их количество. Выявление же зависимостей между элементами семенной продуктивности (потенциальной, условно-реальной и реальной) требует значительно большей повторности (для большинства видов – 40–70 побегов, для некоторых – более 1000).

---

<sup>12</sup> Изучению жизнеспособности семян арктических растений будет посвящена особая статья.

- А н т о н о в а Л.А. Особенности антропоэкологии спутников широколиственного леса. – Вопросы антропоэкологии. Матер. к симпозиуму по антропоэкологии (26–30 мая 1969 г., Пермь). Л., „Наука“, 1969, с.8–9.
- Б а д р и т д и н о в а Р.С. Экология цветения и семенная продуктивность некоторых эдификаторов крупнозлаковой полусаванны. – Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук, 1969, № 1, с.35–43.
- Б а р а й н и к о в а Э.Э. Экология семенного размножения некоторых видов рода *Hedysarum* L. Автореф. канд. дис. Пермь, 1972.
- Б е д е й М.И. Плодоношение овсяниц в естественных фитоценозах Украинских Карпат. – Укр. бот. журн., 1967, т.26, № 4, с.41–46.
- В а й н а г и й И.В. Биология генеративного размножения травянистых растений Украинских Карпат. Автореф. канд. дис. Киев, 1962.
- В а й н а г и й И.В. Зависимость потенциальной плодовитости и семенной продуктивности белоуса торчащего (*Nardus stricta*) от условий произрастания популяции. – Тез. докл. XX науч. сессии. Секц. биол. наук. Черновцы, 1964, с.175–177.
- В а й н а г и й И.В. Генеративное размножение некоторых кормовых злаков в Украинских Карпатах. – Пробл. бот., 1965, т.7, с.71–87.
- В а й н а г и й И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. – Растит. ресурсы, 1973, т.9, вып.2, с.287–296.
- Г о г и н а Е.Е. Семенная продуктивность некоторых эдификаторов высокогорных лугов Юго-Осетии. – Бот. журн., 1960, т.45, № 9, с.1330–1336.
- Г о л у б е в а И.В. Динамика семенной продуктивности популяций клевера горного (*Trifolium montanum* H.) и ковыля перистого (*Stipa pennata*) в разных фитоценологических условиях луговой степи. – Бот. журн., 1968, т.53, № 11, с.1604–1616.
- Д ж а л и л о в а А.О. Вегетативное и семенное размножение *Alchemilla pasteralis* Buser, в луговом ценозе. – Бот. журн., 1965, т.50, № 11, с.1611–1621.
- Д ж а л и л о в а А.О. О значении определения семенной продуктивности при установлении общего веса надземной биомассы лугового сообщества. – Бот. журн., 1966, т.51, № 11, с.1593–1596.
- К а й г о р о д о в а М.С. Антропоэкология растений Полярного Урала. Автореф. канд. дис. Пермь, 1972.
- К р ы л о в а Н.П. Семенное размножение клеверов красного и розового на природных заливаемых лугах в пойме р.Оки. –



- В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап. УГПИ, 1965, т. XX, вып. 6, с. 172-182.
- Кузнецова М. С. Антэкология растений тундр Полярного Урала. - Вопросы антэкологии. Матер. к симпозиуму по антэкологии (26-30 мая 1969 г., Пермь). Л., „Наука“, 1969, с. 30-31.
- Кузнецова М. С. Антэкология некоторых основных компонентов ракомитриевой тундры Полярного Урала. - Уч. зап. Пермск. гос. ун-та, 1970, № 206. Биология, с. 47-57.
- Левина Р. Е. Биология семенного размножения как научная проблема. - В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап. УГПИ, 1965, т. XX, вып. 6, с. 38-55.
- Навашин С. Г. Причины невсхожести семян березы и ольхи. - Избр. труды, т. I. М.-Л., Изд. АН СССР, 1951. 301 с.
- Нежевенко Г. И. Географическая изменчивость семенной продуктивности *Rosa rugosa* T. & G. Растит. ресурсы, 1968, т. IV, вып. 1, с. 28-36.
- Никитина К. К. О семенном размножении спорыша. - Учен. зап. УГПИ, 1965, вып. 6, с. 31-37.
- Носова Л. И. О семенной продуктивности *Artemisia rhodantha* Rupr. на Восточном Памире. - В кн.: Природные условия и реконструкция растительности Памира. Душанбе, 1970, с. 107-121.
- Носова Л. И. Урожай семян полыни розовоцветковой *Artemisia rhodantha* Rupr. на Памире. - Бот. журн., 1972, т. 57, № 2, с. 254-259.
- Погребняк А. И. Семенная продуктивность некоторых кормовых злаков в окрестностях г. Черновцов. - Тез. докл. XX научн. сессии Черновицк. ун-та. Секция биол. наук, 1964, Черновцы.
- Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. - В кн.: Полевая геоботаника, вып. II. М.-Л., Изд. АН СССР, 1960, с. 249-262.
- Сахарова А. С. Биологические особенности семенного размножения сирени. - В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап. УГПИ, 1965, т. XX, вып. 6, с. 191-198.
- Старикова В. В. Методика изучения семенной продуктивности на примере эспарцета. - Бот. журн., 1963, т. 48, № 5, с. 696-698.
- Старикова В. В. Семенная продуктивность эспарцета песчаного. - В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап. УГПИ, 1965, т. XX, вып. 6, с. 55-56.
- Старикова В. В. Семенная продуктивность некоторых видов бобовых в условиях луговой степи. - Автореф. канд. дис. Саратов, 1967.
- Сырокомская И. В. Зависимость семенной продуктивности некоторых эдификаторов полупустынных сообществ от метеорологических условий. - Пробл. бот., 1962, вып. 6, с. 410-416.

- Т а х т а д ж а н А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.-Л., „Наука“, 1964. 236 с.
- Т о м и л и н Б. А. Некоторые сведения о географическом распространении и экологии грибов Таймырского стационара. – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып.1. Л., „Наука“, 1971, с.130–135.
- Х е й н В. И. О продукции семян некоторых луговых растений в Эстонской ССР. – В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч.зал. УГПИ, 1965, т. XX, вып.6, с.68–80.
- Х о д а ч е к Е. А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра. – Бот. журн., 1970, т.55, № 7, с.995–1007.
- Х о д а ч е к Е. А. К биологии цветения и плодоношения растений Западного Таймыра. – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.83–106.
- Х о д а ч е к Е. А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л., 1974.
- Ч е р н о в Ю. И. Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Западного Таймыра. – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.166–179.
- Ш а м у р и н В. Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. – В кн.: Приспособления растений Арктики к условиям среды. М.-Л., „Наука“, 1966, с.5–125.
- Ш а м у р и н В. Ф., Т и х м е н е в Е. А. О цветении и плодоношении норчниковых и бобовых на о.Врангеля. – Вопросы антропоэкологии. Матер. к симпозиуму по антропоэкологии (26–30 мая 1969 г., Пермь). Л., „Наука“, 1969, с.65–66.
- P e r t t u l a U. Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in der Wald-Hain. – In: Wiesen und Hainfelsen vegetation. Helsinki, 1941, p.388.
- S o y r i n k i N. Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Laplands. – Ann. Bot. Soc. Zool. – Bot. Fenn. Vanamo, 1938–1939, v.14, N 1, p.404.

ТОНКАЯ СТРУКТУРА ДВУХ РЕДКИХ ВИДОВ РОДА  
*Nitzschia* Hass. ИЗ ВОДОЁМОВ ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА

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

---

Изучение диатомовых водорослей в водоемах Западного Таймыра, проведенное в летний период 1974 г., показало, что род *Nitzschia* представлен здесь довольно значительным количеством видов и обильным их развитием. Применение трансмиссионного электронного микроскопа позволило выявить 18 видов этого рода, характеристики и микрофотографии которых приводятся в отдельной статье (Михайлов, 1976).

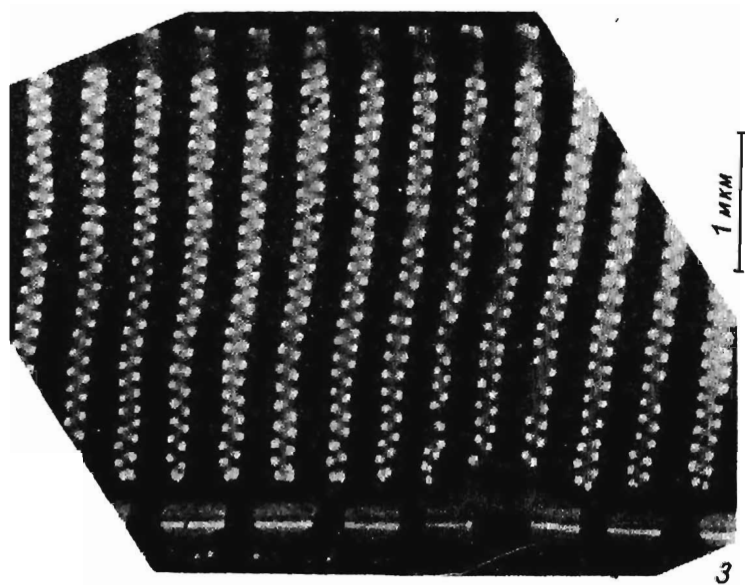
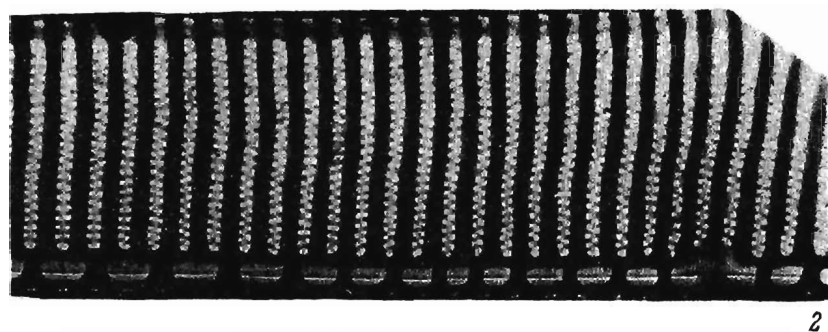
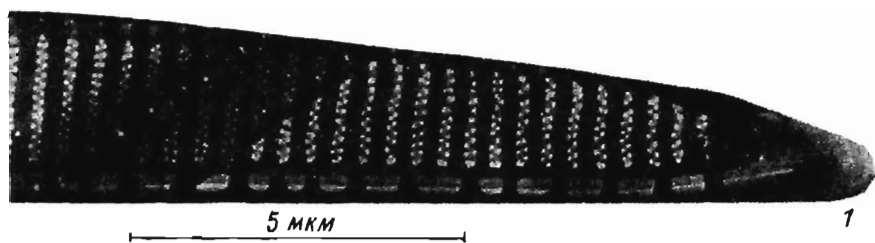
*N.heimii* и *N.turgidula* впервые найдены на территории СССР и в пресных водах. В связи с этим считаем необходимым привести их подробное описание, так как в отечественной литературе сведения о морфологии и распространении этих видов отсутствуют. Кроме того, эти виды обладают своеобразной морфологической структурой. Такое строение панциря характерно для представителей группы *Pseudonitzschia* Perr. По этой причине Х. Перагалло и М. Перагалло (Peragallo, Peragallo, 1897-1908) выделили их в самостоятельный род, а позднее Хустедт (Hustedt, 1958) перевел *Pseudonitzschia* в ранг секции рода *Nitzschia*. Некоторые исследователи и теперь считают *Pseudonitzschia* самостоятельным родом (Helmcke, Krieger, 1954), однако наличие у изученных видов типичного канала-шва (табл. I, 3, II, 4) подтверждает точку зрения Хустедта.<sup>1</sup>

*N.heimii* описана в образцах из Антарктической зоны близ Земли Адели (Manquin, 1957, 1960). Кроме того, этот вид был найден в фитопланктоне Атлантики от 44° до 61° северной широты (Hustedt, 1958) и на севере Антарктики (Hasle, 1965).

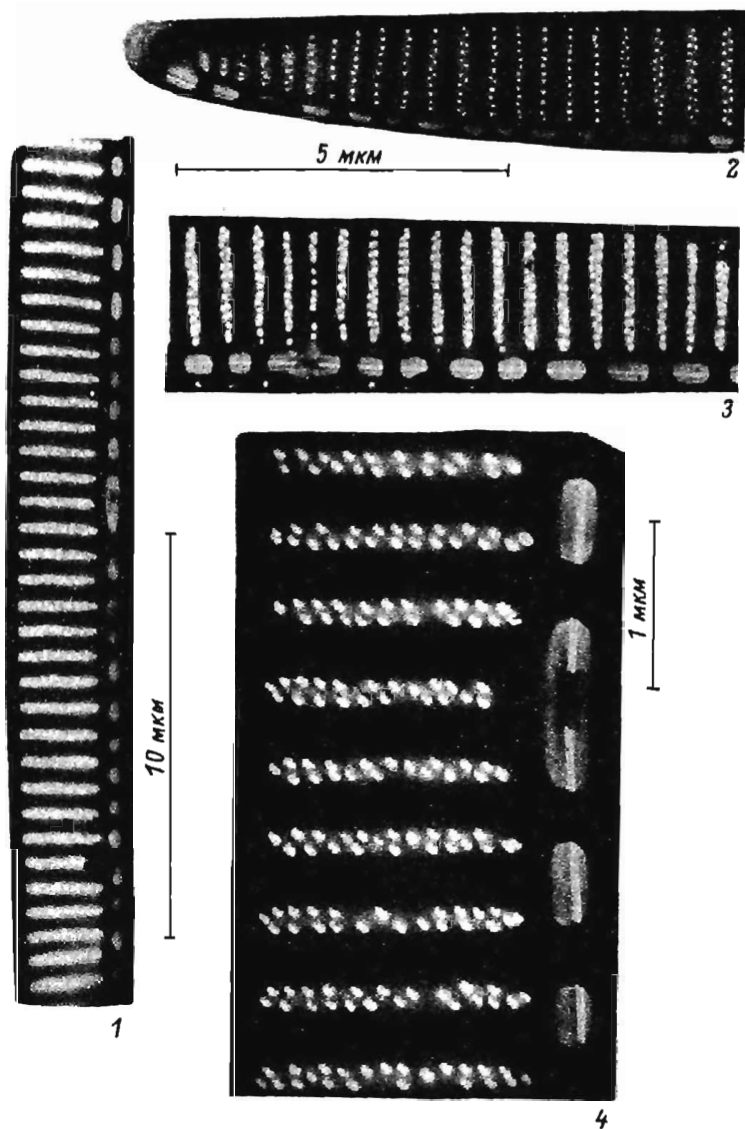
*N.turgidula* описана Хустедтом из фитопланктона антарктической зоны Атлантики (Hustedt, 1958). Позднее она была найдена в субантарктической зоне между 53° и 62° с. ш. (Hasle, 1965).

---

<sup>1</sup> Снимки *N.heimii* и *N.turgidula* сделаны автором посредством трансмиссионного электронного микроскопа Tesla BS-242.



Т а б л и ц а I. *Nitzschia heimii*. 1 - конец створки; 2 - середина створки (x 2600); 3 - фрагмент створки (x 4300).



Т а б л и ц а II. *Nitzschia turgidula*. 1 - фрагмент створки (x1600); 2 - конец створки (x2600); 3, 4 - фрагменты створки (x2600 и x4300).

*Nitzschia turgidula* Hust. (табл. II). Hustedt, 1958, p.182, pl.13, fig.172.

Створки узколанцетные, равномерно удлиненные к усеченным концам, 49–62 мкм длиной, 2,5–3 мкм шириной. Киль хорошо выражен, расстояние между срединными фибулами увеличено, что свидетельствует о присутствии ложного узелка.<sup>2</sup> На внешней стенке канала-шва заметна продольная шель (табл. II, 4). Фибул 12–13, штрихов 20–22 в 10 мкм. Отношение числа штрихов к числу фибул ( $K$ ) – 1.7. В промежутке между грубыми ребрами: два ряда довольно нерегулярно расположенных ареол. У концов створки ареолы могут быть и в одном ряду.

Солоноватоводный, антарктический и, вероятно, арктический вид. На Таймыре найден в составе обрастаний в озере на полигональном болоте, единично.

*Nitzschia heimii* Manquin (табл. I). Manquin, 1957, p.131, pl.6, fig.43.

Колонии из двух–трех клеток, реже встречаются в виде одиночных клеток. Створки линейные, с закругленными концами, 65–70 мкм длиной, 4,3–5 мкм шириной. Киль эксцентрический, более грубый по сравнению с остальной частью створки. Две срединные фибулы расставлены более широко, чем остальные, образуют ложный узелок. Расстояние между ними 1,4–1,5 мкм. Фибулы в количестве 14–16, штрихи 26–30 в 10 мкм.  $K$  – 1,9.

Солоноватоводный, антарктический и, вероятно, арктический вид. На Таймыре обнаружен в обрастаниях мхов и осок на залитом водой полигональном болоте при температуре воды 2–4°С, довольно редко.

Таким образом, благодаря электронномикроскопическому изучению установлено морфологическое сходство между *N. heimii* и *N. turgidula*. Оба вида имеют близкие числа фибул и штрихов, их общей характерной особенностью является присутствие ложного узелка и перфораций на внешней стенке канала-шва.

Вместе с тем эти виды имеют различный коэффициент отношения штрихов к фибулам, что, на наш взгляд, свидетельствует об их таксономической самостоятельности и может служить константным признаком для их различия. Кроме этого, *N. turgidula* обладает по сравнению с *N. heimii* более грубой структурой поперечных ребер и большей степенью их окремнения. Ареолы у *N. turgidula* расположены в рядах более нерегулярно. На одной створке, чаще

---

<sup>2</sup> Вместо термина „килевая точка“ мы употребляем новый термин „фибула“ в соответствии с международной терминологией (см.: Beiheft zur Nova Hedvigia, 1975).

у ее концов, между соседними ребрами может быть как два, так и один ряд ареол (табл. li, 2).

*N. turgidula* и *N. heimii* найдены вместе с *N. polaris* и *N. frigida*, которые также считаются солоноватоводными. Причина обитания этих видов в обрастаниях может быть связана с возможным засолением почвы на болоте, а также с повышенной концентрацией биогенных элементов в результате посещения мелководий озера леммингами, которых привлекает в изобилии растущая на них молодая осока.

## Л и т е р а т у р а

- М и х а й л о в В. И. Новые данные о роде *Nitzschia* Hass. в водоемах Западного Таймыра. - Бот. журн., 1976, т. 61, № 7, с. 950-954.
- В e i s c h e f f zur Nova Hedwigia, heft 53, 1975. 364 p.
- H a s l e G. R. *Nitzschia* and *Fragillariopsis* species studied in the light and electron mikrosopes. - Skr. Norske Vidensk. Akad., 1965. 45 p.
- H e l m k e J. G., K r i g e r W. Diatomeenschalen in elektronenmikroskopischen Bild, B. II. Berlin, 1954, p. 1-24.
- H u s t e d t F. Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik. Deutsche Antarktische Expedition 1938-1939. - Wiss. Ergeb., 1958, v. 2, p. 103-191.
- M a n q u i n E. Premier invetaire des Diatomees de la Terre Adelie. Antarctique especes novellis. - Rev. Algol. N.S., 1957, v. 3, p. 111-134.
- M a n q u i n E. Les Diatomees de la Terre Adelie. Campagne du "Commandant Charcot". - Ann. Sci. Nat. Bot., 1960, v. 12, p. 223-363.
- P e r a g a l l o H., P e r a g a l l o M. Diatomees marines de France et des districts maritimes voisins. Grez-sur-Loing, 1897-1908. 557 p.

## О МИКОФЛОРЕ ТУНДРОВЫХ ПОЧВ ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА

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

---

Исследования по микофлоре почв Крайнего Севера немногочисленны. Некоторые сведения по микроскопическим почвенным грибам тундры можно найти в работах ряда микробиологов: Бэртеля (Barthel, 1922), Казанского (1932), Крисса (1947), Сушкиной и Рыжковой (1956), Сушкиной (1960), Мишустинной и Мирзоевой (1964, 1966), Иверсена (Ivarson, 1965), Паринкиной (1971). Непосредственно изучению микофлоры тундровых почв посвящены работы Нильсена (Nielsen, 1930), Кука и Форнела (Cooke, Fournell, 1960), Кобаяси с соавторами (Kobayasi et al., 1968), Лисинной-Кулик (1969), Хейс (Hayes, 1972, 1973), Даудинга (Dowding, 1974), Фленагана и Скарбороу (Flanagan, Scarborough, 1974), Миллер и Лаурсена (Miller, Laursen, 1974).

В настоящей статье приводятся результаты исследования микофлоры тундровых почв Таймырского биоценологического стационара, расположенного на правом берегу реки Пясины, в ее среднем течении, в окрестностях пос. Тарей ( $70^{\circ}$  с.ш.). Пробы почв отобраны 22–25 июля 1968,<sup>1</sup> 1971 и 1972 гг. и 19 августа 1972 г.

Таймырский биогеоценологический стационар находится в северной части подзоны типичных тундр. Продолжительность снежного периода здесь 8 месяцев. Среднесуточная температура января около  $-35^{\circ}\text{C}$ . Глубина снежного покрова в плакорных условиях не превышает 50–60 см. Только в течение 3.5 месяцев преобладают положительные температуры (среднесуточная температура июля в 1968 г. была  $5.7^{\circ}$ , в 1971 г. –  $7.1^{\circ}$ , в 1972 г. –  $7.3^{\circ}$ ). Для района характерно повсеместное распространение вечной мерзлоты. Глубина ее залегания, по данным Н. В. Матвеевой (1971), в мелкобугорковой тундре 60 см, в пятнистой тундре – 60–75 см, в полигональном болоте – 45–50 см, на крутом склоне берега реки Пясины (ярах) – 130–140 см.

Наиболее характерными и распространенными ландшафтами являются дриадово-осоково-моховые тундры, представленные двумя вариантами: мелкобугорковыми и пятнистыми. Доминантами растительного покрова пятнистых тундр являются: из цветковых –

---

<sup>1</sup> Пробы почв в 1968 г. отобраны Б. А. Томилиным, исследовались автором.



*Dryas punctata* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, из мхов — *Hylocomium splendens* var. *alascanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*. Мелкобугорковатые тундры по составу доминантов практически не отличаются от пятнистой тундры, лишь из мхов добавляется *Ptilidium ciliare* (Матвеева, 1968). Для трещинокватой пятнистой тундры характерны тундровые глеевые задернованные пропитанно-гумусовые почвы (на валиках), тундровые остаточно-глеевые пропитанно-гумусовые (на пятнах) и болотно-тундровые торфяно-перегнойные оглеенные (в ложбинках). Почвенный комплекс мелкобугорковатых тундр представлен двумя вариантами почв: тундровой перегнойно-глеевой пропитанно-гумусовой почвой нанобугорков и тундровой глеевой пропитанно-гумусовой почвой межбугорковых понижений (характеристика почв дается по Игнатенко, 1971). Кроме вышеуказанных типов тундр, пробы почв отбирались на пятнисто-трещинокватой мохово-дриадовой тундре останцевого холма, на его вершине (тундровая перегнойно-слабооглеенная почва), под куртиной ерника на приподнятой части полигона в полигональной ивнячково-пушицево-моховой заболоченной тундре (болотно-тундровая торфянисто-глеевая почва), на полигональном осоково-моховом болоте (в мочажинах — болотно-мерзлотные торфяно-глеевые почвы, на валиках — болотно-тундровые торфянисто-глеевые почвы под осоково-ивнячково-моховыми группировками), в нижней части крутого склона берега реки Пясины (в ярах, тундрово-дерновая глеевая почва) под злаково-разнотравным сообществом с большим количеством бобовых и моховым напочвенным покровом, на возвышенности Даксатас (абсолютная высота 100–150 м), где растительность крайне разрежена. Подробная характеристика почв Таймырского биогеоценологического стационара дана в работе И. В. Игнатенко (1971).

При закладывании разрезов мы старались следовать элементам нанорельефа. Разрезы закладывались в пятнистой тундре на пятне, валике и в ложбинке; в мелкобугорковатой тундре — на бугре и в ложбинке; в полигональном осоково-моховом болоте — в мочажине и на валике. Пробы почв отбирались из различных горизонтов почвенного профиля до уровня залегания мерзлоты (в момент взятия), за исключением возвышенности Даксатас, где почвы брались с глубины 0–10 см. Пробы отбирались по стандартной методике. Поскольку мочажины полигонального болота покрыты водой, взятие здесь проб почвы производилось следующим образом: лопатой выкапывался четырехугольник почвы и из него по профилю брались пробы почв. Почвы помещались в двойные стерильные пакеты из бумаги „Крафт“. В 1968 г. образцы сушились в помещении у теплой печи, а в 1971 и 1972 гг. — на воздухе. Образцы исследовались в Лаборатории микологии Ботанического института АН СССР не позже чем через 2 месяца со дня их взятия.<sup>2</sup> Почвы высевались в виде

<sup>2</sup> У нас есть основания полагать, что количественный и качественный состав грибов, полученных из высушенных почв, близок

водно-почвенной суспензии на сусло-агар и Чапек-агар с pH 3,8–4,0 и на сусло-агар со стрептомицином с pH 5,4–6,0. Пробы почв возвышенности Даксатас просеивались через стерильное металлическое сито с диаметром отверстия 2 мм.

Тундровые почвы Таймырского стационара бедны грибами в количественном отношении (табл.1). Численность их колеблется в верхнем горизонте А от 5,01 до 0,05 тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы. С глубиной численность, как правило, понижается, и в слое почвы, лежащем непосредственно над мерзлотой, нам в ряде случаев вообще не удалось выделить грибов, то есть при посеве почвенной болтушки на питательные среды рост грибов отсутствовал.

Наиболее богатой во флористическом отношении оказалась пятнистая дриадово-осоково-моховая тундра; здесь обнаружен 28 вид почвенных микроскопических грибов (табл.2). Богатство видового состава микроскопических грибов почв пятнистых тундр связано с наличием здесь хорошо выраженного нанорельефа и, следовательно, с большим разнообразием экологических условий. Эта же закономерность отмечена Н. В. Матвеевой (1970) для высших растений.

В почве пятна найдены грибы: *Mucor hiemalis*, *Aspergillus versicolor*, *Monilia humicola*, *P.casei*, *P.lanosum*, *P.purpurogenum*, *Phoma eupyrena*, *Mycelia sterilia*. Численность грибов здесь настолько мала, что нельзя говорить о количественном преобладании какого-либо вида. В почве ложбинки найдены *Mucor hiemalis*, *Aspergillus clavatus*, *A. niger*, *Monilia humicola*, *Penicillium canescens*, *P.casei*, *P.corymbiferum*, *P.cyaneo-fulvum*, *P.cyclopium*, *P.implacatum*, *P.lanosum*, *P.lilacino-echinulatum*, *P.lividum*, *P.nalgiovense*, *P.nigricans*, *P.notatum*, *P.purpurogenum*, *P.waksmannii*, *Trichoderma lignorum*, *Pestalotia* sp., *Mycelia sterilia*. В количественном отношении преобладал *P.lanosum*. В почве валика обнаружены *Mucor hiemalis*, *Aspergillus repens*, *Botrytis galanthina*, *Monilia humicola*, *Penicillium canescens*, *P.cyclopium*, *P.frequentans*, *P.lanosum*, *P.nigricans* var. *sulfuratum*, *P.palitanis*, *P.spinulosum*, *Ascrophialophora fusispora*, *Phoma eupyrena*, *Mycelia sterilia*. Численность грибов мала, и о количественном преобладании какого-либо вида говорить трудно.

Второе место по количеству видов почвенных микроскопических грибов занимает полигональное осоково-моховое болото (23 вида). В почве валика найдены *Mucor hiemalis*, *Botrytis repens*, *Monilia humicola*, *Oidiodendron gracile*, *Penicillium corymbiferum*, *P.cyclopium*, *P.frequentans*, *P.lano-*

---

к таковому из свежееотобранных проб, так как в 1971 г. нами одновременно со взятием проб проводились выборочные исследования свежих почв в полевой лаборатории.

Т а б л и ц а 1

Количество грибных зародышей (в тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы) в различных типах тундры в июле 1971 г.

Тип тундры и элементы нанорельефа	Глубина мерзлоты, см	Количество грибных зародышей
Т а р е я		
Пятнистая дриадово-осоково-моховая тундра		<u>0.05</u>
Пятно . . . . .	50	0.00
Валик . . . . .	42	<u>0.16</u>
		<u>0.00</u>
		<u>3.10</u>
Ложбинка . . . . .	13	<u>0.09</u>
Мелкобугорковатая дриадово-осоково-моховая тундра		
Бугорок . . . . .	38	<u>0.13</u>
		0.00
		<u>0.98</u>
Ложбинка . . . . .	30	<u>0.00</u>
Пятнисто-трещиноватая мохово-дриадовая тундра останцевого холма		
Ровная задернованная поверхность	57	<u>0.52</u>
		0.00
Полигональная ивнячково-пушицево-моховая заболоченная тундра		
Куртина ерника из приподнятой части полигона . . . . .	18	<u>5.01</u>
		<u>0.13</u>
Полигональное осоково-моховое болото		
Мочажина . . . . .	25	<u>1.64</u>
		ед.
Яры, злаково-разнотравное сообщество . . . . .	70	<u>0.68</u>
		<u>0.29</u>
Д а к с а т а с		
Разреженная растительность на вершине возвышенности . . . . .	-	<u>0.06</u>
		<u>0.00</u>

П р и м е ч а н и е. Над чертой дано количество грибных зародышей в верхнем горизонте почвы А, под чертой - в горизонте, расположенном непосредственно над мерзлотой.

Данные по дриадово-осоково-моховой мелкобугорковатой тундре (ложбинка) относятся к 1972 г.

Т а б л и ц а 2

Микофлора тундровых почв Таймырского стационара

Класс, секция, подсекция, вид	Тарая							Даксатас
	Пятнистая дриадово-осоково-моховая тундра	Мелкобугорковатая дриадово-осоково-моховая тундра	Пятнисто-травянисто-ватая мохово-дриадовая тундра ос-танцзавого холма	Политонанная ив-нячково-пушицево-моховая заболоченная тундра	Политонанльное осоково-моховое болото	Дры, элаково-равно-травное сообщество	Разреженная растительность на вершине возвышенности	
<u>Класс Phycomyces</u>								
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. recurvus</i> Butler . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. plumbeus</i> Bon. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhizopus nigricans</i> Ehr. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Zygorhynchus moelleri</i> Vuill. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<u>Класс Ascomycetes</u>								
<i>Chaetomium</i> sp. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Класс, секция, подсекция, вид	Таря						Даксатас
	Лятинская дриадово-осоково-моховая тундра	Менкобуртоватовая дриадово-осоково-моховая тундра	Лятинско-тешинковатая моховая тундра	Лятинско-тешинковатая моховая тундра	Лятинско-тешинковатая моховая тундра	Лятинско-тешинковатая моховая тундра	
<i>Fungi imperfecti</i>							
<i>Aspergillus clavatus</i> Desm. . . . .	+	+	+	+	+	+	Разреженная растительность на вершине возвышенности
<i>A. niger</i> Tiegh. . . . .	+	+	+	+	+	+	Разреженная растительность на вершине возвышенности
<i>A. repens</i> D By. . . . .	+	+	+	+	+	+	Разреженная растительность на вершине возвышенности
<i>A. versicolor</i> (Vuil.) Tiraboschi . . . . .	+	+	+	+	+	+	Разреженная растительность на вершине возвышенности
<i>Botrytis galanthina</i> Sacc. . . . .	+	+	+	+	+	+	Разреженная растительность на вершине возвышенности
<i>B. reptans</i> Bon. . . . .	+	+	+	+	+	+	Разреженная растительность на вершине возвышенности
<i>Cephalosporium charticola</i> Lindau . . . . .	+	+	+	+	+	+	Разреженная растительность на вершине возвышенности
<i>C. coremioides</i> Raillo . . . . .	+	+	+	+	+	+	Разреженная растительность на вершине возвышенности

Monilia humicola Oud. . . . .	+	-	+	-	+	+	-	+	-	+	-
Oidiodendron flavum Szilvinyi emend. Barron . . . . .	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
O. gracile Oud. . . . .	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Секция Monoverticillata											
Penicillium frequentans Westling	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P. implicatum Biourge . . . . .	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
P. Illacino-echinulatum Abe . . . . .	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P. lividum Westling . . . . .	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P. spinulosum . . . . .	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P. velutinum v. Beyna . . . . .	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
P. waksmannii Zal. . . . .	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Секция Asymetrica											
Подсекция Asymmetrica-Divaricata											
P. canescens Sopp. . . . .	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
P. nalgiovense Laha . . . . .	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	+
P. nigricans (Bain.) Thom . . . . .	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+







Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Класс, секция, подсекция, вид	Тарая							Дахсагас
	Пятнистая дриадово-осоково-моховая тундра	Мелкобугорковатая дриадово-осоково-моховая тундра	Пятнисто-трещинково-моховая тундра	Ватая мохово-дриадовая тундра осоташевого холма	Полигональная ивняково-пушицево-моховая заболоченная тундра	Полигональное осоково-моховое болото	Яры, элаково-разнотравное сообщество	Разреженная растительность на вершине возвышенности
<i>Nigrospora gallarum</i> (Moll.) , Potlajczuk . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ulocladium consortiale</i> (Thum.) Simmons . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fusarium sambucinum</i> Fuck. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pestalotia</i> sp. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Phoma eupyrena</i> Sacc. . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mycelia sterilia</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+

П р и м е ч а н и е. Знак + означает присутствие грибов в почве.

sum, *P.nigricans* var. *sulfuratum*, *P.palitans*, *P.psittacinum*, *P.puberulum*, *P.velutinum*, *Ulocladium consortiale*, *Pestalotia* sp., *Mycelia sterilia*. Количественно преобладали *Monilia humicola* и *Mucor hiemalis*. В почве мочажины найдены *Mucor hiemalis*, *M.plumbeus*, *Rhizopus nigricans*, *Cephalosporium charticola*, *C.coremioides*, *Penicillium lanosum*, *Trichoderma album*, *Alternaria tenuis*, *Diplococcium strictum*, *Phoma eupyrena*, *Mycelia sterilia*. В количественном отношении доминировали *Cephalosporium charticola* и *P.lanosum*.

В почве яров обнаружено 19 видов микроскопических грибов: *Mucor hiemalis*, *M.recurvus*, *Rhizopus nigricans*, *Zygorhynchus moelleri*, *Aspergillus clavatus*, *A.versicolor*, *Cephalosporium charticola*, *Monilia humicola*, *Penicillium canescens*, *P.chrysogenum*, *P.corymbiferum*, *P.cyclopium*, *P.lanosum*, *P.nalgiovense*, *P.steckii*, *Nigrospora gallarum*, *Fusarium sambucinum*, *Phoma eupyrena*, *Mycelia sterilia*. Численно преобладали *P.lanosum* и *P.nigricans*.

Из почв под куртиной ерника на приподнятой части полигона в полигональной изнячково-пушицево-моховой тундре выделено 19 видов грибов: *Mucor hiemalis*, *Rhizopus nigricans*, *Zygorhynchus moelleri*, *Botrytis galanthina*, *B.reptans*, *Cephalosporium charticola*, *Oidiodendron flavum*, *Penicillium canescens*, *P.corymbiferum*, *P.cyclopium*, *P.lanosum*, *P.nalgiovense*, *P.puberulum*, *P.roquefortii*, *P.tardum*, *P.implicatum*, *Trichoderma album*, *Pestalotia* sp., *Phoma eupyrena*, *Mycelia sterilia*. Количественно преобладал *P.lanosum*.

В почве дриадово-осоково-моховой мелкобугорковатой тундры найдено 16 видов микроскопических грибов. В почве ложбинки обнаружены: *Botrytis galanthina*, *Penicillium cyclopium*, *P.frequentans*, *P.lanosum*, *Pestalotia* sp., *Mycelia sterilia*. Количественно доминировал *P.lanosum*. В почве бугра найдены *Mucor hiemalis*, *M.plumbeus*, *Rhizopus nigricans*, *Aspergillus clavatus*, *A.versicolor*, *Botrytis galanthina*, *Cephalosporium charticola*, *Penicillium cyclopium*, *P.frequentans*, *P.lanosum*, *P.nalgiovense*, *P.nigricans*, *P.puberulum*, *P.solitum*, *Pestalotia* sp., *Chaetomium* sp., *Mycelia sterilia*. Численно преобладал *P.lanosum*.

В почве пятнисто-трещинокватой мохово-дриадовой тундры останцевого холма обнаружено 12 видов микроскопических грибов: *Mucor hiemalis*, *Cephalosporium charticola*, *Monilia humicola*, *Oidiodendron gracile*, *Penicillium cyclopium*, *P.granulatum*, *P.lanosum*, *P.palitans*, *P.psittacinum*, *P.tardum*, *P.waksmannii*, *Phoma eupyrena*, *Mycelia sterilia*. Количественно преобладал *P.lanosum*.

Из почвы с вершины возвышенности Даксатас выделено 5 видов микроскопических грибов: *Mucor hiemalis*, *Penicillium lanosum*, *P.notatum*, *Pestalotia* sp., *Phoma eupyrena*, *Mycelia sterilia*.

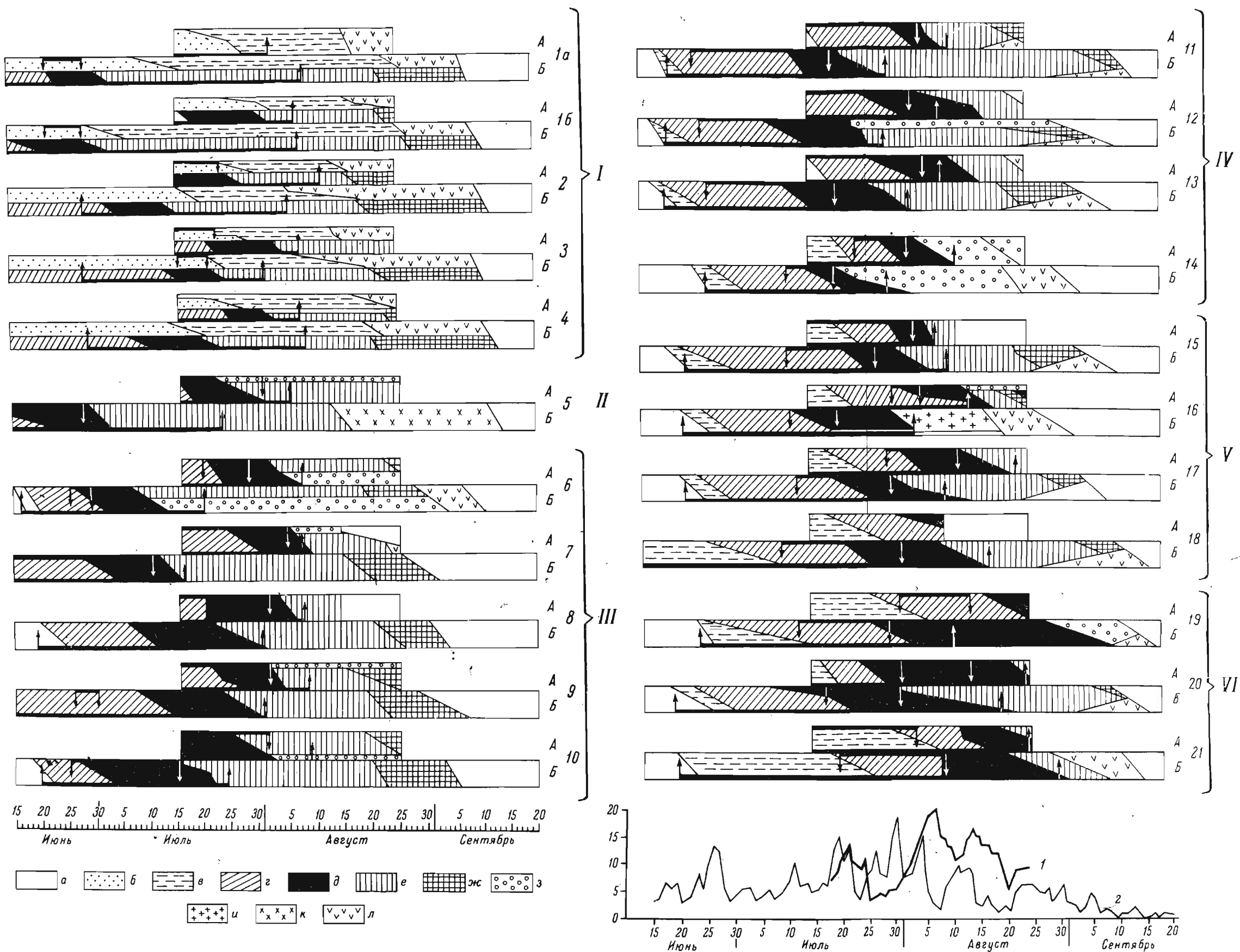


Рис. 1. Фенологическое развитие, длительность и интенсивность роста растений.

I-VI - группы по фенологическому развитию и длительности роста. А - спектр развития в 1971 г., Б - в 1972 г. Виды растений: 1а - *Salix arctica* (на бровке надпойменной террасы), 1б - *S. arctica* (в ложбине яров), 2 - *S. reptans*, 3 - *S. pulchra*, 4 - *Betula nana*, 5 - *Carex ensifolia*, 6 - *Dryas punctata*, 7 - *Oxytropis middendorffii*, 8 - *Ranunculus borealis*, 9 - *Polemonium boreale*, 10 - *Pedicularis cederi*, 11 - *Papaver pulvinatum*, 12 - *Pachypleurum alpinum*, 13 - *Pedicularis verticillata*, 14 - *Rubus chamaemorus*, 15 - *Saxifraga punctata*, 16 - *Potentilla stipu-*

*laris*, 17 - *Valeriana capitata*, 18 - *Artemisia tilesii*, 19 - *Delphinium middendorffii*, 20 - *Tripleurospermum phaeocephalum*, 21 - *Arctagrostis arundinacea*. а - период покоя; б - разворачивание листьев; в - вегетация (выход злаков в трубку); г - бутонизация (колошение у злаков); д - цветение; е - семена невызревшие; ж - семена вызревшие; з - плоды не завязавшиеся; и - завязи засохшие; к - головня на плодах осоки; л - осеннее расцветивание и отмирание листья. Стрелки вверх - общая длительность роста; стрелки вниз - период максимальных приростов. Внизу справа - ход среднесуточных температур: 1 - в 1971 г., 2 - в 1972 г. (данные метеостанции Усть-Тареев).

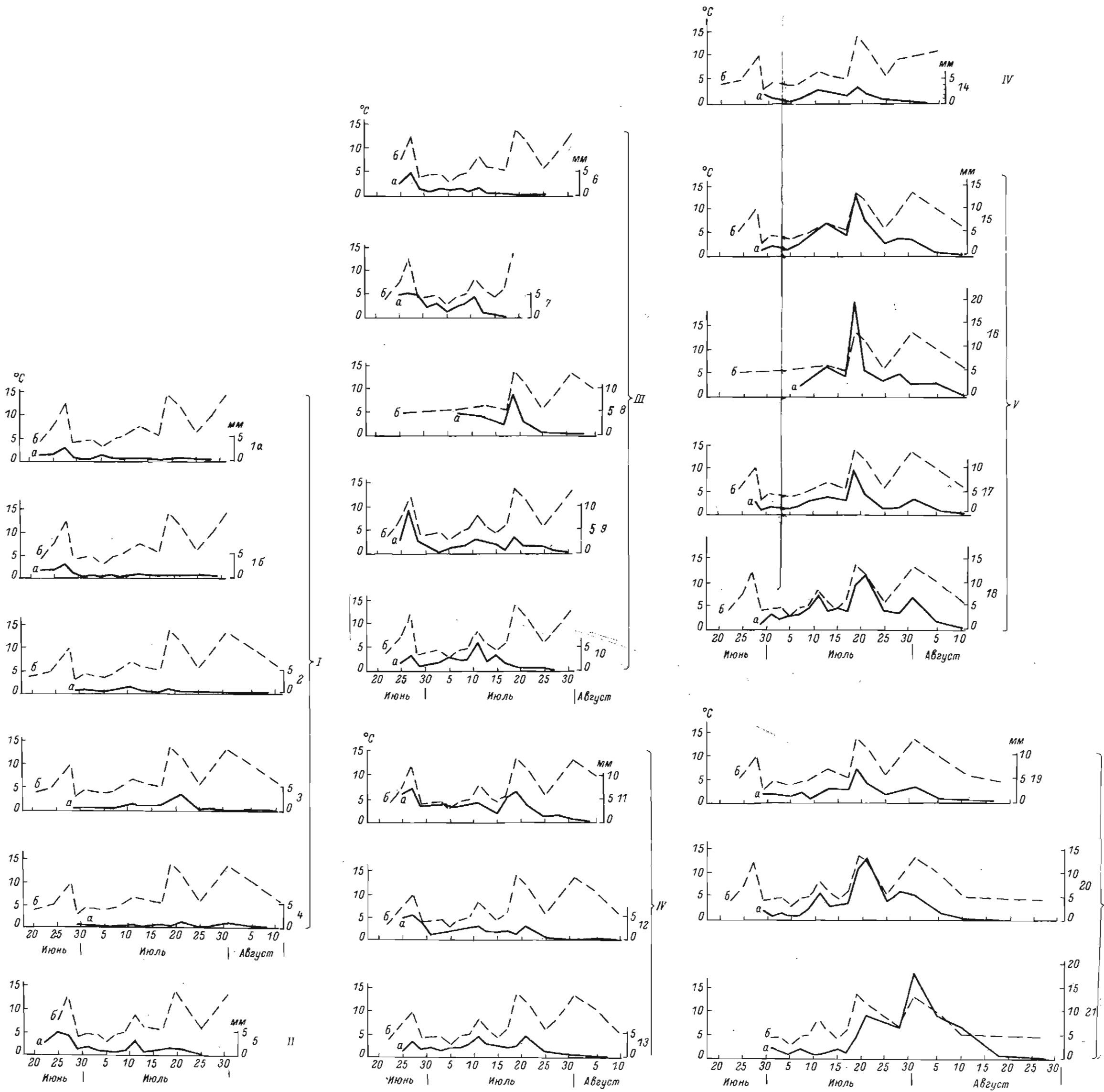


Рис.2. Зависимость роста растений от температуры (1972 г.).

а - прирост растений; б - ход температуры. Остальные обозначения те же, что на рис.

В почве пятнистой дриадово-осоково-моховой тундры обнаружены *Aspergillus niger*, *A. repens*, *Penicillium cyaneofulvum*, *P. casei*, *P. lilacino-echinulatum*, *P. lividum*, *P. purpurogenum*, *P. spinulosum*, *Trichoderma lignorum*, *Acrophialophora fusispora*, не найденные в остальных типах тундры. *Penicillium solitum* и *Chaetomium* sp. встречаются лишь в почве мелкобугорковатой дриадово-осоково-моховой тундры; *Penicillium granulatum* - только в почве пятнисто-трещиноватой мохово-дриадовой тундры останцевого холма; *P. roquefortii*, *Oidiodendron flavum* - в почве полигональной ивнячково-пушицево-моховой заболоченной тундры; *Cephalosporium coremioides*, *Penicillium velutinum*, *Alternaria tenuis*, *Diplococcium strictum*, *Ulocladium consortiale* - лишь в почве полигонального осоково-мохового болота. Только в почве яров найдены грибы: *Mucor recurvus*, *Penicillium chrisogenum*, *P. steckii*, *Nigrospora gallarum*, *Fusarium sambucinum*.

Как видно из табл. 2, наиболее распространенными видами оказались *Mucor hiemalis*, *Penicillium lanosum* и *P. cyclopium*, наблюдавшиеся во всех типах исследованных тундр, *Cephalosporium charticola*, обнаруженная в почвах мелкобугорковатой дриадово-осоково-моховой тундры, пятнисто-трещиноватой мохово-дриадовой тундры останцевого холма, под куртиной ерника в полигональной ивнячково-пушицево-моховой заболоченной тундре и в почве полигонального осоково-мохового болота.

В почвах исследованного районе чаще других можно обнаружить грибы рода *Penicillium*. По количеству видов на первом месте стоит секция *Asymmetrica* (17 видов). Секция *Monoverticillata* представлена 7 видами, а секция *Biverticillata-Symmetrica* - 2 видами. О преобладании видов секции *Asymmetrica* в северных почвах уже известно из ряда литературных источников (Сизова, 1953; Мишустин, Пушкинская, Теплякова, 1961, и др.). Однако Лисина-Кулик (1969) отмечает, что в тундровых почвах окрестностей г. Воркуты преобладают представители секции *Monoverticillata*.

## Л и т е р а т у р а

- И г н а т е н к о И. В. Почвы основных типов тундровых биогеоценозов Западного Таймыра (на примере стационара Ботанического института АН СССР). - В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1971, с. 57-108.
- К а з а н с к и й А. Ф. К микофлоре Новой Земли. - Труды Полярной комиссии АН СССР, 1932, № 7, с. 79-108.
- К р и с с А. Е. Микроорганизмы тундровых и полярнопустынных почв Арктики. - Микробиология, 1947, т. 16, в. 5, с. 437-448.
- Л и с и н а - К у л и к Е. С. Микофлора тундровых и таяжных почв Севера СССР. - Научн. докл. высш. шк. Биол. науки, 1969, № 8, с. 144-149.

- М а т в е е в а Н.В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр). - Ботан. журн., 1968, т.53, № 11, с.1588-1604.
- М а т в е е в а Н.В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр). Автореф. канд. дис. Л., 1970.
- М а т в е е в а Н. В. Динамика оттаивания мерзлоты в тундрах Западного Таймыра. - В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1971, с.45-57.
- М и ш у с т и н Е.Н., М и р з о е в а В.А. Микофлора северных почв. Проблемы Севера. - Природа, 1964, в.8, с.170-200.
- М и ш у с т и н Е.Н., М и р з о е в а В.А. Микофлора почв Севера СССР. - В кн.: Микофлора почв северной и средней части СССР. М., „Наука“, 1966, с.24-54.
- М и ш у с т и н Е.Н., П у ш к и н с к а я О.И., Т е п л я к о в а З. Ф. Эколого-географическое распространение почвенных грибов. - Труды Ин-та почвовед. АН Казахской ССР, 1961, т.12, с.3-64.
- П а р и н к и н а О.М. К микробиологической характеристике некоторых почв Западного Таймыра. - В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1971, с.108-116.
- С и з о в а Т.П. Географическая зональность в распространении пенициллов и эволюция в пределах этого рода. - Бюл.МОИП. Отд. биол., 1953, т.58, в.1, с.71-76.
- С у ш к и н а Н.Н. Об особенностях микофлоры арктических почв. - Почвоведение, 1960, № 4, с.57-67.
- С у ш к и н а Н.Н., Р ы ж к о в а П.С. О микофлоре почв западного побережья Новой Земли. - ДАН СССР, 1956, т.106, № 5, с.914-916.
- B a r t h e l Ch. Recherches bactériologiques sur le sol et sur les matières fécales des animaux polaires du Groenland septentional. Den II. - Thule Ekspedition-ti Grönlands. Nordkyst 1916-1918, N 1. Saertryk of Meddelelser om Grönland. LXIV, København, 1922 (цит. по: Крисс, 1947).
- C o o k e W.D., F o u r n e l l H.I. Some soil fungi from on Alaskan tundra area. - Arctic, 1960, v.13, N 4, p.266-270.
- D o w d i n g P. Some relationships between fungi and their environment in tundra regions. - In: Soil organisms and decomposition in tundra. Proc. microbiol decompos. invertebrate working groups meeting. Stockholm, 1974, p.123-150.
- F l a n a g a n P.W., S c a r b o r o u g h A.M. Physiological groups of decompose fungi in tundra plant remains. - In: Soil organisms and decom-

position in tundra. Proc. Microbiol. decompos. invertebrate working groups meeting. Stockholm, 1974, p.159-181.

- H a y e s A.J. Microfungal population of Stordalen and Njulla. - Swedish IBP Tundra Project Tech. Rep., 1972 , N 14, p.117-124.
- H a y e s A.J. Studies on the microfungi occurring at Stordalen and Njulla, 1971. - Swedish IBP Tundra Project Tech. Rep., 1972, N 15, p.1-22.
- I v a r s e n K.C. The microbiology of some permafrost soils in the Mackenzie Valley, N.W.T. - Arctic, 1965, v.18, N 4, p.256-260.
- K o b a y a s i Y., K e i s u k e T., M a s i - m i S. Enumeration of the higher fungi, moulds and yeasts of Spitsbergen. - Bull. Nat. Sci. Museum (Tokyo), 1968, V.11, N 1, p.33-77.
- M i l l e r O.K., L a u r s e n G.A. Belowground fungal biomass on US Tundra Biome sites at Barrow, Alaska. - In: Soil organisms and decomposition in tundra. Proc. microbiol. decompos. invertebrate working groups meeting. Stockholm, 1974, p.151-158.
- N i e l s e n N. Fungi isolated from soil and from excrements of arctic animals derived from Disko and North Greenland, 1927. - Meddelelser on Grønland, 1930, B.74, p.1-8.

ГРИБЫ-МИКРОМИЦЕТЫ ТАЙМЫРСКОГО СТАЦИОНАРА. II.

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

---

Приведенный ниже список грибов является дополнением к первому списку грибов, обнаруженных на стационаре, который был опубликован ранее (Степанова, Томилин, 1971).

Материал в статье представлен следующим образом. Сумчатые грибы располагаются по системе, принятой в работе Денниса (Dennis, 1960), ржавчинные — по системе В. Г. Траншея (1939), головневые — по системе В. И. Ульянищева (1968), несовершенные — по системе, изложенной в книге А. А. Ячевского (1933).

Класс Ascomycetes

Подкласс Euascomycetes

Порядок Helotiales

Сем. Dermateaceae

1. *Mollisia advena* Karst. На отмерших стеблях *Lusula confusa*, болотно-тундровый комплекс, 3 VIII 1970.
2. *M. cinerea* (Bartsch) Karst. На отмерших стеблях *Oxyria digyna*, разнотравно-злаковые группировки яров, 3 VIII 1970.
3. *M. euparaphysata* Schroet. На отмерших *Eriophorum abgusifolium*, болотно-тундровый комплекс, 8 VII 1969.
4. *M. luzulina* Karst. На отмерших листьях *Luzula confusa*, разнотравно-злаковые группировки, яров, 20 VII 1969.
5. *Hysteropezizella caricis* (Pk.) Syd. На отмерших стеблях *Carex stans*, полигональное болото, 13 VII 1969.
6. *Pyrenopeziza artemisiae* (Lasch) Rehm. На отмерших стеблях *Artemisia telesii*, разнотравно-злаковые группировки яров, 10 VIII 1970.
7. *P. caricina* (Lib.) Rehm. На отмерших листьях *Carex ensifolia*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 11 VII 1970.



8. *P. caricis* Rehm. На отмерших листьях *Carex stans*, полигональное болото, 23 VIII 1970.

9. *P. lychnidis* Sacc. На отмерших стеблях *Lychnus sibirica*, разнотравно-злаковые группировки яров, 25 VII 1970.

10. *P. subconica* (Rehm) Sacc. На отмерших листьях *Carex ensifolia*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 20 VII 1970.

11. *Pseudopeziza singularis* (Pk.) Davis. На отмерших стеблях *Ranunculus borealis*, разнотравно-злаковые группировки яров, 18 VIII 1969.

#### Порядок Phacidiales

##### Сем. Hypodermataceae

12. *Lophodermium culmigenum* (Fr.) Karst. На отмерших листьях *Poa arctica*, полигональное болото, 18 VIII 1970.

#### Порядок Sphaeriales

##### Сем. Polystigmataceae

13. *Physalospora hyperborea* Baeumler. На отмерших стеблях *Cassiope tetragona*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 7 VIII 1970.

14. *P. moutoni* Sacc. На отмерших стеблях *Carex stans*, болотно-тундровый комплекс, 6 VIII 1970.

15. *P. potentillae* Rostr. На отмерших стеблях *Potentilla stipularis*, разнотравно-злаковые группировки яров, 1 VIII 1970.

16. *Phyllachora gangraena* Karst. На живых стеблях *Alopecurus alpinus*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 13 VII 1969.

##### Сем. Diaporthaceae

17. *Massariella delitschii* (Niessl) Rehm. На отмерших стеблях *Poa arctica*, полигональное болото, 28 VII 1970.

18. *Gnomonia dryadis* Auers. На отмерших листьях *Dryas punctata*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 13 VIII 1970.

19. *Gnomoniella comari* (Karst.) Sacc. На отмерших стеблях *Comarum polustre*, полигональное болото, 12 VII 1969.

20. *G.hyparctica* (Lind) Barr. На отмерших стеблях *Cassiope tetragona*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 1 VIII 1970.

21. *G.vagans* Johans. На отмерших листьях *Dryas punctata*, разнотравно-элаковые группировки яров, 5 VII 1970.

Подкласс Loculoascomycetes

Порядок Dothideales

Сем. Pseudosphaeriaceae

22. *Wettsteinina dryadis* (Rostr.) Petr.

На отмерших листьях *Dryas punctata*, разнотравно-элаковые группировки яров, 9 VII 1970.

23. *W.eucarpa* (Karst.) Muell. На отмерших листьях *Polygonum viviparum*, кустарничково-осоково-моховая пятнистая тундра, 16 VIII 1970.

24. *W.mirabilis* (Niessl) Hoehn. На отмерших стеблях *Artemisia borealis*, разнотравно-элаковые группировки яров, 3 VIII 1970.

25. *W.niesslii* Muell. На отмерших стеблях *Eriophorum medium*, полигональное болото, 11 VIII 1970.

Сем. Mycosphaerellaceae

26. *Mycosphaerella arnicae* Speg. На отмерших стеблях *Arnica iljii*, разнотравно-элаковые группировки грибов, 15 VII 1970.

27. *M.calicicola* (Pass.) Tomil. На отмерших стеблях *Polygonum viviparum*, разнотравно-элаковые группировки яров, 21 VIII 1970.

28. *M.cassiope* Barr. На отмерших стеблях *Cassiope tetragona*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 27 VII 1970.

29. *M.densa* (Rostr.) Lind. На отмерших стеблях *Saxifraga punctata*, полигональное болото, 3 VIII 1970.

30. *M.graminum* (Sacc. et Scalia) Lavr. На отмерших стеблях *Poa arctica*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 25 VII 1970.

31. *M.lactucae* (Ell. et Ev.) Tomil. На отмерших листьях *Lloydia serotina*, разнотравно-элаковые группировки яров, 6 VIII 1969.

32. *M.lineolata* (Rob.) Schroet. На отмерших стеблях *Carex stans*, полигональное болото, 1 VIII 1969.

33. *M. magnusiana* Jaap. На отмерших стеблях *Minuartia rubella*, разнотравно-злаковые группировки яров, 24 VII 1970.
34. *M. octopetalae* Oud. На отмерших листьях *Dryas punctata*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 28 VII 1970.
35. *M. paphypleuri* Fockl. На отмерших стеблях *Paphypleurum alpinum*, разнотравно-злаковые группировки яров, 7 VIII 1970.
36. *M. papaveris* (Fockl.) Jacz. На отмерших стеблях *Papaver lapponicum*, разнотравно-злаковые группировки яров, 28 VII 1970.
37. *M. pedicularidis* (Karst.) Lind. На отмерших стеблях *Pedicularis sudetica*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 20 VII 1969.
38. *M. polaris* Karst. На отмерших стеблях *Salix arctica*, разнотравно-злаковые группировки яров, 11 VIII 1971.
39. *M. polemonii* Lind. На отмерших стеблях *Polemonium boreale*, разнотравно-злаковые группировки яров, 15 VIII 1970.
40. *M. polygonorum* (Crié) Lind. На отмерших стеблях *Oxyria digyna*, разнотравно-злаковые группировки яров, 18 VIII 1970.
41. *M. ranunculi* (Karst.) Lind. На отмерших стеблях *Ranunculus borealis*, разнотравно-злаковые группировки яров, 18 VII 1970.
42. *M. recutita* (Fr.) Johans. На отмерших стеблях *Carex stans*, полигональное болото, 3 VII 1969.
43. *M. sphaerelloides* (Sacc.) Syd. et Petr. На отмерших стеблях *Ranunculus borealis*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 29 VII 1969.
44. *M. spinarum* (Auers.) Petr. На отмерших стеблях *Astragalus umbellatus*, разнотравно-злаковые группировки яров, 15 VII 1969.
45. *M. stellarinearum* (Rab.) Karst. На отмерших стеблях *Draba micropetala*, полигональное болото, 25 VII 1970.
46. *M. tajmirensis* Tomil. На отмерших стеблях *Trisetum sibiricum*, дриадово-осоково-моховая тундра, 17 VII 1970.
47. *M. tragopogonicola* Petr. На отмерших стеблях *Androsace bungiana*, разнотравно-злаковые группировки яров, 15 VIII 1970.
48. *M. vivipari* (Wint.) Lind. На отмерших стеблях *Polygonum bistorta*, разнотравно-злаковые группировки яров, 14 VIII 1969.
49. *M. wichuriana* (Schroet.) Johans. На отмерших стеблях *Eriophorum angustifolium*, полигональное болото, 26 VIII 1969.
50. *Phaeosphaerella epilobii-montanii* (Lob.) Tomil. На отмерших стеблях *Artemisia telesii*, разнотравно-злаковые группировки яров, 6 VIII 1970.

## Порядок Pleosporales

### Сем. Didymosphaeriaceae

51. *Didymosphaeria dryadis* (Fckl.) Berl. На отмерших листьях *Dryas punctata*, пятнистая тундра, 15 VIII 1970.
52. *D. cassiopes* Rostr. На отмерших листьях *Cassiope tetragona*, кустарничково-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 9 VII 1970.

### Сем. Venturiaceae

53. *Venturia austro-germanica* Rehm. На отмерших листьях *Salix arctica*, разнотравно-элаковые группировки яров, 12 VII 1970.
54. *V. myrtilli* Ске. На отмерших листьях *Cassiope tetragona*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 9 VII 1970.
55. *V. tirolensis* Höhnk. На отмерших листьях *Dryas punctata*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 17 VIII 1970.
56. *V. polygoni-vivipari* Arch. На отмерших стеблях *Polygonum viviparum*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 17 VIII 1969.

### Сем. Pleosporaceae

57. *Didymella exigua* (Niesl) Sacc. На отмерших листьях *Dryas punctata*, разнотравно-элаковые группировки яров, 3 VIII 1968.
58. *D. pedicularidis* Arch. На отмерших стеблях *Pedicularis oederi*, разнотравно-элаковые группировки яров, 4 VII 1970.
59. *Leptosphaeria artemisiae* (Fckl.) Auers. На отмерших стеблях *Artemisia borealis*, разнотравно-элаковые группировки яров, 3 VIII 1969.
60. *L. arundinacea* (Sow.) Sacc. На отмерших стеблях *Calamagrostis latifolia*, болотно-тундровый комплекс, 27 VII 1969.
61. *L. folliculata* Ell. et Ev. На отмерших стеблях *Koeleria asiatica*, разнотравно-элаковые группировки яров, 15 VIII 1969.
62. *L. hyperborea* (Fckl.) Berl. На отмерших стеблях *Cassiope tetragona*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 7 VIII 1970.

63. *L. galiorum* Sacc. На отмерших стеблях *Tripleurospermum phaeocephalum*, разнотравно-злаковые группировки яров, 18 VII 1970.
64. *L. graminum* Sacc. На отмерших стеблях *Calamagrostis holmii*, полигональное болото, 11 VIII 1970.
65. *L. johansonii* Muell. На отмерших стеблях *Myosotis asiatica*, разнотравно-злаковые группировки яров, 15 VIII 1970.
66. *L. luzulae* Wint. На отмерших листьях *Luzula tundraicola*, разнотравно-злаковые группировки яров, 13 VII 1969.
67. *L. megalospora* Auers. et Niessl. На отмерших листьях *Tripleurospermum phaeocephalum*, разнотравно-злаковые группировки яров, 18 VIII 1970.
68. *L. microsporica* Karst. На отмерших стеблях *Poa arctica*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 10 VII 1970.
69. *L. papaveris* Lind. На отмерших стеблях *Papaver lapponicum*, разнотравно-злаковые группировки яров, 6 VIII 1969.
70. *L. senecionis* (Fckl.) Wint. На отмерших листьях *Carex stans*, болотно-тундровый полигональный комплекс, 12 VIII 1970.
71. *L. stellariae* Rostr. На отмерших стеблях *Arenaria stenophylla*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 15 VIII 1970.
72. *L. weberi* Oud. На отмерших стеблях *Ranunculus affinis*, полигональное болото, 30 VII 1969.
73. *Massaria macrotheca* (Rostr.) Lind. На отмерших стеблях *Carex ensifolia*, дриадово-осоково-моховая мелкобугристая тундра, 18 VII 1969.
74. *Melanomma dryadis* Johans. На отмерших листьях *Dryas punctata*, болотно-тундровый комплекс, 9 VIII 1970.
75. *Nodulosphaeria modesta* (Desm.) Munk. На отмерших стеблях *Ranunculus borealis*, разнотравно-злаковые группировки яров, 25 VII 1970.
76. *Phaeosphaeria graminis* (Fckl.) L. Holm. На отмерших стеблях *Calamagrostis holmii*, 16 VIII 1970.
77. *P. herpotrichoides* (de N.) L. Holm. На отмерших стеблях *Carex ensifolia*, разнотравно-злаковые группировки яров, 5 VIII 1970.
78. *Trichometasphaeria culmifraga* Ces. et de N. На отмерших листьях *Carex ensifolia*, полигональное болото, 20 VII 1969.
79. *T. taminensis* (Wegelin) L. Holm. На *Arctagrostis latifolia*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 18 VII 1969.
80. *Platispora pentamera* (Karst.) Berl. На отмерших стеблях *Alopecurus alpinus*, разнотравно-злаковые группировки яров, 8 VIII 1970.

81. *P. planispora* (Ell.) Berl. На отмерших стеблях *Poa alpigena*, разнотравно-злаковые группировки яров, 16 VII 1970.
82. *Pleospora ambigua* (Berl. et Br.) Wehm. На отмерших стеблях *Oxytropis middendorffii*, разнотравно-злаковые группировки яров, 13 VII 1970.
83. *P. androsaces* Fckl. На отмерших стеблях *Oxyria digyna*, разнотравно-злаковые группировки яров, 4 VII 1969.
84. *P. anthyllidis* Auers. et Niessl. На отмерших стеблях *Draba oblongata*, разнотравно-злаковые группировки яров, 1 VIII 1970.
85. *P. calvescens* Tul. На отмерших стеблях *Lloydia serotina*, разнотравно-злаковые группировки яров, 4 VII 1969.
86. *P. colorodensis* Fl. et Ev. На отмерших стеблях *Polemonium boreale*, разнотравно-злаковые группировки яров, 8 VII 1969.
87. *P. comata* Niessl. На отмерших стеблях *Ranunculus borealis*, разнотравно-злаковые группировки яров, 11 VII 1969.
88. *P. heleocharidis* Karst. На отмерших листьях *Arctagrostis latifolia*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 14 VIII 1970.
89. *P. heleocharidis* Karst. var. *arctica* (Karst) Wehm. На отмерших стеблях *Poa alpina*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 16 VII 1970.
90. *P. helvetica* Niessl. На отмерших стеблях *Arenaria stenophylla*, разнотравно-злаковые группировки яров, 19 VIII 1970.
91. *P. infectoria* Fckl. На отмерших стеблях *Pedicularis sudetica*, полигональное болото, 22 VII 1970.
92. *P. gigaspora* Karst. На отмерших стеблях *Parrya nudicaulis*, разнотравно-злаковые группировки яров, 16 VII 1970.
93. *P. lactucicola* Ell. et Ev. На отмерших стеблях *Saxifraga punctata*, разнотравно-злаковые группировки яров, 4 VII 1970.
94. *P. longispora* Speg. На отмерших листьях *Carex chordorhiza*, полигональное болото, 30 VII 1970.
95. *P. multiseptata* Starb. На отмерших стеблях *Artemisia telesii*, разнотравно-злаковые группировки яров, 5 VIII 1970.
96. *P. penicillus* (Schum.) Fckl. На отмерших стеблях *Draba pilosa*, разнотравно-злаковые группировки яров.
97. *P. phaeocomoides* (Berk. et Br.) Wint. На отмерших стеблях *Artemisia telesii*, разнотравно-злаковые группировки яров, 13 VIII 1969.
98. *P. punctiformis* Niessl. На отмерших листьях *Carex ensifolia*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 18 VIII 1970.

99. *P. setigera* Niessl. На отмерших стеблях *Stellaria ciliatosepala*, разнотравно-злаковые группировки яров, 15 VII 1970.

100. *P. subalpina* Muell. На отмерших стеблях *Poa arctica*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 7 VIII 1970.

101. *Pyrenophora cerastii* (Fckl.) Sacc. На отмерших стеблях *Cerastium maximum*, разнотравно-злаковые группировки яров, 14 VII 1970.

102. *Pleomassaria ammophilae* Oud. На отмерших стеблях *Calamagrostis holmii*, болотно-тундровый комплекс, 9 VIII 1970.

Класс Basidiomycetes

Порядок Uredinales

Сем. Pucciniaceae

103. *Uromyces glycyrrhizae* (Rabh.) Magn. Паразит на листьях *Oxytropis middendorffii*, разнотравно-злаковые группировки яров, 6 VIII 1969.

104. *Puccinia heucherae* Dit. Паразит на листьях *Saxifraga punctata*, разнотравно-злаковые группировки яров, 6 VIII 1969.

105. *P. mertensiae* Pk. Паразит на листьях *Myosotis palustris*, разнотравно-злаковые группировки яров, 12 VII 1969.

106. *P. septentrionalis* Juel. Паразит на листьях *Polygonum viviparum*, дриадово-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 3 VIII 1970.

Порядок Ustilaginales

Сем. Ustilaginaceae.

107. *Ustilago reticulata* Liro. Паразит на завязях *Polygonum bistorta*, разнотравно-злаковые группировки яров, 12 VIII 1970.

Класс Fungi imperfecti

Порядок Melanconiales

108. *Phlyctaena ranunculacearum* Hoehn. На отмерших стеблях *Ranunculus borealis*, разнотравно-злаковые группировки яров, 1 VIII 1970.

Порядок Sphaeropsidales

Сем. Sphaeropsidaceae

109. *Phoma alpina* Speg. На отмерших стеблях *Saxifraga punctata*, разнотравно-злаковые группировки яров, 13 VII 1969.
110. *Ph. arabidis-alpinae* Allesch. На отмерших стеблях *Draba micropetala*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 30 УП 1970.
111. *Ph. graminella* Sacc. На отмерших листьях *Actagrostis latifolia*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 13 VIII 1970.
112. *Ph. graminis* West. На отмерших стеблях *Poa arctica*, кустарничково-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 14 VII 1969.
113. *Ph. pyrolae* Rostr. На отмерших стеблях *Pyrola grandiflora*, полигональное болото, 3 VIII 1970.
114. *Ph. polemonii* Oud. На отмерших стеблях *Polemonium boreale*, разнотравно-злаковые группировки яров, 6 VII 1970.
115. *Ph. polygonorum* Cke. На отмерших стеблях *Polygonum viviparum*, дриадово-осоково-моховая тундра, 7 VII 1970.
116. *Ph. ranunculi* Karst. На отмерших стеблях *Ranunculus borealis*, 15 VII 1970.
117. *Ph. salicis* Sacc. На отмерших стеблях *Salix pulchra*, кустарничково-осоково-моховая пятнистая тундра, 13 VIII 1970.
118. *Ph. sceptri* Karst. На отмерших стеблях *Pedicularis oederi*, разнотравно-злаковые группировки яров, 8 VIII 1969.
119. *Ph. spuria* West. На отмерших стеблях *Potentilla stipularis*, разнотравно-злаковые группировки яров, 19 VIII 1969.
120. *Selenophoma donacis* (Pass.) Sprague. На стеблях *Arctagrostis latifolia*, разнотравно-злаковые группировки яров, 12 VII 1969.
121. *S. speareae* Kalymb. На отмерших стеблях *Dryas punctata*, кустарничково-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, 6 VII 1969.
122. *Ascochyta caricicola* Meln. На листьях *Carex stans*, полигональное болото, 28 VII 1969.
123. *A. graminicola* Sacc. На живых листьях *Poa arctica*, полигональное болото, 28 VII 1969.
124. *A. papaveris* Oud. На отмерших стеблях *Papaver pulvinatum*, разнотравно-злаковые группировки яров, 8 VII 1970.
125. *Diplodina arundinacea* Sacc. На отмерших стеблях *Calamagrostis holmii*, полигональное болото, 4 VIII 1970.



126. *D.graminea* Sacc. На отмерших стеблях *Poa arctica*, полигональное болото, 28 VII 1969.
127. *D.papaveris* (Oud.) Lind. На отмерших стеблях *Papaver lapponicum*, разнотравно-злаковые группировки яров, 17 VIII 1970.
128. *Septoria arnicae* Fckl. На стеблях *Arnica iljnnii* разнотравно-злаковые группировки яров, 9 VIII 1970.
129. *S.eriophori* Oud. На стеблях *Eriophorum angustifolium*, полигональное болото, 16 VII 1969.
130. *S.luzulae* Schroet. На листьях *Luzula confusa*, разнотравно-злаковые группировки яров, 8 VII 1970.
131. *S.nebulosa* Rostr. На отмерших стеблях *Arctagrostis latifolia*, дриадово-осоково-моховая тундра.
132. *S.polemonii* Thüem. На отмерших стеблях *Polemonium boreale*, разнотравно-злаковые группировки яров, 14 VII 1970.
133. *S.polygonorum* Desm. На отмерших стеблях *Polygonum bistorta*, разнотравно-злаковые группировки яров, 11 VII 1970.
134. *S.potentillica* Thüem. На отмерших стеблях *Potentilla stipularis*, разнотравно-злаковые группировки яров, 27 VII 1970.
135. *S.rumicis* Trail. На отмерших стеблях *Rumex arcticum*, болотно-тундровый комплекс, 23 VII 1969.
136. *S.viscariae* Rostr. На отмерших стеблях *Lychnis sibirica*, разнотравно-злаковые группировки яров, 26 VII 1970.
137. *Rhabdospora oxytropidis* Syd. На отмерших стеблях *Oxytropis middendorffii*, разнотравно-злаковые группировки яров, 1 VIII 1970.
138. *R.pleosporoides* Sacc. На отмерших стеблях *Myosotis asiatica*, разнотравно-злаковые группировки яров, 13 VIII 1970.
139. *R.valerianae* P.Henn. На отмерших стеблях *Valeriana capitata*, 10 VIII 1969.
140. *Placosphaeria cerastii* Vest. На отмерших стеблях *Cerastium bialynickii*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 16 VIII 1970.

#### Сем. Leptostromaceae

141. *Leptostroma herbarum* (Fr.) Lk. На отмерших стеблях *Armeria sibirica*, разнотравно-злаковые группировки яров, 8 VIII 1970.
142. *Hendersonia arundinacea* (Desm.) Sacc. На отмерших листьях *Arctagrostis latifolia*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 28 VII 1970.
143. *H.caricis* Oud. На отмерших листьях *Carex ensifolia*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 11 VIII 1970.

144. *H. papaveris* Tomil. На отмерших стеблях *Papaver pulvinatum*, дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, 1 VIII 1970.

145. *Comarosporium astralali* Höhnk. На отмерших стеблях *Myosotis asiatica*, разнотравно-злаковые группировки яров, 15 VIII 1970.

146. *S. aequivocum* (Pass.) Sacc. На отмерших стеблях *Artemisia telesii*, разнотравно-злаковые группировки яров, 5 VIII 1970.

#### Сем. Ehipulaceae

147. *Heteropatella lacera* Fckl. На отмерших стеблях *Pachypleurum alpinum*, разнотравно-злаковые группировки яров, 8 VIII 1970.

148. *Stagonospora caricis* (Oud.) Sacc. На отмерших листьях *Carex stans*, полигональное болото, 2 VIII 1970.

149. *S. graminicola* Sacc. На отмерших стеблях *Trisetum sibiricum*, разнотравно-злаковые группировки яров, 24 VIII 1970.

#### Л и т е р а т у р а

С т е п а н о в а И. В., Т о м и л и н Б. А. Грибы-микромитозы Таймырского стационара. - В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, т.1. Л., Изд. АН СССР, 1971. 236 с.

Т р а н ш е л ь В. Г. Обзор ржавчинных грибов СССР. Л., Изд. АН СССР, 1939. 426 с.

У л ь я н и ш е в В. И. Определитель головневых грибов СССР. Л., Изд. АН СССР, 1968. 180 с.

Я ч е в с к и й А. А. Определитель грибов, т.2. Несовершенные грибы. Петроград, 1917. 803 с.

D e n n i s R. W. G. British cup fungi and their allies. An introduction to the Ascomycetes. London, Verlag Von J. Cremer, 1960. 260 p.

ЭКОЛОГИЯ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД  
ПОДЗОНЫ ТИПИЧНЫХ ТУНДР ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА

Владимирский государственный педагогический институт

---

Изучение свободноживущих почвенных нематод Арктики и Субарктики началось, по-видимому, с сообщения Ауривиллиуса (Aurivillius, 1883), в котором описывается один вид из рода *Aphelenchus* со Шпицбергена. Вслед за этим публикуются работы фон Линстова (von Linstow, 1900), Штайнера (Steiner, 1916a, 1916b), Менцеля (Menzel, 1920), Дитлефсена (Ditlevsen, 1927), де Конинка (de Koninck, 1940, 1944), посвященные нематодам Новой Земли, Тромсе, Ян-Майена, Шпицбергена, Исландии и Гренландии.

В 1953 г. Альген в работе „Почвенные нематоды Ян-Майена“ дал список 40 видов круглых червей и привел сводную таблицу видов, обнаруженных его предшественниками в изучении свободноживущих почвенных нематод Арктики и Субарктики. Для своего времени список Альгена оказался наиболее внушительным.

В 1954 г. Альген сообщает о мохообитающих нематодах коллекции шведской Гренландской экспедиции 1899 г. на Ян-Майен и в восточную Гренландию.

Имеется ряд работ по нематодам американской Арктики. Малвей (Mulvey, 1963a) приводит данные о нематодах канадской Арктики и Аляски на основе материалов экспедиции Стефансона 1915-1916 гг., обработанных Коббом (Cobb, 1921). В последнее время американские авторы публикуют материалы экспедиции 1962 г. на остров Элсмир (Северо-Западная территория Канады, 81°40' с.ш., 71°18' з.д.). Малвей (Mulvey, 1963b, 1969a, 1969b, 1969c), Дас (Das, 1964), Сэнвал (Sanwal, 1965), Ву (Wu, 1969a, 1969b), Эндерсон (Anderson, 1969) приводят данные о нематодах различных родов и описывают новые виды.

Большинство вышеназванных работ по нематодам Арктики и Субарктики носит чисто фаунистический и систематический характер. Лишь в самое последнее время в США и Швеции появились работы, в которых нематоды рассматриваются в экологическом аспекте (Bunnell et al., 1975; Lagerlöf et al., 1975).

С 1967 по 1971 г. в течение летних месяцев (июнь-август) на территории Таймырского биогеоценологического стационара АН СССР зоологической группой, руководимой Ю.И. Черновым, проводились количественные исследования нематод как компонентов

субарктических сообществ (Демченко, 1969; Чернов и др., 1971, 1973; Чернов, 1973; Кузьмин, 1972а, 1972б, 1972в, 1973а, 1973б; Kuzmin, 1976).

В основу настоящей статьи легли полевые сборы, сделанные автором в 1970–1971 гг. Всего в районе исследований отмечено 162 вида нематод, список которых, а также другие таксономические данные приведены в нашей предыдущей работе (Кузьмин, 1973а).

Вопрос экологической классификации неоднократно обсуждался различными авторами (Nielsen, 1949; Парамонов, 1952, 1962; Bassus, 1961; Banage, 1963; Yeates, 1967; Wasilewska, 1971в; Гагарин, 1973). При этом намечаются разные подходы к решению этой проблемы. В нашей работе принята экологическая (трофическая) система Бенеджа (Banage, 1963) в том варианте, который предлагает Василевская (Wasilewska, 1971), с некоторыми изменениями. Бенедж, приняв за основу воззрения Нильсена, разделил круглых червей на 4 группы: 1 – растениеядные, 2 – микробоядные, 3 – политрофные, 4 – хищные. Несмотря на то что в группу политрофов вошли нематоды, имеющие различные объекты питания – растительные, животные и микробные, – Бенедж считал возможным рассматривать данную группу как целостную экологическую единицу (Banage, 1963). Василевская придерживается системы Бенеджа, выделяя, правда, еще одну группу – микофагов. Она помещает сюда нематод из родов *Aphelenchus*, *Aphelenchoides*, *Nothotylenchus*, *Paraphelenchus*, *Deladenius*.

Как и прочие экологические системы, система Бенеджа–Василевской не свободна от существенных недостатков, и прежде всего потому, что трофика нематод изучена все еще недостаточно основательно. Однако выбор нами этой экологической системы обусловлен тем, что в ней круглые черви рассматриваются как почвообитающие организмы, существующие в окружении прочих животных, растений и микроорганизмов.

Весь определенный материал из подзоны типичных тундр можно разделить согласно принятой экологической системе на 5 экологических групп (табл.1). Из 69 родов нематод, зарегистрированных в районе Таймырского стационара, 32 (или 46.3%) входят в состав группы микробофагов, 13 родов (18.8%) относятся к паразитам высших растений, по 11 родов (15.9%) – к политрофам и хищникам; 2 рода (около 3%) – к группе микофагов.

Как по видовому разнообразию, так и по численности в большинстве биотопов первенствуют микробофаги, на долю которых, как правило, приходится свыше половины видов (табл.2).

Соотношение экологических групп в большинстве местообитаний следующее: микробофаги > политрофы > паразиты высших растений > хищники > микофаги. Для болотистых почв Бенеджем установлена несколько иная зависимость: растениеядные > микробоядные > политрофы > хищники. Василевская (Wasilewska, 1971а) сообщает, что в дюнах Кампиношской пуши наиболее многочисленны микробофаги, микофаги и паразиты высших растений. В нашем ма-

Т а б л и ц а 1

Состав экологических групп нематод в окрестностях  
Таймырского стационара

Экологическая группа	Род
Паразиты высших растений	Longidorella,* Xiphinimella,* Diphtherophora, Triplonchium,* Trichodorus, Tylenchus, Aglenchus, Malenchus, Ditylenchus, Tylenchorhynchus, Helicotylenchus, Pratylenchus
Микофаги	Aphelenchoides, Nothotylenchus
Микробофаги	Prismatolaimus, Tripyla, Tobrilus, Alaimus, Amphidelus, Achromadora, Ethmolaimus, Prodesmodora, Odontolaimus, Microlaimus, Cyndrolaimus, Rhabdolaimus, Bastiania, Plectus, Anaplectus, Wilsonema, Tylocephalus, Monhystera, Monhystrella, Euteratocephalus, Rhabditis, Eudiplogaster, Cephalobus, Eucephalobus, Heterocephalobus, Acrobelooides, Acrobeles, Chiloplacus, Cervidelus, Panagrolaimus, Rhabdolaimus
Политрофы	Dorylaimus, Mesodorylaimus, Laimidorus, Eudorylaimus, Labronema, Tylencholaimus, Tylencholaimellus, Dorylaimoides, Drepanodorus, Enchodelus, Aporcelaimellus
Хищники	Mononchus, Clarcus, Iotonchus, Prionchulus, Mylonchulus, Miconchus, Aporcelaimus, Actinolaimus, Paractinolaimus, Discolaimus

\* Предположительно.

Т а б л и ц а 2

Соотношение числа видов и особей различных экологических групп нематод в исследованных местообитаниях

Местообитание	Паразиты высших растений	Микофаги	Микробофаги	Политрофы	Хищники
Пятна голого грунта	$\frac{19}{18}$	$\frac{6}{4}$	$\frac{50}{55}$	$\frac{25}{23}$	-
Зарастающие пятна	$\frac{16}{19}$	$\frac{2}{0.3}$	$\frac{58}{58}$	$\frac{13}{19}$	$\frac{11}{3.7}$
Валики в пятнистой тундре	$\frac{4}{14}$	-	$\frac{66}{62}$	$\frac{26}{23}$	$\frac{4}{1}$
Ложбинки в пятнистой тундре	$\frac{8}{13}$	$\frac{4}{0.4}$	$\frac{68}{71}$	$\frac{15}{14.6}$	$\frac{5}{1}$
Бугорки в бугорковой тундре	$\frac{11}{13.7}$	$\frac{4.5}{2}$	$\frac{65}{70}$	$\frac{15}{14}$	$\frac{4.5}{0.3}$
Мочажина полигонального болота	$\frac{6}{10}$	$\frac{3}{11}$	$\frac{66}{58}$	$\frac{19}{14}$	$\frac{6}{7}$
Горная тундра	$\frac{10}{18}$	-	$\frac{52}{65}$	$\frac{28}{10}$	$\frac{10}{7}$
Разнотравно-злаковые группировки	$\frac{24}{48.5}$	$\frac{4}{1}$	$\frac{41}{20.5}$	$\frac{24}{24}$	$\frac{7}{6}$
Разнотравно-дриадовые группировки	$\frac{23}{19.5}$	$\frac{2}{1.3}$	$\frac{48}{40}$	$\frac{21}{38}$	$\frac{6}{1}$
Антропогенная луговина	$\frac{23}{32}$	-	$\frac{64}{52}$	$\frac{10}{15}$	$\frac{3}{1}$
Зоогенные группировки	$\frac{7}{9}$	-	$\frac{62}{67}$	$\frac{21}{21}$	$\frac{10}{3}$
Водоемы	$\frac{3}{0.7}$	$\frac{3}{1.1}$	$\frac{84}{96.8}$	$\frac{7}{0.7}$	$\frac{3}{0.7}$

П р и м е ч а н и е . Над чертой - процент видов, под чертой - процент особей.

териале паразиты высших растений первенствуют по числу особей на разнотравно-элаковых участках. Второе место здесь занимают политрофы. Микробофаги уступают этим двум группам по численности (20%), но преобладают по числу видов. Высок процент фитогельминтов в антропогенной луговине. Микофаги в обследованных местообитаниях малочисленны. В пяти биотопах они не обнаружены. Хищники по видовому разнообразию и численности значительно уступают большинству прочих групп (табл.2).

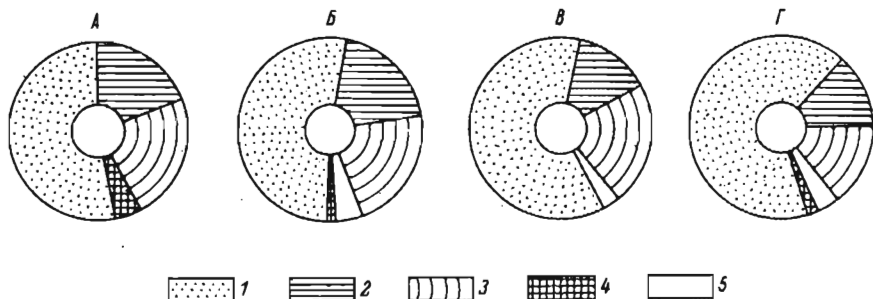
Между микробофагами, с одной стороны, и паразитами высших растений – с другой, довольно отчетливы обратосопряженные соотношения. При уменьшении мощности моховой дернины, некотором снижении влажности почвы и увеличении флористического богатства цветковых доля микробофагов уменьшается.

В типичных тундровых местообитаниях (мелкобугорковая и пятнистая тундры) процент микробофагов наиболее высок (соответственно 70 и 58% по численности). На различных элементах нанорельефа пятнистой тундры соотношение экогрупп варьирует (см. рисунок). Однако везде преобладают микробофаги. Наиболее многочисленны они в ложбинке (71%) – пониженном, весьма увлажненном элементе с мощной моховой дерниной. На валике, где моховая дернина сильно высыхает, а флористический состав несколько богаче, микробофагов меньше, но выше процент паразитов и политрофов. Относительное обилие паразитов высших растений максимально на зарастающих пятнах.

Таким образом, микробоядные формы преобладают на более увлажненных участках с развитым моховым покровом, а также там, где идут интенсивные сапробиотические процессы (зоогенные группировки, в частности под трупами леммингов). Паразитов высших растений больше в тех местообитаниях, где хорошо развита дернина, обильны элаки и разнотравье. Процент политрофов высок на возвышенных разнотравно-дриадовых участках, характеризующихся наибольшими сезонными колебаниями температуры и влажности и относительно бедным видовым составом растительного покрова.

Как видно из приведенных данных, экологическое разнообразие нематод в условиях тундровой зоны весьма велико. Здесь встречаются представители всех основных трофических групп. Это указывает на разнообразные формы взаимоотношений нематод с прочими компонентами тундровых сообществ. В частности, высокое обилие микробофагов связано, по-видимому, с широким распространением микроскопических водорослей, весьма характерных для болот и обнаженных грунтов. Достаточно отчетлива зависимость численности паразитов высших растений от обилия цветковых растений. В то же время обращает на себя внимание низкая численность микофагов, хотя грибная флора Субарктики весьма богата (Томилин, 1971, 1972).

В целом анализ экологического состава нематод района Таймырского стационара позволяет говорить о больших адаптивных возможностях круглых червей в отношении условий тундровой зоны.



Численность экологических групп нематод в разных элементах нанорельефа пятнистой тундры, %.

А – пятна голого грунта; Б – зарастающие пятна; В – валики; Г – ложбинки. 1 – микробофаги; 2 – паразиты; 3 – политрофы; 4 – микрофаги; 5 – хищники.

Сроки сезонной активности круглых червей в тундре сильно сокращены в сравнении с более южными зонами. На территории Таймырского стационара оттаивание почвы начинается во второй половине июня, а в некоторых местообитаниях – даже в начале июля. Уже в первых числах сентября почва замерзает.

Сезонную динамику мы изучали в мелкобугорковой и пятнистой тундрах, полигональном болоте, разнотравно-дриадовых и разнотравно-элаковых группировках. Пробы в 10-кратной повторности брали тремя сериями, приблизительно соответствующими началу, разгару и окончанию вегетационного цикла.

В дриадово-осоково-моховой мелкобугорковой тундре пробы взяты 16 июля, 25 июля, 19 августа. Численность нематод меняется в следующем порядке: конец июля > вторая половина августа > середина июля. Абсолютные значения численности круглых червей в соответствующие периоды приведены в табл.3. Число регистрируемых видов меняется незначительно (табл.4), что, вероятно, является следствием недостаточного для выявления „тонких“ изменений в видовом составе числа проб. В разные сроки доминируют различные виды. 16 июля наиболее высока численность *Teratocephalus terrestris* (25 % от числа половозрелых особей), 25 июля – *Alaimus primitivus* (24%), 19 августа – *Eudogylaimus carteri* (21%). Таким образом, в первые два срока доминируют микробоядные виды, а на заключительном этапе вегетационного цикла – политрофный вид. К концу вегетации увеличивается процент половозрелых форм (табл.5).

В дриадово-осоково-моховой пятнистой тундре сезонная динамика изучалась во всех элементах нанорельефа. В голом грунте численность нематод выше в разгар вегетации (18 июля). Соотношение обилия нематод в разные сроки в пятнистой тундре соответ-



## Т а б л и ц а 3

Численность нематод (тыс. экз./м<sup>2</sup>) в различные периоды вегетационного цикла

Период вегетации	Пятно голого грунта	Зарастающее пятно	Валик	Ложбинка	Бугорковая тундра	Полигональное болото	Разнотравно-дриадовые группировки	Разнотравно-злаковые группировки
Начало . .	8	42	127	1713	1184	-	310	1402
Разгар . .	70	477	435	3092	3556	820	-	7450
Окончание	30	347	666	1220	1725	248	1138	4460

## Т а б л и ц а 4

Число видов нематод в различные периоды вегетационного цикла

Период вегетации	Пятно голого грунта	Зарастающее пятно	Валик	Ложбинка	Бугорковая тундра	Полигональное болото	Разнотравно-дриадовые группировки	Разнотравно-злаковые группировки
Начало . .	5	13	13	32	25	-	7	16
Разгар . .	8	24	15	24	22	17	-	17
Окончание	6	16	35	16	26	21	39	22

ствуется таковому в мелкобугорковой. В начале вегетационного периода доминирования отдельных видов не отмечалось. В разгар вегетации наиболее массовым видом является *Rhabdolaimus terrestris* (33%), в конце — *Filenchus filiformis* (50%). Процент взрослых особей максимален в разгар вегетации (табл.5).

На зарастающих пятнах с фрагментарным растительным покровом пробы взяты 28 июня, 28 июля, 4 августа. Суммарная численность и видовое разнообразие максимальны в конце июля, минимум обилия отмечен в июне. В начале вегетационного периода доминирует *Plectus rhizophilus* (27%), в разгар вегетации — *Filenchus filiformis* (23%), в конце лета — *Achromadora ruricula* (18%). Относительное обилие взрослых особей на зарастающих пятнах максимально в начале вегетационного периода.

В моховом валике, окружающем пятно, пробы взяты 9 июля, 22 июля, 10 августа. Число зарегистрированных видов и обилие максимальны в августе (табл.3 и 4). 9 июля доминировали *Monhystera agilis* и *Tylencholaimus teres* (по 21%), 22 июля — *Plectus longicaudatus* (20%), 10 августа — *Plectus varians* (13%). Относительное обилие взрослых особей выше в августе (табл.5).

В ложбинке — наиболее увлажненном элементе нанорельефа — видовой состав богаче в середине июля, суммарное обилие максимально в конце июля. 13 июля доминировал *Euteratocephalus crassidens* (18%), 27 июля — *Prismatolaimus tareya* и *Plectus parietinus* (15 и 12%), 13 августа — *Tylenchus davaini* и *P.tareya* (18 и 15%). Процент половозрелых наиболее высок в начале сезона.

В разнотравно-злаковых группировках на склонах берега Пясины суммарная численность изменялась следующим образом: конец июля > середина августа > середина июля. В августовских пробах отмечено больше видов, чем в другие сроки, однако наибольшее число родов (25) выявлено 31 июля. В первой серии проб доминировал *Panagrolaimus rigidus* (4%), в конце июля и середине августа — *Tylenchorhynchus brevicaudatus* (49 и 21%). Процент взрослых особей максимален в конце вегетационного периода.

Анализ приведенных данных позволяет говорить об отчетливой сезонной динамике численности и возрастной структуре группировок нематод исследованных местообитаний. Для большинства изученных сообществ изменение суммарного обилия в течение вегетационного периода может быть выражено следующим образом: разгар вегетации > заключительный этап > начало вегетации.

На протяжении лета наблюдались изменения в соотношении половозрелых и личиночных форм. В шести местообитаниях процент половозрелых максимален в конце вегетационного периода.

Как видим, к концу вегетации, с одной стороны, происходит снижение суммарного обилия круглых червей, а с другой — увеличение процента половозрелых. В этом плане весьма показательны данные по трем моховым местообитаниям: валику и ложбинке пят-

## Т а б л и ц а 5

Процент половозрелых особей в различные периоды вегетационного цикла

Период вегетации	Пятно голого грунта	Зарастающее пятно	Валик	Ложбинка	Бугорковая тундра	Полигональное болото	Разнотравно-дриадовые группировки	Разнотравно-элаковые группировки
Начало . . . . .	50	51	23	43	30	-	14	33
Разгар . . . . .	60	42	31	13	31	21	-	33
Окончание . . . . .	44	46	40	11	35	43	55	43

## Т а б л и ц а 6

Количественные характеристики группировок нематод.

Показатели	Пятнистая тундра			Бугорковая тундра	Полигональное болото	Разнотравно-дриадовые группировки	Разнотравно-элаковые группировки
	голый грунт	зарастающие пятна	валики				
Всего видов	16	40	48	38	28	43	62
"  родов	11	28	23	30	23	37	43
Численность, тыс. экз./м <sup>2</sup>	70	477	666	3556	820	1138	7450
Масса, мг/м <sup>2</sup>	33	312	658	2638	1188	859	7763
Потенциальная иттенсивность потребления кислорода, мм <sup>3</sup> /м <sup>2</sup> /ч	200	850	860	8000	1200	2000	25000

нистой тундры, а также мелкобугорковой тундре (табл.5). В начале вегетационного периода процент половозрелых нематод особенно высок в ложбинке, где в этот момент температурные условия крайне неблагоприятны и, очевидно, низка интенсивность размножения. По мере прогрева почвы резко возрастает процент личинок, что свидетельствует об интенсификации процессов размножения. На валике, наиболее прогреваемом элементе нанорельефа, в начале вегетационного периода процент взрослых нематод наиболее низок. К концу лета в этом местообитании наблюдается сильное иссушение субстрата и, как следствие, снижение интенсивности размножения, о чем говорит увеличение процента половозрелых. Мелкобугорковая тундра в отличие от ложбинки и валика характеризуется более стабильными условиями на протяжении вегетационного периода. Соответственно этому интенсивность размножения нематод находится примерно на одном уровне, хотя все же процент взрослых нематод несколько выше на заключительном этапе вегетационного периода.

Данные табл.6 показывают, что на „абсолютно“ голых грунтах, без лишайников и мхов, обилие нематод низко. Отношение массы к численности, иначе средний вес одной особи, здесь  $- 0.00047$  мг, что меньше, чем в других группировках. Нематоды в данном местообитании встречаются в самых поверхностных слоях почвы. Проникновение их в более глубокие горизонты лимитируется, по-видимому, повышенной влажностью субстрата, который может оплывать уже на глубине 3-5 см. Подавляющее большинство особей — микробофаги.

С формированием на пятне лишайниковой корки, а затем и фрагментарного покрова из мхов и цветковых, резко возрастает обилие и видовое разнообразие нематод (табл.6). Размеры круглых червей здесь в среднем больше (средний вес  $- 0.00065$  мг). При весьма благоприятных температурных условиях в поверхностных слоях почвы на зарастающих пятнах можно ожидать большую величину суммарного метаболизма, что и подтверждают расчеты. Видовой состав круглых червей зарастающих пятен наиболее близок таковому мелкобугорковой тундры. Между тем основные доминанты (виды и роды) могут оставаться теми же, что и на пятнах голого грунта. Заселение нематодами глубоких почвенных горизонтов ограничено повышенной влажностью. На зарастающих пятнах соотношение экологических групп несколько меняется в сравнении с пятнами голого грунта. Во всяком случае еще более возрастает относительное обилие микробофагов и снижается процент прочих экогрупп. Доля паразитов высших растений увеличивается с глубиной, что, возможно, связано с проникновением в почву корней.

Высокие величины суммарной численности и биомассы нематод в ложбинке пятнистой тундры обусловлены, вероятно, сильным увлажнением. Вместе с тем здесь весьма неблагоприятны температурные условия, особенно в минеральном грунте. Нематоды в ложбинке относительно крупные — средний вес около  $0.001$  мг.

В мелкобугорковой тундре общая численность нематод наиболее высока среди тундровых зональных сообществ (табл. 6). Однако

суммарная масса здесь ниже, чем в ложбинке, в связи с меньшими размерами особей (средний вес – 0,00073 мг).

В мочажине полигональных болот формируются своеобразные сообщества нематод. Суммарные количественные характеристики здесь близки к средним показателям для моховых тундр. Видовой состав занимает промежуточное положение между таковыми зональных тундр и водоемов. Вместе с тем специфичность видовой состава весьма высока. Соотношение экологических групп в данном местообитании напоминает то, которое складывается в моховых биотопах.

Разнотравно-дриадовые группировки развиваются в условиях наибольших сезонных колебаний температуры. Интенсивный прогрев и иссушение поверхностных слоев субстрата, отсутствие моховой дернины – все это обуславливает своеобразие сообщества нематод данного местообитания. При сравнительно высокой суммарной численности круглые черви отличаются здесь небольшими размерами (средний вес – 0,00075 мг). Видовой состав нематод разнотравно-дриадовых группировок наиболее близок фауне круглых червей зарастающих пятен. Преобладают политрофы. Четко выражено увеличение с глубиной относительного обилия паразитов высших растений.

Разнотравно-злаковые группировки на склонах берега реки характеризуются наибольшим богатством растительности и почв. Численность круглых червей здесь наиболее высока (табл.6). Видовой состав близок к таковому валика пятнистой тундры. Нематоды обнаружены по всему профилю почвы. Характерны подъемы численности в некоторых глубинных слоях, что согласуется с распределением других педобионтов (Чернов и др., 1973). Процент паразитов высших растений – самой многочисленной группы – увеличивается с глубиной, что отражает относительно сильное развитие корневых систем.

Горная тундра представляет комплекс весьма разнородных микробиотопов – оголенных щебнистых грунтов, лишайниковых подушек, моховых куртин и т.д. Численность нематод минимальна на голых грунтах и максимальна в разнотравно-злаковых группировках. Экологический состав близок таковому моховых тундр.

Население круглых червей водоемов характеризуется сравнительно высоким видовым разнообразием. В целом оно ближе к группировкам наиболее увлажненных элементов тундр-ложбинок и полигональных болот. Экологический состав отличается подавляющим превосходством микробофагов, что, очевидно, связано с особенностями питания в водоемах.

В исследованном районе весьма высока вариабельность общих величин обилия. В зависимости от особенностей растительного покрова, термо- и гидрорежима почв численность нематод может различаться в 100 раз, а масса – почти в 250 раз. Суммарные количественные характеристики группировок нематод типичных тундровых местообитаний с моховым покровом (пятнистая и мелкобугор-

Т а б л и ц а 7

Коэффициенты „агрегированности“ некоторых массовых видов нематод

Вид	Зарастающие пятна	Валики	Ложбинки	Мелкобугорковая тундра	Разнотравно-дриадовые группировки
<i>Monhystera filiformis</i> . . . . .	3.0	3.5	5.4	-	-
<i>Prismatolaimus tateya</i> . . . . .	3.0	1.9	1.94	3.0	-
<i>Tylenchus davainei</i> . . . . .	3.0	2.2	1.4	2.0	3.7
<i>Filenchus filiformis</i>	2.4	2.0	3.1	-	2.4

П р и м е ч а н и е. Прочерк означает, что вид не обнаружен, или встречен в малом числе, или отмечен в других горизонтах. Коэффициенты рассчитаны для нематод, обитавших в поверхностном слое субстрата в период максимальной суммарной численности. Повторность - 10-кратная.

ковая тундры) близки между собой, но заметно отличаются от таковых интразональных местообитаний.

Одним из показателей, используемых для анализа пространственного распределения организмов, является коэффициент „агрегированности“ (Василевич, 1969; Чернова, Чугунова, 1967; Чернов, 1971, 1975а). В табл.7 приведены значения коэффициента для четырех видов нематод.

Распределение нематод отличается высокой степенью агрегированности. Характер пространственного распределения отдельных видов наиболее сходен в зарастающих пятнах, где концентрация особей в среднем наиболее высока. Агрегированное распределение видов в зарастающих пятнах связано, по-видимому, с фрагментарностью растительного покрова.

В поверхностном слое моховых валиков степень агрегированности нематод в среднем ниже, чем на зарастающих пятнах. Возможно, что сомкнутый и флористически богатый растительный покров, хороший прогрев дернины, высокое обилие представителей прочих групп почвенных животных и микрофлоры создают условия более или менее равномерные по всей площади этого местообитания. В то же время у *M. filiformis* агрегированность на валике выше,

чем на зарастающем пятне. Этот вид относится к микробофагам и по характеру питания близок к *P.tareya*. Между тем последний на валике распределен более равномерно. В этой связи можно предполагать, что на распределение *M.filiformis* влияют другие факторы, в частности он, может быть, более чувствителен к влажности.

Уже отмечалось (Кузьмин, 1972а; Чернов, 1973), что сходство группировок нематод в большей степени определяется характером конкретных экологических режимов, играющих первостепенную роль в жизни этих животных, а не территориальной сопряженностью местообитаний. Это подтверждается и анализом пространственного распределения массовых видов. Например, близки группировки нематод зарастающих пятен и разнотравно-дриадовых сообществ (Кузьмин, 1972а; Чернов, 1973). В этих же местообитаниях наиболее близка степень агрегированности *T.davainei* и *T.(Filenchus) filiformis*. Сходно распределение этих видов в ложбинках и валиках пятнистой тундры и в мелкобугорковой тундре.

Нематоды относятся к числу важнейших доминантов субарктических сообществ. Правда, по суммарной массе они уступают олигохетам — как энхитреидам, так и люмбрицидам (*Eisenia nordenskiöldi*), особенно в лугоподобных группировках. Однако по рассчитанным суммарным показателям интенсивности потребления кислорода на первое место выходят круглые черви.

Видовое разнообразие и численность круглых червей тем выше, чем богаче флора и выше обилие цветковых растений. Характер растительного покрова влияет на соотношение экологических групп нематод. Процент паразитов растений выше в местообитаниях с преобладанием цветковых. В моховых группировках основная часть нематод — микробофаги. Сравнительно равномерно распределяются по обилию экогруппы в мочажине полигональных болот, в разнотравно-злаковых и разнотравно-дриадовых группировках.

Сравнение количественных характеристик группировок нематод подзоны типичных тундр и некоторых более южных районов свидетельствует, что в условиях Субарктики „удельный вес“ круглых червей в комплексе почвообитающих беспозвоночных больше, чем в остальной части гумидного пояса. Например, в хвойных лесах нематоды составляют около 1/10 зоомассы, в дубравах — 1/12, а в тундрах — примерно 1/5 массы всех почвенных беспозвоночных (Чернов, Ходашова, Злотин, 1967; Чернов, 1975б). Численность круглых червей в тундрах значительно уступает таковой в более южных зональных сообществах. Так, по данным С.И. Новиковой (1971), суммарное обилие нематод в ельнике составляет 17 млн.экз./м<sup>2</sup>, что более чем в 10 раз выше, нежели в типичных тундрах. Вместе с тем если сравнить численность нематод в интразональных сообществах — лугах (в тех же районах), то контраст будет меньше. В исследованном районе в нивальных луговых группировках численность круглых червей достигает 7,5–10 млн.экз./м<sup>2</sup>, что лишь в 3–4 раза ниже, чем на лугах Подмоскovie (Васильева, 1972).

Занимающие в тундровой зоне небольшие площади лугоподобные сообщества представляют особенно большой интерес как группировки с максимально интенсивными процессами почвообразования для условий Субарктики. На побережье р.Пясины развиты весьма своеобразные мощные черноземовидные суглинистые почвы, в которых гумусированность прослеживается до глубины 40–50 см. На этих участках численность нематод с учетом всей мощности обитательного слоя превышает 10 тыс. экз./м<sup>2</sup> (Чернов, 1973).

Приведенные данные показывают, что нематоды относятся к числу важнейших компонентов тундровых сообществ и выполняют весьма разнообразные ценоотические функции. Кроме того, комплекс почвенных нематод может служить индикатором экологических условий и направления изменений тундровых сообществ.

## Л и т е р а т у р а

- В а с и л е в и ч В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., „Наука“, 1969. 230 с.
- В а с и л ь е в а И.Н. К фауне и экологии свободноживущих нематод лугов Подмосквья. – В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М., „Наука“, 1972, с.27–28.
- Г а г а р и н В.Г. Свободноживущие и фитопаразитические нематоды Учинского водохранилища. Автореф. канд. дис. М., 1973.
- Д е м ч е н к о Е.П. Закономерности распределения круглых и кольчатых червей в тундрах Таймыра в зависимости от характера растительного покрова. – В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Казань, „Наука“, 1969, с.62–63.
- К у з ь м и н Л.Л. О фауне и экологии свободноживущих нематод Западного Таймыра. – Зоол. журн., 1972а, т.51, № 9, с.1399–1402.
- К у з ь м и н Л.Л. Некоторые особенности видового состава и биотопического распределения почвенных нематод в тундрах Западного Таймыра. – В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, „Наука“, 1972б, с.122.
- К у з ь м и н Л.Л. Сезонные изменения численности свободноживущих нематод в Субарктике. – В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М., „Наука“, 1972в, с.85–86.
- К у з ь м и н Л.Л. Фауна свободноживущих нематод Западного Таймыра. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973а, с.139–147.
- К у з ь м и н Л.Л. Особенности экологического состава группировок свободноживущих нематод в подзоне типичных тундр Западного Таймыра. – В кн.: Материалы научного совещания зоологов педагогических институтов. Владимир, 1973б, с.112–113.
- (К у з ь м и н Л.Л.) К u z m i n L. L. Free-living nematodes in the tundra of Western Taimyr. – Oikos, 1976, v.27, N 2, p.37–42.



- Н о в и к о в а С.И. Нематоды, разлагающие лесную подстилку. Автореф. канд. дис. М., 1971.
- П а р а м о н о в А.А. Опыт экологической классификации фитонематод. – Труды Гельминтолог. лабор. АН СССР, 1952, т.6, с.338–369.
- П а р а м о н о в А.А. Основы фитогельминтологии, т.1. М., Изд. АН СССР, 1962. 480 с.
- Т о м и л и н Б.А. Некоторые сведения о географическом распространении и экологии грибов Таймырского стационара. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.1. Л., „Наука“, 1971, с.130–137.
- Т о м и л и н Б.А. Стационарные микоценологические исследования в тундрах. – В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., „Наука“, 1972, с.73–79.
- Ч е р н о в Ю.И. О некоторых индексах, используемых при анализе структуры животного населения суши. – Зоол. журн., 1971, т.50, № 7, с.1079–1093.
- Ч е р н о в Ю.И. Геозоологическая характеристика территории Таймырского стационара. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.187–200.
- Ч е р н о в Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа. – В кн.: Методы почвенно-зоологических исследований. М., „Наука“, 1975а, с.160–216.
- Ч е р н о в Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., „Мысль“, 1975б. 222 с.
- Ч е р н о в Ю.И., А н а н ь е в а С.И., К у з ь м и н Л.Л., Х а ю р о в а Е.П. Некоторые особенности вертикального распределения беспозвоночных в почвах тундровой зоны. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.180–186.
- Ч е р н о в Ю.И., А н а н ь е в а С.И., Х а ю р о в а Е.П. Комплекс почвообитающих беспозвоночных в пятнистых тундрах Западного Таймыра. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1971, с.198–211.
- Ч е р н о в Ю.И., Х о д а ш о в а К.С., З л о т и н Р.И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения. – Журн. общ. биол., 1967, т.28, № 2, с.188–197.
- Ч е р н о в а Н.М., Ч у г у н о в а М.Н. Анализ пространственного распределения почвообитающих микроартропод в пределах одной растительной ассоциации. – Pedobiologia, 1967, В.7, с.67–87.

- A l g e n C. A. Terrestrial Nematodes from Jan-May-  
en. - Ann. and Mag. Natur. Hist., 1953, v.6, N 69,  
p.665-689.
- A l g e n C.A. On some arctic free-living moss-nema-  
todes. - Medd. Grönland, 1954, v.107, N 6, p.1-10.
- A n d e r s o n R.W. Comparative morphology and  
descriptions of three new species of Teratocephalus  
from Canada. - Can.J.Zool., 1969, v.47, p.829-840.
- A u r i v i l l i u s C. Eine Anguillulide aus  
der Schneefauna Spitzbergens. - Bih.svensk. ve-  
tensk. Akad. Handl., 1883, v.8, N 11, p.2.
- B a n a g e W.B. The ecological importance of free-  
living soil Nematodes with special reference to  
those of moorland soil. - Animal Ecol., 1963, v.32,  
N 1, p.133-140.
- B a s s u s W. Beiträge zur Ökologie der Nematoden  
verschiedener Waldböden. - Archiv Forstwesen,  
1961, B.10, N 4-6, p.439-446.
- B u n n e l l F.L., M a c L e a n S.F., B r o w n  
Jr., Barrow J. Alaska, USA. - In: Rosswall T.,  
Heal O.W. Structure and Function of Tundra Eco-  
systems. Ecol. Bull. (Stockholm), 1975, v.20, p.73-  
124.
- C o b b N.A. Nematodes collected by the Canadian  
Arctic Expedition under Stefansson. - J.Parasitol.,  
1921, v.7, p.195-196.
- C o n i n c k de L. Les Nématodes libres des eaux  
et des terres saumâtres. - Biol. Jaarboek, 1940,  
11 Jahrg., p.217-230.
- C o n i n c k de L. Wetenschappelijke Result der Stu-  
dienreis von Prof. P. van Oye up. L' Island. 8.  
Les Nématodes libres des sources chaudes. -  
Biol. Jaarboek., 1944, 16 Jahrg., p.311-323.
- D a s V. Hexatylus mulveyi n.sp. and Deladenus du-  
rus (Cobb, 1922) Thorne, 1941 (Nematoda: Neoty-  
lenchidae) from the Canadian Arctic. - Can.J.Zool.,  
1964, v.42, p.17-23.
- D i t t e v s e n Hy. Freelifving Nematodes from Gre-  
enland. Land- and Freshwater. - Medd. Grönland,  
1927, v.21, suppl., p.1-6.
- L a g e r l o f J., M a g n u s s o n C., R o s -  
s w a l l T. Investigation of nematodes at the  
Stordalen site. - Swedish tundra biome project.  
Techn. Rep., 1975, N 18, p.1-32.
- L i n s t o w von. O.Arktische und Subarktische  
Nematodenfauna. - In: Fauna arctica, B.1. 1900,  
p.31-39.

- M e n z e l R. Ueber freilebende Nematoden aus der Arktis. - Festschr. f. Zschokke, 1920, B.17, p.54-61.
- M u l v e y R.H. Some soil-inhabiting, fresh-water and plant-parasitic Nematodes from the Canadian Arctic and Alaska. - Arctic, 1963a, v.16, N 3, p.23-27.
- M u l v e y R.H. Anguina agrostis (Steibuch) on Arctagrostis latifolia from the Canadian Arctic. - Can. J. Zool., 1963b, v.41, p.1223-1226.
- M u l v e y R.H. Soil-inhabiting nematodes of the orders Araeolaimida, Chromadorida, Enoplida and Monhysterida from the Canadian high Arctic. - Can. J. Zool., 1969a, v.47, p.365-382.
- M u l v e y R.H. Nematodes of the genus Tylenchorhynchus (Tylenchoidea: Nematoda) from the Canadian high Arctic. - Can. J. Zool., 1969b, v.47, p.1245-1248.
- M u l v e y R.H. Nematodes of the family Neotylenchidae (Tylenchida: Nematoda) from the Canadian high Arctic. - Can. J. Zool., 1969c, v.47, p.1261-1268.
- N i e l s e n O. Studies on the soil microfauna. 2. The soil inhabiting nematodes. - Natura Jutlandica, 1949, v.2, p.1-132.
- S a n w a l K.C. Two new species of the genus Apnelenchoides Fischer 1894 (Nematoda: Aphelenchoiidae) from the Canadian Arctic. - Can. J. Zool., 1965, v.43, p.933-940.
- S t e i n e r G. Freilebende Nematoden aus Novaya Semlya. - Zool. Anz., 1916a, B.47, N 8, S.50-74.
- S t e i n e r G. Beiträge zur geographische Verbreitung freilebender Nematoden. - Zool. Anz., 1916b, B.46, S.311-335, 337-339.
- W a s i l e w s k a L. Nematodes of the dunes in the kampinos forest. - Ecol. pol., 1971a, v.19, N 38, p.651-658.
- W a s i l e w s k a L. Klasyfikacya troficzna nicieni glebowych i roslinnych. - Wiad. ekol., 1971b, t.17, N 4, S.379-388.
- W u L.-Yu. Five new species of Tylenchus Bastian, 1865 (Nematoda: Tylenchidae) from the Canadian high Arctic. - Can. J. Zool., 1969a, v.47, p.1005-1010.
- W u L.-Yu. Dactylotylenchinae, a new subfamily (Tylenchidae: Nematoda). - Can. J. Zool., 1969b, v.47, p.905-911.
- Y e a t e s C.W. Studies on nematodes from dune sands. 9. Quantitative of six localities. - N.Z.J. Sci., 1967, v.10, p.927-948.

ЭКОЛОГИЯ Collembola  
В ПОДЗОНЕ ТИПИЧНЫХ ТУНДР ТАЙМЫРА

Рязанский государственный педагогический институт

В последнее время значительно расширились сведения о коллемболах заполярных районов Советского Союза (Чернов, 1968, 1973; Чернов и др., 1971; Ананьева, 1971, 1973; Мартынова и др., 1973; Бондаренко, 1974). Но все же данные об особенностях экологии коллембол в условиях субарктических и арктических районов Евразии пока крайне ограничены.

В настоящем сообщении мы приводим некоторые материалы по экологии ногохвосток подзоны типичных тундр. Исследования проводились на Таймырском биогеоценологическом стационаре в окрестностях поселка Тарей в 1967–1969 гг. Методика исследования, состав фауны и количественные характеристики группировок коллембол приведены в предыдущих сообщениях по итогам этих работ (Ананьева, 1971, 1973; Чернов и др., 1971).

О большой приспособленности коллембол к тундровым условиям свидетельствует их высокое обилие и разнообразный видовой состав. Общая численность коллембол в зональных тундровых сообществах колеблется от 20 до 40 тыс. экз./м<sup>2</sup>. В некоторых локальных местообитаниях численность достигает 100 тыс. экз./м<sup>2</sup>. Высокую степень приспособленности этой группы в целом к суровым субарктическим условиям подтверждает также большое разнообразие жизненных форм коллембол. В данном районе встречены все основные группы жизненных форм ногохвосток (рис. 1). Широко представлены подстилочно-бриобионтные (верхнегемиэдафические) формы, большинство которых относится к сем. Isotomidae (26 видов). Особенно многочисленны виды рода *Isotoma* (*I. viridis*, *I. gorodkovi*, *I. violacea*, *I. olivacea*, *I. sp. sp.*). Обилие гемиэдафических форм коллембол (*Folsomia diplophthalma*, *F. quadrioculata*, *I. notabilis* и др.), очевидно, связано с развитием моховой дернины, в которой они находят благоприятные условия обитания. Весьма характерны в тундрах поверхностные формы (20 видов), особенно такие как *Hypogastrura tullbergi*, *Tetracanthella wahlgreni*, *Sminthurus viridis*; *S. variegatus*, *Entomobrya sp.*, *Morulina kotzebuensis*. Многие из них достигают высокой численности в зональных сообществах. Группа почвенных форм представлена верхнепочвенными видами (в основном *Onychiurus*) при полном отсутствии глубокопочвенных.

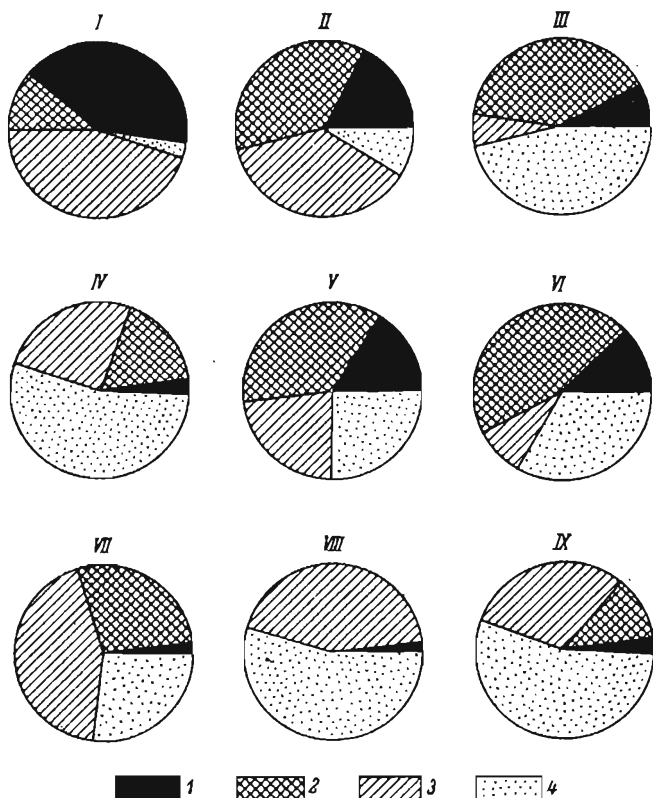


Рис.1. Соотношение численности жизненных форм коллембол в сообществах исследованного района.

I - пятна „голового“ грунта; II - пятна второй стадии зарастания; III - пятна третьей стадии зарастания; IV - валик; V - ложбинка; VI - бугорковая тундра; VII - полигональное болото; VIII - разнотравно-дриадовая группировка; IX - разнотравно-злаковая группировка. Формы коллембол: 1 - поверхностные, 2 - подстильно-бриобионтные, 3 - полупочвенные, 4 - почвенные.

Многих ногохвосток, обитающих в тундровой зоне, можно отнести к гигрофильным формам. Часть видов тесно связана с водной поверхностью. Так, на поверхности мочажин, небольших луж скапливаются виды рода *Hypogastrura* (*H. assimilis*, *H. tullbergi*). Иногда они настолько обильны, что сброшенные при линьке шкурки образуют сплошной налет на поверхности бочагов. Обильны также *Podura aquatica*, *Isotomurus palustris*. На поверхности луж в пятиистой тундре встречались почвенные формы - онихиурусы.

Очевидно, они вымываются водой из грунта. В нижней части моховой дернины обнаружены скопления шкурок *Onychiurus*. К местам с избыточным увлажнением приурочено значительное число видов. Так, *Folsomia regularis* встречается в основном в ложбинках пятнистой тундры — наиболее увлажненной части нанорельефа, в полигональной тундре и во влажном листовом опаде. Приуроченность к такого типа местообитаниям обнаруживают *Ceratophysella armata*, *S.arctica*, *Ballistura* sp., *Isoma olivacea*.

Общеизвестна холодостойкость коллембол. Высокие температуры ограничивают их размножение, снижают численность (Milne, 1960; Marschall, Kevan, 1962). Среди коллембол много „хионофильных“ форм. В литературе давно известны факты выхода коллембол на снег (Мельниченко, 1935; Stach, 1955; Гринбергс, 1958; Strubing, 1958). Это явление особенно широко распространено в тундровой зоне. На Таймыре задолго до полного стаивания снега коллембол можно встретить в массе на снегу. Это прежде всего виды рода *Isotoma* (*I.viridis*, *I.olivacea*, *I.violacea*, *I.sp.*), а также *Hypogastrura socialis*, *Isotomurus palustris*. Особенно их много вблизи проталин. По числу особей на снегу доминируют *Isotoma violacea*, *I.sp.*, в меньшем количестве — *Hypogastrura socialis*, *Ballistura* sp., *Pseudisotoma sensibilibis*, *Lepidocyrtus violaceus*, *Isotomurus palustris*, причем особи *Isotoma violacea*, встреченные на снегу и на льду, отличаются исключительно интенсивной черно-фиолетовой пигментацией. В большом количестве коллемболы обнаружены на поверхности и в толще льда. Особенно их много по краю ледничков, где они скапливаются в огромном количестве. При этом ногохвостки сохраняют активность как в теплые солнечные дни, так и в пасмурные при температуре воздуха около  $-3-5^{\circ}$ . Все это указывает на большую холодостойкость коллембол.

Одной из причин массового появления ногохвосток на снегу ранней весной, вероятно, является зимовка в толще снега (в покрытых снегом соцветиях, плодах, побегах различных растений). При вытаивании растений коллемболы оказываются на снегу. Массовые зимние скопления ногохвосток мы обнаружили в плодах бобовых (*Oxytropis middendorffii*, высота над почвой до 15 см); и в побегах *Artemisia tilesii* (высота над почвой 20 см). Как видно из табл.1, в перезимовавших растениях особенно многочисленны *Isotoma viridis*, *I.gorodkovi*, *I.violacea*, *Lepidocyrtus violaceus*.

В долинах ручьев и по склонам берега р.Пясины коллемболы в массе зимуют также и в сережках различных ив (табл.1). Особенно обильно они заселяют сережки *Salix reptans* и *S.arctica*. В сережках *S.reptans*, выкопанных из-под снега, в большом количестве встречены *Podura aquatica*, *Isotomurus palustris*, *Isotoma viridis*, *I.violacea*, *I.fennica*. Скопления коллембол обнаружены в оттаивающих поврежденных корнях *Pedicularis oederi*, *Artemisia tilesii* и *Delphinium*

## Т а б л и ц а 1

Количество коллембол, извлеченных из перезимовавших побегов и плодов различных растений в конце июня—начале июля 1968 г.

Вид коллембол	Обнажились из-под снега						В толще снега
	70 бобов <i>Oxytropis middendorffii</i>		1000 соцветий <i>Artemisia tilesii</i>		60 побегов <i>Pedicularis verticillata</i>		
	сутки назад	неделю назад	только что	2 дня назад	2 дня назад	5 дней назад	
<i>Hypogastrura tullbergi</i> Schäff	8	-	20	3	1	-	-
<i>H.sahlbergi</i> Reut. . . . .	-	-	-	-	-	-	3
<i>H.socialis</i> Uzell . . . . .	2	-	13	-	-	-	-
<i>Podura aquatica</i> L. . . . .	20	-	-	-	-	-	-
<i>Isotomurus palustris</i> Müll	23	-	-	-	-	-	-
<i>Isotoma viridis</i> Bourl. . . . .	180	-	100	80	400	2	26
<i>I. gorodkovi</i> Mart. . . . .	36	-	54	-	87	-	-
<i>Isotoma</i> spp. . . . .	18	-	114	-	15	-	162
<i>I. violacea</i> Tullb. . . . .	22	4	-	13	4	-	24
<i>I. olivacea</i> Tullb. . . . .	-	-	-	-	-	-	2
<i>I. fennica</i> Reut. . . . .	54	1	23	1	164	-	141
<i>I. grandiceps</i> Reut. . . . .	2	-	-	-	-	-	-
<i>Vertagopus pallidus</i> Mart. . . . .	1	-	-	-	-	-	-
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> Geoffr.	17	1	-	10	-	7	-
<i>Corynothrix borealis</i> Tullb. . . . .	-	-	17	1	-	2	-
<i>Entomobrya</i> sp. . . . .	-	-	-	-	-	-	1

middendorffii (табл.2). Наиболее многочисленны почвенные виды рода *Onychiurus*, а также *Folsomia bisetosa* и полупочвенные *Isotoma notabilis*, *Folsomia quadrioculata*, *F. diplophthalma*.

По нашим данным, сезонная динамика большинства видов коллембол выражена слабо. Подавляющее большинство видов, очевидно, зимует на разных стадиях развития. В зимних скоплениях ногохвосток такие многочисленные виды как *Isotoma viridis*, *I. fennica*, *I. gorodkovi*, *I. violacea* представлены примерно в равном количестве как молодыми, так и взрослыми особями. Очевидно, жизненный цикл этих коллембол в тундровой зоне не локализован в сезонном аспекте, а динамика их численности определяется наложением нескольких генераций, длительность которых, вероятно, различна. В литературе имеются данные о количестве кладок в год у некоторых видов. Так, Шарма и Кеван (*Sharma, Kevan, 1963*) отметили 4 периода яйцекладки у *I. notabilis*. Бритт (*Britt, 1951*) установил, что *Ceratophysella armata* начинает откладывать яйца до достижения максимальных размеров. Исследования Хэйла (*Hale, 1965a*) показали, что *Lepidocyrtus lanuginosus* становится половозрелым также до достижения максимальных размеров. В наших материалах встречен *L. violaceus*, который многочислен в толще снега, в побегах и плодах различных растений, а также в почвенных пробах в начале июня. Максимум численности этого вида падает на июль и начало августа.

В литературе есть указания (*Hale, 1965a, 1965b*), что *L. lanuginosus* откладывает большую часть своих яиц поздней осенью и их развитие под действием низких температур прекращается до весны. Некоторые особи этого вида перезимовывают и откладывают яйца весной следующего года. Представители рода *Entomobrya*, по литературным данным, зимуют во взрослом состоянии, а с наступлением весны приступают к размножению. В тундрах, по нашим наблюдениям, молодые и взрослые особи *Entomobrya sp.* встречаются в небольшом количестве сразу же после стаивания снега. Единично они встречены и в зимних скоплениях коллембол. Наибольшая численность этого вида отмечается в июле. С середины июля *Entomobrya sp.* в массе выкашиваются в мохово-осоковых тундрах, причем в пятнистой больше, чем в других типах тундр. Лишь у некоторых специализированных поверхностных видов, например *Sminthurus viridis*, *S. variegatus*, изменение численности носит ярко выраженный сезонный характер.

В пробах, взятых сразу после стаивания снега (середина июня), *Sminthurus* не обнаружены. Только во второй половине июля они начинают встречаться в почвенных пробах и укусах. В конце июля и в первой декаде августа наблюдался максимум численности имаго (до 100 экземпляров на 25 взмахов сачка в пятнистой тундре). На луговинах численность *S. viridis* меньше, чем в мохово-осоковых тундрах (до 10-20 экземпляров на 25 взмахов сачка). К концу лета численность их везде снижается. Очевидно, сминтурусы зимуют в стадии яйца. Холдуэй (*Holdaway, 1927*) и Маклаган



Т а б л и ц а 2

Коллемболы, извлеченные из корней сразу после оттаивания почвы (30 У1 1968) на склоне берега р.Пясины

Вид коллембол	Pedicularis oederi	Artemisia tialesii	Delphinium middendorffii
<i>Onychiurus</i> . . . . .	88	213	245
<i>Anurida</i> sp. . . . .	1	-	-
<i>Ceratophysella arctica</i> Mart.	5	-	-
<i>Folsomia quadrioculata</i> Tullb.	6	22	15
<i>F. diplophthalma</i> Axels. . . .	9	1	7
<i>F. bisetosa</i> Gisin . . . . .	14	11	34
<i>Proisotoma</i> sp. . . . .	7	1	-
<i>Isotoma notabilis</i> Schött . . .	20	21	53
<i>Isotoma viridis</i> Bourl. . . . .	5	6	2
<i>Isotoma</i> sp. . . . .	4	5	4
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> Geoffr . . . . .	3	1	8
<i>Corynothrix borealis</i> Tullb.	3	-	2
<i>Sminthurinus</i> sp. . . . .	9	1	-

П р и м е ч а н и е. Количество экземпляров на одну пробу - примерно 0,25 дм<sup>3</sup> измельченных корней.

(MacLagan, 1932) показали, что у *S. viridis* имеется два периода яйцекладки с интервалом в 10 дней. Дэвидсон (Davidson, 1934) отмечает, что продолжительность эмбрионального развития данного вида зависят от температуры и влажности. На сезонную локализацию цикла развития *Sminthurus* указывает ряд авторов (Bellinger, 1954; Борисов, 1967). Однако у других представителей этого семейства развитие может иметь иной характер. Например, у молодых особей рода *Sminthurinus* мы встретили ранней весной в корнях *Pedicularis oederi*. К числу сезонных видов можно отнести также *Hypogastrura socialis*, которая отмечена в течение коротких периодов: ранней весной и в начале лета. Массовые зимние скопления для этого вида отмечались Стахом

(Stach, 1959). А.И. Борисов (1967) характеризует данный вид в условиях Подмосквья как осенний.

На характер экологических связей и распределение ногохвосток очень большое влияние оказывает моховой покров, представляющий благоприятную среду обитания для многих видов коллембол. Ко многим из них можно отнести характеристику „бриофильные“. Вероятно, именно сильное развитие моховой дернины определяет столь высокую численность их в тундровой зоне. О влиянии моховой дернины на пространственное распределение беспозвоночных в тундровых условиях указывали Б. А. Тихомиров (1959) и Ю.И. Чернов (1964).

В зональных сообществах (пятнистая, мелкобугорковая и полигональная тундры) нами брались пробы сериями по 30–50 образцов размером 5 x 5 см, вплотную прилегающих друг к другу по прямой линии. В каждой пробе определяли видовой состав растений с примерной оценкой их обилия, фиксировали основные доминантные виды мхов. Данная методика, заимствованная из работы Н.М. Черновой и М.Н.Чугуновой (1967), преследовала цель выявить закономерности распределения коллембол в зависимости от состава моховой дернины (рис.2–4). В табл.3 в качестве примера показано распределение *Folsomia diplophthalma* в пробах с определенным составом доминантных растений по всем местообитаниям суммарно.

Как видно из рис.2–4 и табл.3, состав моховой дернины в значительной степени определяет характер распределения коллембол. Самыми насыщенными оказываются куртины мхов-доминантов *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylacomium alaskanum* – основных образований дернины. Если дернина достигает большой мощности, то в ее толще много проростков цветковых растений. Все это, по-видимому, создает благоприятную среду обитания для коллембол. Например, к грегациям данных мхов приурочена максимальная численность *Folsomia diplophthalma*, *F.regularis*, видов *Onychiurus*, а также *Pseudisotoma sensibilis*, *Vertagopus pallidus*. Здесь же отмечена максимальная численность всех коллембол. В тех участках тундры, где эти мхи образуют сплошной покров, распределение коллембол на том или ином протяжении может быть весьма равномерным (рис.2 и 3). Смена названных доминантных видов мхов существенно изменяет распределение ногохвосток. Однако вкрапливание таких мхов как *Rhacomitrium lanuginosum*, видов рода *Dicranum*, лишайников из рода *Cladonia*, плотных куртин цветковых (*Carex*, *Dryas*, *Cassiope*) приводят к резким изменениям состава и распределения коллембол. В количественном отношении менее всего заселен *Rhacomitrium lanuginosum*, что, вероятно, определяется прежде всего невысокой влажностью в его куртинах. В них встречены такие виды как *Folsomia diplophthalma*, *Pseudisotoma sensibilis*, *Isotoma gorodkovi*, а также представители *Onychiurus*. Плотные дернинки *Dicranum elongatum* более благоприятны для почвенных и полупочвенных видов. Грегации этого мха

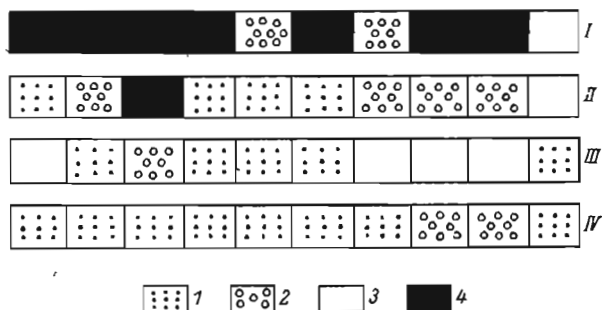


Рис.2. Распределение коллембол по классам обилия в пределах одной грегации мха *Hylocomium alaskanum*.

Пятнистая тундра, июль 1969 г. Каждая клетка – одна проба 5x5 см. I – все коллемболы; II – *Onychiurus*; III – *Pseudoisotoma sensibilis*; IV – *Isotoma* sp. Численность коллембол по классам (экз./25 см<sup>2</sup>): 1 – 0-10, 2 – 11-20, 3 – 21-30, 4 – более 31.

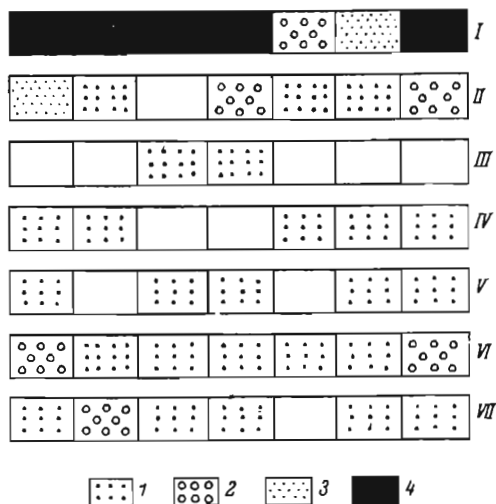
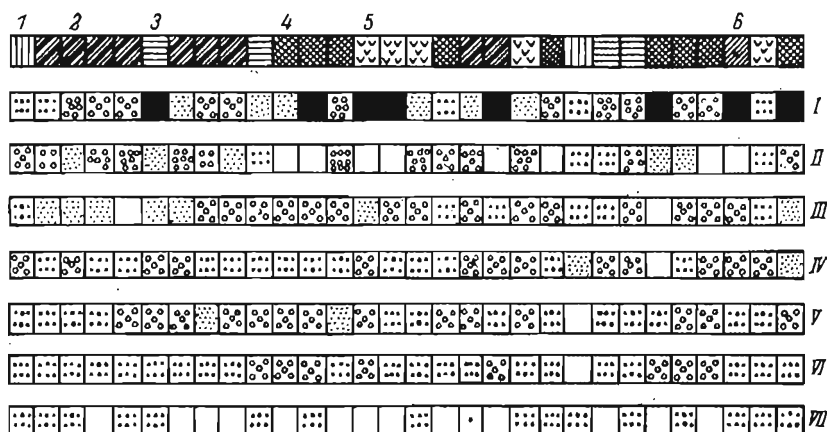


Рис.3. Распределение коллембол по классам обилия в пределах одной грегации мха *Tomenthypnum nitens*.

Пятнистая тундра, июль 1969 г. Каждая клетка – одна проба 5x5 см. I – все коллемболы; II – *Onychiurus*; III – *Folsomia diplopt-halma*; IV – *F. arctica*; V – *Pseudoisotoma sensibilis*; VI – *Isotoma* sp. n.; VII – *Isotoma* sp.

Остальные обозначения те же, что на рис. 2.



A	41-60	61-80	81-100	>100
	••••	••••	••••	••••
B	0-20	11-20	21-30	>30
	••••	••••	••••	••••

Рис. 4. Распределение коллембол в линейной серии проб в полигональном болоте.

Июль 1969 г. Каждая клетка – одна проба 5 x 5 см. Верхний ряд – виды растений, доминирующие в каждой пробе: 1 – *Tomenthypnum nitens*, 2 – *Dicranium sp.*, 3 – *Ptilidium ciliare*, 4 – *Aulacomnium turgidum*, 5 – совокупность нескольких мхов, 6 – *Hylacomium alascanum*. I – все коллемболы; II – *Onychiurus sp.*; III – *Folsomia quadrioculata*; IV – *F. regularis*; V – *Isotoma sp.*; VI – *I. notabilis*; VII – *Folsomia sensibilis*. Численность коллембол (экз./25 см<sup>2</sup>) дана по двум шкалам: А – суммарная, Б – для отдельных видов.

обильно заселяют виды рода *Onychiurus*, *Folsomia quadrioculata*, *F. regularis*, *I. notabilis*. Максимальное число видов ногохвосток тяготеет к совокупностям нескольких мхов и высших растений.

Для выяснения особенностей взаимоотношений коллембол с растительным покровом большой интерес представляют дриадовые склоны с разнообразным разнотравьем. Мы исследовали несколько таких участков на берегу р. Пясины. Здесь среди дриадового покрова некоторые цветковые растения образуют плотные куртины, оказывающие существенное влияние на распределение ногохвосток. Мы проанализировали влияние двух видов растений: *Oxytropis mid-*

Т а б л и ц а 3

Распределение числа проб по классам обилия *Folsomia diplophthalma* в зависимости от растений-доминантов

Класс обилия коллембол, экз./25 см <sup>2</sup>	<i>Tomenthyrnum nitens</i>	<i>Hylocomium alaskanum</i>	<i>Aulacomnium turgidum</i>	<i>Ptilidium ciliare</i>	<i>Peltigera aphtosa</i>	<i>Dicranum spp.</i>	<i>Rhacomitrium lanuginosum</i>	<i>Dryas punctata</i>	Несколько видов мхов	<i>Carex sp., Cladonia sp.</i>	<i>Cassiope tetragona</i> <i>Rhacomitrium lanuginosum</i> <i>Aulacomnium turgidum</i>	<i>Cladonia nitens</i>
1-5	21	8	2	2	2	1	1	1	9	1	1	1
5-10	3	2	1	2	1	1	1	1	6	1	1	1
10-15	1	2	4	1	1	1	1	1	2	1	1	1
15-20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
20-30	1	3	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1
30-40	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1
40-50	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
50-70	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
70-100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
100-130	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
130-160	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

*dendrorffii* и *Delphinium middendorffii*. Провели учеты в зоне ризосферы и вблизи от нее под дриадовым покровом. Видовой состав и количественные соотношения коллембол на этих участках варьируют весьма существенно. Общая численность ногохвосток максимальна в ризосфере крупных растений. Здесь же отмечается более высокая численность почвенных *Onychiurus* и полупочвенных (*Folsomia diplophthalma*, *Isotoma notabilis*) видов.

Концентрация коллембол в зоне кушения отдельных растений отмечалась другими авторами. В степях южной Тувы С. К. Стебае-

ва (1963) наблюдала скопления ногохвосток у растений, особенно у злаков. Своеобразно население коллембол в зоне ризосферы *Delphinium*. Ряд видов (*Isotoma notabilis*, *I. viridis*, *Folsomia quadrioculata*) имеет высокую численность. *F. diplophthalma* обильна только в ризосфере *Delphinium*, а *F. quadrioculata* многочисленна вне ризосферы. Равномерно в этих местообитаниях распределены *Isotoma viridis*, *I. gorodkovi*, *Corynothrix borealis*, *Folsomia bisetosa*.

Для растительного покрова вершин склонов характерны лишайники — *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Stereocaulon alpinum*. Мы проследили влияние одновидовых грегаций лишайников на распределение коллембол. Как видно из табл. 4, в куртинах лишайников концентрируются отдельные виды ногохвосток, такие как *Folsomia quadrioculata*, *Lepidocyrtus violaceus*, *Isotoma viridis*, *I. gorodkovi*. В большом количестве встречена *Pseudisotoma sensibilis*, тогда как в других местообитаниях на склонах она спорадична. С другой стороны, характерный для дриадовых склонов *Xenyllodes armatus* в лишайниковых подушках единичен. *Tetracanthella wahlgreni*, характерная для оголенных грунтов, полностью отсутствует под дриадой, но многочисленна в лишайниковых куртинах. *Isotoma grandiceps* зарегистрирована только в лишайниках.

В исследованном районе относительно высок удельный вес эврибионтных видов ногохвосток. Многие виды сравнительно поли-топны, населяют все местообитания района. Таковы *Isotoma viridis*, *I. gorodkovi*, *I. notabilis*, *I. violacea*, *Pseudisotoma sensibilis*, *Folsomia regularis*. Ряд видов приурочен только к определенным биотопам и поэтому может считаться стенобионтным. Таковы *Xenyllodes armatus*, встречающийся только в разнотравно-дриадовых группировках вершин склонов, и *Tetracanthella wahlgreni*, обитающая на голом грунте пятнистых тундр и в горных тундрах; *Proisotoma* sp. n. крайне специфична для пятен голого грунта пятнистой тундры. *Corynothrix borealis* многочислен в разнотравно-дриадовых группировках и в горных тундрах. *Lepidocyrtus violaceus* характерен для разнотравно-злаковых сообществ.

Существенный интерес представляют различные зоогенные субстраты как среды обитания ногохвосток. Для тундровой зоны очень характерны разнообразные скопления растительных остатков, образующиеся в результате деятельности леммингов, так называемое „леммингово сено“ — погрызы, распределенные равномерно или намытые в виде валов талыми водами на склонах увалов, в ложбинках. Совершенно особый тип местообитаний представляют зоогенные луговины в местах колониального поселения леммингов и других полевков. Эти участки выделяются сильным разрастанием злаков. Почвы здесь богаты органическим веществом, моховой покров развит слабо, грунт протаивает на большую глубину.

Т а б л и ц а 4

Распределение коллембол в верхних частях берега р.Пясины, 1968 г.

Вид коллембол	В ризо- сфере Oxylro- pis mid- dendor- ffii	Почва вне ри- зосферы O.mid- den- dorffii	В ризо- сфере Delphi- nium midden- dorffii
<i>Onychiurus</i> . . . . .	224	112	384
<i>Morulina kotzebuensis</i> Bödvar. . . .	-	-	-
<i>Pseudachorutes</i> sp. . . . .	-	-	-
<i>Xenyllodes armatus</i> Axels. . . . .	-	-	6
<i>Hypogastrura tullbergi</i> Schäff. . . .	8	3	6
<i>Ceratophysella</i> sp. . . . .	-	1	-
<i>Tetracanthella wahlgreni</i> Linn. . . . .	-	-	-
<i>Folsomia quadrioculata</i> Tullb. . . . .	13	30	-
<i>F.diplophthalma</i> Axels. . . . .	-	2	39
<i>F. bisetosa</i> Gisin. . . . .	3	5	15
<i>Pseudisotoma sensibilis</i> Tullb. . . .	-	-	-
<i>Proisotoma</i> sp. . . . .	-	-	-
<i>Isotoma notabilis</i> Schöff . . . . .	33	48	91
<i>I.viridis</i> Bourl. . . . .	9	28	4
<i>I.gorodkovi</i> Mart. . . . .	-	2	1
<i>I. grandiceps</i> Reut. . . . .	-	-	1
<i>I. spp. spp.</i> . . . . .	7	8	7
<i>I. violacea</i> Tullb. . . . .	1	-	1
<i>I. olivacea</i> Tullb. . . . .	-	-	-
<i>Vertagopus pallidus</i> Mart. . . . .	-	-	-
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> Geoffr. . . . .	1	3	8
<i>Entomobrya bermani</i> Tscheln. . . . .	1	-	-
<i>Corynothrix borealis</i> Tullb. . . . .	5	3	14
<i>Sminthurides</i> sp. . . . .	1	3	-
<i>Sminthurinus</i> sp. . . . .	-	-	2
<i>Sminthurus viridis</i> L. . . . .	-	1	-
Всего видов	17	20	20
Суммарная численность . . . . .	306	247	578

П р и м е ч а н и е . В куртинах лишайников - экз./дм<sup>3</sup>, в ризосфере

Почва вне ризосферы D, midden-dorffii	Куртины лишайников				
	Cetraria cucullata	Cetraria nivalis	Stereocaulon alpinum	Dactyli- na arc- tica	Thamno- lia ver- micularis
187	39	29	20	12	16
-	4	-	-	-	-
-	-	-	-	4	-
-	-	1	2	-	-
-	2	1	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	5	4	1	-	-
28	37	69	167	492	28
-	2	10	1	4	-
4	-	-	-	-	-
-	35	25	33	4	-
-	1	5	1	8	-
31	1	5	1	8	-
20	18	20	23	30	8
12	14	9	18	19	1
-	-	1	1	-	-
50	11	8	44	48	4
24	-	-	-	-	-
-	-	-	3	-	-
-	-	3	-	-	-
-	22	19	4	-	-
-	1	-	1	-	-
10	9	12	3	-	4
-	-	-	-	-	-
4	4	1	2	-	1
-	-	-	1	-	-
15	18	18	22	11	7
370	206	222	326	629	63

прочих растений - экз./дм<sup>2</sup>.



Одна из основных особенностей группировок коллембол зоогенных субстратов – относительно большое видовое богатство. В пробах из этих субстратов встречено 56 видов ногохвосток, т.е. больше, чем во всех прочих местообитаниях района вместе взятых (все-го в этом районе отмечено 62 вида). Некоторые из них в других разностях встречаются спорадично в небольшом количестве или вообще не зарегистрированы. Очевидно, это связано с тем, что в песчаных условиях тундровой зоны в скоплениях растительных остатков коллемболы находят благоприятные условия обитания (пища, температура, влажность). Наиболее характерен для зоогенных группировок вид, близкий к *I. violacea*, который пока не идентифицирован. Во всех исследованных субстратах обычны *I. viridis*, *I. fennica*, *I. notabilis*. Более спорадичны *I. olivacea*, *Vertagopus pallidus*. Под *Folsomia* представлен несколькими видами: многочисленны *F. quadrioculata*, *F. diplophthalma*, *F. arctica*; *F. regularis*, *F. bisetosa*, *F. microchaeta* встречены в меньшем количестве. *Anurophorus laricis*, *Friesea mirabilis*, *Brachystomella parvula*, *Folsomia microcheta*, *Isotoma propinqua* отмечены только в местообитаниях зоогенного характера. Повсеместно зарегистрированы виды рода *Onychiurus*. Особенно насыщены коллемболами скопления растительных остатков, возникающие в результате деятельности леммингов. Так, в зимних гнездах последних найдено 40 видов, в „лемминговом сене“ – 22. Наряду с типично гемизадафическими формами в них высокой численности достигают также эузадафические виды – *Onychiurus* и *Anurida*. Иногда в „лемминговом сене“ особенно высока численность *Folsomia quadrioculata* (до 250 экз./дм<sup>2</sup>). В зимних гнездах в большом количестве встречается *Hypogastrura assimilis*.

Большой интерес представляют разнотравно-злаковые группировки, возникающие в результате деятельности леммингов среди моховых тундр. При относительно бедном видовом составе в них резко выражено доминирование почвенных и полупочвенных представителей родов *Onychiurus*, *Anurida* и *Folsomia*. Численность представителей рода *Onychiurus* особенно высока под сплошным злаковым покровом на песчаных норах. Ю.И. Чернов (1966) отмечал, что их число в подобных местообитаниях достигает порядка нескольких миллионов на 1 м<sup>2</sup>.

В гнездах птиц отмечено от 3 до 15 видов ногохвосток. Наиболее массовые виды из гемизадафических форм – *Isotoma fennica*, *Isotoma sp.*, из эузадафических – виды *Onychiurus*, *Anurida*. Высока численность полупочвенных *Folsomia quadrioculata*, *F. diplophthalma*.

На трупах зверьков найдены *Isotoma gorodkovi* и *Onychiurus*. В помете оленя встречена в большом количестве *Serratophyseella armata*, виды *Onychiurus*, а также *Folsomia quadrioculata*.

Существенный интерес представляет состав хищников – возможных потребителей коллембол. Численность хищных гамазовых клещей в тундровой зоне лишь незначительно уменьшается по сравнению с более южными зонами. Так, в пятнистой тундре численность гамазовых клещей составляет 2–4 тыс. экз./м<sup>2</sup>; в тайге – 2–12 тыс. экз./м<sup>2</sup> (Бызова, 1964). Местами в тундрах и в зарослях ивняков в большом количестве встречаются крупные хищные клещи *Edeiliidae*, которые, вероятно, также питаются коллемболами. Возможными потребителями ногохвосток можно считать также мелких пауков *Micryphantidae*, которые заселяют моховой ярус и подстилку. Особенно обильны они на разнотравных склонах. Все эти группы, очевидно, должны быть отнесены к важнейшим потребителям коллембол в условиях тундровой зоны.

Отмечается поедание коллембол тундровыми птицами (Чернов, 1967). Интересный материал собран в дельте р. Индигирки А. А. Кишинским. В просмотренных нами собранных им пробах содержимого желудков птиц встречено большое количество коллембол. В основном это были желудки куликов, в особенности питающихся на поверхности воды и у побережья – круглоногого (*Phalaropus lobatus*) и плосконогого (*Ph. fulicarius*) плавунчиков, в меньшей мере – кулика-воробья (*Calidris minuta*) и чернозобика (*C. alpina*). Кулики поедают гидрофильных ногохвосток, которые скапливаются на поверхности водоемов, а также коллембол, вымываемых водой из моховой дернины прибрежных участков, склеивают их с поверхности снега и льда. Анализ желудков показал, что в питании круглоногого и плосконогого плавунчиков коллемболы играют первостепенную роль. Весной в составе их пищи (по наполнению желудков) ногохвостки стоят на одном из первых мест. В отдельных желудках насчитывалось до нескольких сотен экземпляров ногохвосток при довольно большом видовом разнообразии. В наибольшем количестве обнаружены гидрофильные *Podura aquatica*, *Isotomurus palustris*, *Hypogastrura assimilis*, а также обитатели моховой дернины – *Isotoma viridis*, *Morulina kotzebuensis* и др.

Большой „удельный вес“ ногохвосток в сообществах тундровой зоны показывает сравнение их с другими группами педобионтов. Коллемболы резко преобладают по обилию в тундровом комплексе микроартропод. Во всех других зонах, наоборот, оribатиды превосходят по численности коллембол. Однако такое соотношение наблюдается только в типичных зональных местообитаниях. Так, в луговых почвах тундровой и таежной зон соотношение обилия этих групп примерно одинаково, что является проявлением сглаживающего влияния интразональности (Чернов, 1973, 1975). Высокую численность ногохвосток и низкую оribатид в тундровой зоне, вероятно, можно связать со способом питания: будучи в значительной мере микотрофными формами, коллемболы, по-видимому, находят благоприятные пищевые условия в моховой дернине, где обилие грибов весьма велико. Возможно, имеет значение и температурный фактор. Ногохвостки тяготеют к местообитаниям с избыточным увлажнением; они

относительно устойчивы к низким температурам. Среди ногохвосток много „хионофильных“ форм. Орибатиды, напротив, предпочитают сухие и теплые условия. Большую термофильность орибатид подчеркивает тот факт, что в наиболее сухом теплом местообитании (вершины склонов) отмечена самая высокая численность орибатид – порядка 20 000 экз./м<sup>2</sup> (Ананьева и др., 1973). Одной из причин низкой численности панцирных клещей в тундре, очевидно, является длительность их развития. В условиях Субарктики их развитие, по нашим наблюдениям, может длиться до трех лет. Коллемболы, напротив, очень быстро развиваются и даже в тундре могут давать более одной генерации в год.

Чрезвычайно высок удельный вес ногохвосток в общей совокупности количественных показателей животного населения Субарктики. В тундрах на их долю приходится от 10 до 30 % зоомассы, тогда как в более южных районах – примерно 1–2% (Чернов и др., 1967; Чернов, 1975). Еще более высока доля коллембол в величинах суммарного метаболизма, выражаемого в интенсивности потребления кислорода. По приближенным расчетам, на долю коллембол приходится от 8 до 40% суммарной потенциальной величины потребления кислорода беспозвоночными (Чернов и др., 1971; Чернов, 1973). Это значительно выше, чем в лесной полосе. Особенно велика доля коллембол в тех местообитаниях, где развит сплошной и достаточно мощный моховой покров. Так, на валиках в пятнистой тундре ногохвостки составляют 29% всей зоомассы, и на их долю приходится до 32% кислорода, потребляемого животным населением почв; в бугорковой тундре по зоомассе – 24%, а по метаболизму – 49%. Особенно показателен тот факт, что в сукцессионных стадиях пятнистой тундры по мере формирования сплошного растительного покрова повышается удельный вес коллембол. Это отражает большую ценотическую роль мохового покрова в тундрах. Моховой покров, с одной стороны, ограничивает заселение минерального грунта, а с другой – способствует формированию специфического бриобионтного комплекса, наиболее важным компонентом которого являются коллемболы (Чернов, 1966).

На ранних стадиях сукцессии растительного покрова в пятнистой тундре удельный вес коллембол тоже относительно велик. Так, на пятнах голого грунта ногохвостки составляют 1/5 суммарного метаболизма. Поселяясь на этих стадиях эволюции пятен и концентрируясь в очень тонком слое (всего 1–2 см), ногохвостки, по-видимому, играют существенную роль в зарастании пятен голого грунта.

Сравнение обилия коллембол и дождевых червей показывает, что между этими группами имеют место обратные сопряженные отношения. Так, в пятнистой тундре максимальная масса дождевых червей отмечена на пятнах первых стадий зарастания, а максимальная масса коллембол – на сплошь задерненных участках (Чернов и др., 1971). В интразональных мезофитных луговых группировках с высоким обилием дождевых червей доля коллембол в общей зоомассе – всего около 2%.

Таким образом, коллемболы – один из важнейших компонентов тундровых ценозов. Кроме того, они являются весьма репрезентативной группой в смысле выявления структурных особенностей сообществ. Экологическая дифференциация коллембол столь велика, что состав и распределение их группировок отражают главнейшие черты общей структуры животного населения.

### Л и т е р а т у р а

- А н а н ь е в а С.И. Закономерности микробиотопического распределения *Collembola* в связи с динамикой растительного покрова в пятнистой тундре Западного Таймыра. – Зоол. журн., 1971, т.50, № 6, с.817–823.
- А н а н ь е в а С.И. Ногохвостки (*Collembola*) Западного Таймыра. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1973, с.152–165.
- А н а н ь е в а С.И., К р и в о л у ц к и й Д. А., Ч е р н о в Ю.И. Панцирные клещи (*Oribatei*) подзоны типичных тундр Западного Таймыра. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1973, с.148–152.
- Б о н д а р е н к о Е.П. К вопросу об изучении населения коллембол травянистых тундр Чукотского полуострова. – В кн.: Вопросы энтомологии Сибири. Новосибирск, 1974, с.32–33.
- Б о р и с о в А.И. Видовой состав и сезонная динамика численности *Collembola* в ельнике кисличнике. – Зоол. журн., 1967, т.46, № 4, с.501–510.
- Б ы з о в а Ю.Б. Фауна почвенных ногохвосток и клещей севера среднеевропейской тайги. – *Pedobiologia*, 1964, Hf.3, с.286–303.
- Г р и н б е р г с А.Р. Исследования по ногохвосткам Латвийской ССР. – Труды Ин-та биол. АН СССР, 1958, № 5, с.75–81.
- М а р т ы н о в а Е.Ф., Г о р о д к о в К.Б., Ч е л н о к о в В.Г. Ногохвостки (*Collembola*) острова Врангеля. – Энтомол. обзор., 1973, т.52, № 1, с.76–93.
- М е л ь н и ч е н к о А.Н. О периодическом появлении *Collembola* на снегу. – *Вопр. экол. и биоценол.*, 1935, т.30, № 2, с.210–220.
- С т е б а е в а С.К. Экологическое распределение ногохвосток (*Collembola*) в лесах и степях южной Тувы. – *Pedobiologia*, 1963, Bd.3, Hf.1, S.75–85.
- Т и х о м и р о в Б.А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.-Л., „Наука“, 1959. 104 с.
- Ч е р н о в Ю.И. Зависимость животного населения почвы и дернины от характера растительного покрова в некоторых типах тундр. – Проблемы Севера, 1964, 8, с.254–267.
- Ч е р н о в Ю.И. Краткий очерк животного населения тундрозой зоны СССР. – В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М.-Л., „Наука“, 1966, с.52–91.

- Чернов Ю.И. Трофические связи птиц с насекомыми в тундровой зоне. - Орнитология, 1967, № 8, с.133-149.
- Чернов Ю.И. Численность и распределение ногохвосток (*Collembola*) в тундровой зоне. - Энтомолог. обозр., 1968, т.47, № 1, с.80-85.
- Чернов Ю.И. Геоэкологическая характеристика территории Таймырского биогеоэкологического стационара. - В кн.: Биогеоэкология таймырской тундры и их продуктивность, 2. Л., "Наука", 1973, с.187-200.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., "Мысль", 1975. 222 с.
- Чернов Ю.И., Ананьева С.И., Хаярова Е.П. Комплекс почвообитающих беспозвоночных в пятнистых тундрах Западного Таймыра. - В кн.: Биогеоэкология таймырской тундры и их продуктивность. Л., "Наука", 1971, с.198-211.
- Чернов Ю.И., Ходашова К.С., Злотин Р.И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения. - Журн. общ. биол., 1967, т.28, № 2, с.188-197.
- Чернова Н.М., Чугунова М.Н. Анализ пространственного распределения почвообитающих микроартропод в пределах одной растительной ассоциации. - *Pedobiologia*, 1967, Bd.7, Hf.1, S.67-87.
- Bellingier P.F. Studies of soil fauna with special reference to the Collembola. - *Connect. Agric. Exp. Stat. Nev. Haven Bull.*, 1954, N 583, p.3-67.
- Britt N.W. Observations on the life history of the Collembolan *Achorutes armatus*. - *Trans. Amer. Microbiol. Soc.*, 1951, v.70, p.119-132.
- Davidsen I.P. The Lucerne flea *Sminthurus viridis* L. (*Collembola*) in Australia. - *Bull. Coun. Sci. Ind. Res. (Aust.)*, 1934, N 79, p.3-66.
- Hale W.G. Post-embryonic development in some species of *Collembola*. - *Pedobiologia*, 1965a, Bd. 5, Hf.3, S. 228-243.
- Hale W.G. Observations on the breeding biology of *Collembola*. - *Pedobiologia*, 1965b, Bd.5, Hf.2, S.161-177.
- Holdaway E.G. The binomica of *Sminthurus viridis* L., or the South Australian Lucerne Flea. - *Bull. Coun. Sci. Ind. Res. (Aust.)*, 1927, N 4, p.3-23.
- MacLagan D.S. An ecological study of the Lucerne flea (*Sminthurus viridis* L.). - *Bull. Entomol. Res.*, 1932, v.23, p.151-190.
- Marshall V.G., Kevan D.K. McE. Preliminary observations on the biology of *Folsomia candida* Willem 1902 (*Collembola: Isotomidae*). - *Canad. Entomol.*, 1962, v.94, p.575-586.

- M i l n e S. Studies on the life histories of various species of Arthropleone Collembola. - Proc. Roy. Entomol. Soc. London, Ser.A, 1960, v.35, p.133-140.
- S h a r m a G.D., K e v a n D.K.McE. Observations on *Isotoma notabilis* (Collembola: Isotomidae) in eastern Canada. - Pedobiologia, 1963, Bd.3, Hf.1, p.34-37.
- S t a c h I. Klucze do oznaczania owadów Polaski. Skoczogonki-Collembolen. - Polski zwiasek entomol., 1955, v.7, p.3-20.
- S t a c h I. The apterygoten fauna of the Polish Tatra national park. - Acta zool. Cracoviensia, 1959, N 1, p.3-102.
- S t r u b i n g H. Schneeinsekten. Wittenberg Lutherstadt, 1958, S. 47.

АНТОФИЛЬНЫЕ НАСЕКОМЫЕ В ПОДЗОНЕ  
ТИПИЧНЫХ ТУНДР ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА  
И ИХ РОЛЬ В ОПЫЛЕНИИ РАСТЕНИЙ

Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
им. А. Н. Северцова АН СССР, Москва

---

Взаимоотношения субарктических растений и антофильных насекомых — классическая проблема тундровой экологии. Ее интенсивное изучение началось еще в прошлом веке. Обширная библиография по этому вопросу, а также сведения о систематическом составе антофильных насекомых тундровой зоны и ряд материалов по их взаимоотношениям с растениями приводятся в статьях В. Ф. Шамурина (1966) и автора настоящей статьи (Чернов, 1966). В последние годы интерес к антоэкологии в условиях Субарктики явно усилился. Получено много данных по биологии тундровых энтомофильных растений, особенностям строения их цветков, ритма цветения, способов оплодотворения, нектаропродуктивности, а также по их отношениям с опылителями (Hocking, 1968; Кузнецова, 1970; Kevan, 1972a, 1972b, 1973; Шамурин, Тихменев, 1971; Ходачек, 1973, и др.). Однако большинство этих работ касается ботанической стороны проблемы. И хотя уже начали выясняться некоторые интимные связи между цветковыми растениями и представителями отдельных групп насекомых, даже таких как коллемболы, которые обычно не причисляются к антофильному комплексу (Р. Kevan, К. Kevan, 1971), все же энтомологическая часть проблемы пока изучена слабо. В частности, отсутствуют достоверные сведения, количественно отражающие роль насекомых в процессах опыления субарктических растений.

В 1968, 1969 и 1971 гг. мы исследовали ряд вопросов энтомофилии на Таймырском биогеоценологическом стационаре АН СССР в окрестностях пос. Тарей. Некоторые сведения об антофильных насекомых этого района имеются в одном из сообщений по итогам работ на стационаре (Чернов, 1973).

## МЕТОДИКА

Необходимость насекомых для опыления растений выявлялась методом изоляции цветков, соцветий и целых куртин металлической или капроновой сеткой с диаметром ячеек от 0.5 до 1.5 мм, в зависимости от целей исследования. Показателем успешного опыления служило наличие того или иного количества семян у изолированных

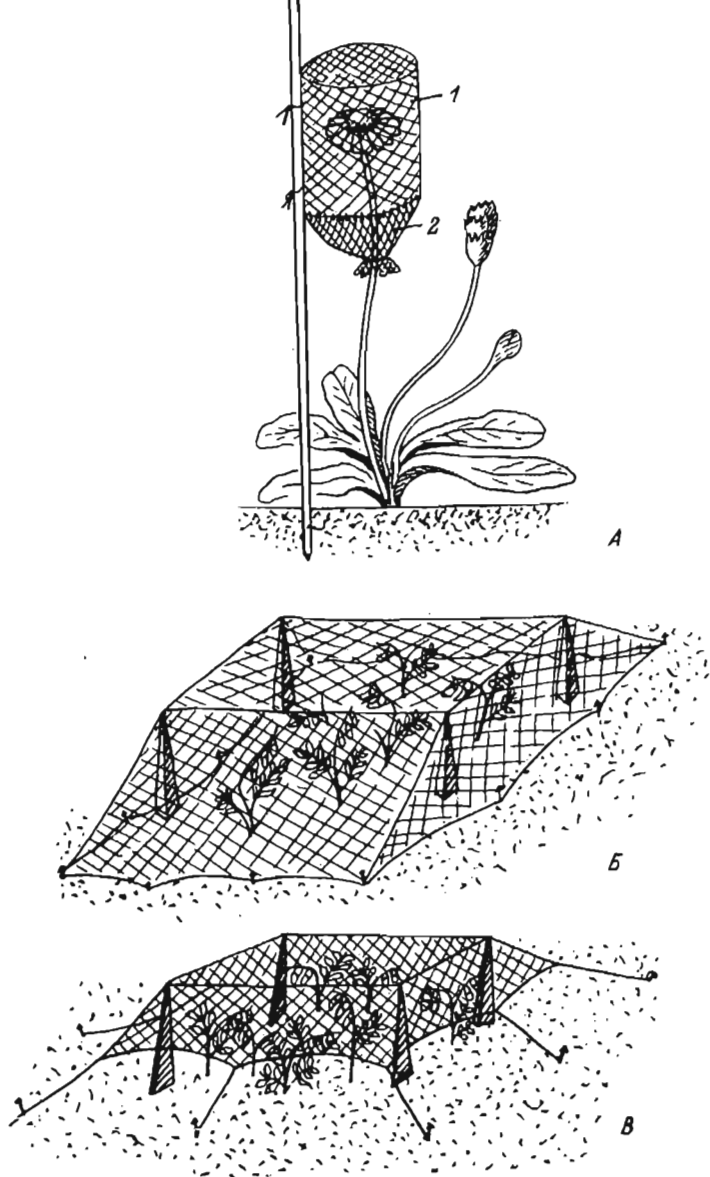


Рис.1. Разные способы изоляции растений от опылителей.

А - полная изоляция отдельных соцветий и цветков; 1 - металлическая сетка, 2 - марля; Б - групповая изоляция куртин растений одного вида; В - изоляция от шмелей, но с доступом мух; края сетки приподняты над землей.



растений. Чаще использовалась полная изоляция путем закрывания цветка или соцветия сетчатым колпаком (рис.1, А) с подшитой марлей, которая плотно охватывала стебель и препятствовала заполнению насекомых под сетку.

Для изоляции растений, опыляемых крупными насекомыми, в особенности шмелями (бобовые, мытники), использовался также и другой метод: площадка размером примерно 50 x 50 см с плотной куртиной зацветающих растений одного вида (расцветшие цветки обрывались) целиком накрывалась сеткой, укрепленной на столбиках и плотно прижимаемой к земле специальными шпильками (рис.1,Б). Этот метод недостаточно „чист“, так как возможно появление под сеткой насекомых из почвы, в частности в результате выплода из куколок, находившихся на площадке. Однако он позволяет изолировать сразу много цветков и поэтому при работе с бобовыми, опыляемыми в наших условиях только шмелями или крупными мухами, развивающимися в воде (см. ниже), вполне приемлем. Кроме того, мы использовали метод неполной изоляции (рис.1, В) с помощью сетки, покрывающей куртину растений сверху, а с боков не достигающей на 5-10 см земли. При такой изоляции бобовых и мытников, несмотря на длительные дежурства у изолированных растений, нам ни разу не удалось наблюдать под сеткой шмелей. Но зато туда постоянно залетали различные двукрылые, в том числе крупные журчалки *Conosyrphus* и *Helophilus*, которые в наших условиях могут опылять бобовые. Под изоляторами они оставались весьма долгое время и продолжали интенсивно питаться на цветках. Таким образом, этот метод позволяет установить примерно удельный вес шмелей в процессе опыления растений. Наконец, мы пробовали изолировать растения от опылителей, помещая их целыми куртинами, вырытыми вместе с монолитом почвы, в домики из полиэтиленовой пленки.

Во всех случаях изолировались бутоны перед распусканием. Для каждого изолированного растения, куртины или площадки рядом выбирался контрольный объект в аналогичной фазе цветения. Естественно, в силу чрезвычайной трудоемкости этих работ мы не смогли получить для всех видов растений достаточно большую повторность опытов. По некоторым растениям получены лишь ориентировочные данные.

Для характеристики интенсивности деятельности антофилов на цветках применялась следующая методика. На площадках с известным числом распустившихся (в данные сутки) цветков одного или нескольких видов растений проводились круглосуточные дежурства, в течение которых подсчитывали прилетающих опылителей и количество цветков, посещенных каждым из них. Размеры площадки, число одновременно наблюдаемых растений и количество цветков устанавливались эмпирически так, чтобы учетчик успевавал записывать все прилеты и посещения. Эти данные одновременно давали картину суточной динамики лета опылителей.

Для выяснения зависимости опыления от численности насекомых использовали данные о завязывании семян в разных биотопах, характеризующихся разными соотношениями численности антофилов. Этот метод в северных тундрах может иметь лишь ограниченное применение. Большинство энтомофильных растений в Субарктике приурочено к локальным местообитаниям, где сосредоточена также и основная часть опылителей (берега рек и ручьев, склоны оврагов). На больших пространствах водораздельных тундр в исследованном районе отсутствуют или малочисленны как специализированные энтомофилы, так и типичные антофильные насекомые. В связи с этим мы использовали следующий методический прием. Монолиты почвы с куртинами зацветающих растений переносили с берега реки в моховую водораздельную тундру (на 1-3 км), где помещали на место снятой дернины. По мере отцветания подсчитывали количество завязавшихся семян.

Для выяснения возможности конкуренции энтомофилов из-за опылителей подсчитывали процент завязавшихся семян и плодов на растениях, цветущих в разные фенологические сроки с неодинаковой плотностью и видовым составом цветущего энтомофильного разнотравья.

Сезонные спектры питания антофилов выясняли путем ежесекундных маршрутных учетов, во время которых отмечали число насекомых на цветках разных видов растений. Маршруты пересекали все биотопы района. В течение всех лет работы на стационаре (с 1966 по 1971 г.) проводились постоянные сборы различных насекомых, в том числе и антофильных, с обязательным фиксированием кормовых растений.

Сезонные спектры цветения энтомофильных растений мы определяли визуально по четырехбалльной шкале (принимались во внимание в основном наиболее массовые виды растений, составляющие существенную часть общего кормового рациона антофилов).

В качестве дополнительного метода изучения способов опыления растений мы попытались использовать кастрацию цветков (отрезание рыльца или пыльников). Полученные данные могут трактоваться только как предварительные и требуют уточнения. Следует лишь заметить, что многие виды субарктических энтомофильных растений по анатомическим особенностям цветка весьма удобны для проведения этих экспериментов.

## ВИДОВОЙ СОСТАВ ЭНТОМОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ ИССЛЕДОВАННОГО РАЙОНА

В районе наших исследований отмечено 239 видов сосудистых растений,<sup>1</sup> из них 63 вида - Плауновые, злаки, осоки, Ситниковые, для которых энтомофилия не играет никакой роли. Среди оставшихся 176 видов 19 встречены единичными особями и могут быть отнесены к случайным элементам флоры; 11 видов - очень редкие

<sup>1</sup> См. Т. Г. Полозова и Б. А. Тихомиров (1971).

или встречены только на соседней возвышенности Даксатас, то есть относятся к горно-тундровому элементу флоры. Кроме того, 9 видов – представители группы, для которых нет основания предполагать энтомофилию (карликовая березка, полыни, шавели). За вычетом всех этих видов остается 136 видов местной потенциально энтомофильной (в широком общеадаптивном смысле) флоры. Ценогическая роль этих видов крайне неравноценна; часть из них – весьма малочисленны или локальны. Только 86 видов имеют достаточно высокую численность и определенное ценогическое значение. Это или доминанты определенных группировок, или постоянно присутствующие в некоторых из них или во многих в достаточном количестве. Из растений со специализированными длиннотрубчатыми зигоморфными цветками, требующих от антофилов специальных адаптаций, в районе стационара встречается около 20 видов: Бобовых – 7-8 видов, мытников (*Pedicularis*) – 8 видов, живокость (*Delphinium*) – 1 вид. Из Губоцветных лишь однажды встречен тимьян обыкновенный (*Thymus serpyllum*). Более или менее специализированные цветки имеют горечавка (*Gentiana tenella*), очень редкая в районе исследования, и колокольчик *Campanula langsdorffiana* – обычный на разнотравных склонах. Все остальные виды – представители неспециализированных энтомофилов с открытыми цветками, которые в принципе могут опыляться любыми насекомыми.

Общее число энтомофильных растений в районе исследования примерно равно количеству видов антофильных насекомых (см. ниже). Однако число видов наиболее массовых растений значительно больше, чем количество видов – возможных эффективных опылителей. Это, вероятно, специфическая черта субарктических сообществ. Во всех более южных зонах антофильная фауна бесспорно богаче флоры цветковых. Так, в луговой степи видовое богатство только пчелиных характеризуется примерно теми же порядками цифр, что и флора энтомофилов. Эти соотношения, очевидно, определяют многие специфические особенности взаимоотношения цветков с насекомыми и эволюции способов опыления в тундровой зоне. Имеющиеся сейчас данные говорят о том, что в тундре преобладают два пути эволюции опыления растений с цветками энтомофильного типа: с одной стороны, формирование абсолютной энтомофилии у небольшого числа видов, привлекающих основную массу эффективных опылителей, а с другой – формирование наряду с энтомофилией нескольких резервных способов (автогамии, опыления ветром, переопыления внутри соцветия и т.д.), включающихся при отсутствии энтомофилии.

Следует учесть, что основная часть специализированных энтомофилов сосредоточена в локальных местообитаниях – на вершинах и склонах берегов рек и ручьев, в различных депрессиях, в околословных местообитаниях и т.д., – где формируются разнотравно-кустарничковые и разнотравно-элаковые лугоподобные группировки, занимающие очень небольшую часть территории. Это, естественно, облегчает возможность опыления, так как на этих участках концен-

трируется и основная масса антофильных насекомых. Но несмотря на это все же есть основания предполагать острый недостаток опылителей в тундровых сообществах. Особенно это относится к растениям, широко распространенным в различных тундровых местообитаниях на водоразделах. Многие виды с цветками неспециализированного энтомофильного типа обильны на больших пространствах водораздельных тундр. Таковы дриады, лютики, камнеломки, крупки, маки и т.д. Но многие специализированные энтомофилы, которые могут опыляться лишь небольшим кругом насекомых, также весьма многочисленны в моховых тундрах (*Astragalus umbellatus*, *A. subpolaris*, *Pedicularis oederi* и др.).

Вероятно, именно результатом конкуренции растений из-за опылителей следует считать такие особенности биологии многих субарктических растений, как способность к куртинному разрастанию, образованию пышных подушек или ковров с концентрацией большого количества цветков. Немаловажное значение имеют и сроки цветения, некоторые привлекающие насекомых детали цветка, запахи и т.д. Все эти вопросы требуют изучения в условиях Субарктики.

## ВИДОВОЙ СОСТАВ И НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОПЫЛИТЕЛЕЙ

Фауна антофильных насекомых в исследованном районе сильно обеднена качественно, но все же в ее составе есть ряд весьма специализированных форм, которые благодаря глубоким морфологическим и эколого-физиологическим адаптациям связаны со строго определенными видами растений. Эта фауна достаточно резко делится на две группы: на специализированных потенциальных опылителей длиннотрубчатых зигоморфных цветков (бобовых, мытников, дельфиниума) и на посетителей актиноморфных открытых цветков прочего тундрового разнотравья (рис.2).

К первой группе в нашем районе относятся 5 видов шмелей и три вида журчалок. Среди шмелей преобладают два высокоарктических вида - *Bombus hyperboreus* и *B. pyrrhopygus*, - распространенные на Таймыре также и в подзоне арктических тундр. Мы их встречали на Восточном Таймыре, в Бухте Марии Прончишевой; *B. pyrrhopygus* - также на Диксоне. Только эти два вида встречаются на севере Таймырского озера (река Шренк). Отсутствуют они, вероятно, только в арктических пустынях. Так, мы не обнаружили шмелей на мысе Челюскина. Как известно, для *B. hyperboreus* характерна утрата рабочих особей. Не обнаружили мы их и в окрестностях Тарей. У *B. pyrrhopygus* рабочие особи имеются; с их появлением самки летают мало. *B. hyperboreus* предпочитает кормиться на наиболее крупных цветках бобовых, в особенности на *Oxytropis middendorffii*, в меньшей степени - на *O. adamsiana* и *Hedysarum arcticum*. Гораздо реже представители этого вида посещают мелкие цветки *Astragalus*

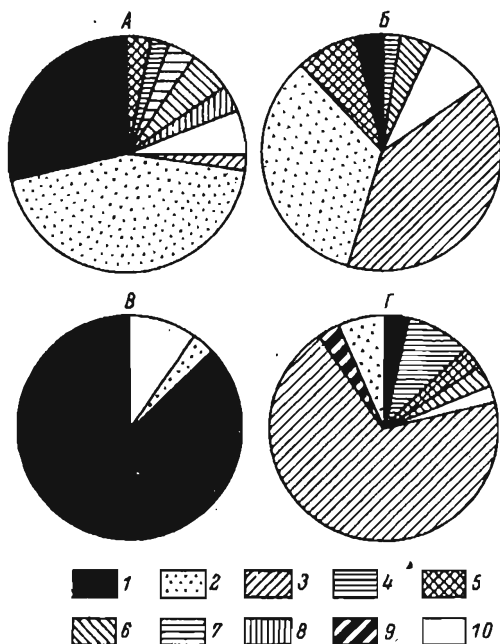


Рис.2. Соотношение численности автофильных насекомых на цветках разных групп растений (усредненные данные по различным районам тундровой зоны).

А - кустарниковые ивы; Б - кустарничковые ивы; В - Бобовые и Норичниковые; Г - прочие представители тундрового энтомофильного разнотравья. 1 - шмели; 2 - сирфиды; 3 - настоящие и цветочные мухи; 4 - толкунчики; 5 - калифоряды; 6 - пилильщики; 7 - листоблошки; 8 - сережковые долгоносики; 9 - бабочки; 10 - прочие насекомые.

*subpolaris*. Из мытников чаще всего посещаются *P. verticillata* и *P. oederi*. *B. pyrropogus* также тяготеет к крупным цветкам бобовых, но все же он более пластичен и посещает мытники, астрагалы и другие растения, а также различные мелкие цветки тундрового разнотравья.

В меньшем количестве встречаются *Bombus pleuralis*, *B. balteatus*, *B. lapponicus*. Кормовые связи *B. pleuralis* примерно такие же, как у *B. pyrropogus*. Рабочие особи у этого вида есть. *B. balteatus* и *B. lapponicus* в целом более южные, в исследованном районе они малочисленны. На Таймыре *B. lapponicus* становится массовым видом несколько южнее,

в районе Агапы. В европейских тундрах этот вид многочислен от кустарниковых до арктических тундр. Два других вида шмелей — мелкие северо-палеарктические *V. cingulatus* и *V. jonellus* — распространены по южным районам Субарктики, в окрестностях Тарей не встречены.

В исследованном районе имеется три вида журчалок, приспособленных к питанию (вероятно, пылью и нектаром) на цветках бобовых и мытников. Во-первых, это один из характернейших эндемиков сибирской Субарктики — *Conosyrphus tolli*. На запад он распространен до Гыданского полуострова. Восточная граница пока не ясна. Эта крупная муха имеет очень длинный хоботок (до 1.2 см). Личинки развиваются в болотах и имеют характерные черты гидрофильных „крысок“ (развита длинная дыхательная трубка). Этот вид тесно связан с болотами не только как с местом развития личинок, но и как с кормовым биотопом имаго. Последние особенно интенсивно питаются на растущем на болотах *Pedicularis sudetica*. Другой обычный на полигональных болотах вид — *P. hirsuta* — имеет мелкие, сильно опушенные цветки, которые вообще очень редко посещаются насекомыми. На побережье Анабарской губы мы отмечали *Conosyrphus tolli* также в основном на болотных видах — на *Pedicularis sudetica*, *P. lapponica*. В окрестностях Тарей *P. lapponica* встречается редко. В теплую ясную погоду мухи очень активны, быстро перелетают с цветка на цветок, обычно сильно перепачканы пылью. *C. tolli* прилетает и на разнотравные склоны, где посещает в основном *Astragalus subpolaris*, а также различные виды мезофитного разнотравья с актиноморфными цветками.

Два других вида крупных длиннохоботковых журчалок — *Helophilus borealis* и *H. groenlandicus*. Первый из них весьма многочислен на разнотравных участках; второй встречается реже. Личинки этих видов также гидрофилы, но их связь с болотами слабее. Вероятно, они развиваются в озерах и лужах на возвышенных, хорошо прогреваемых участках. Во всяком случае, имаго тяготеют к сухим разнотравным склонам, где питаются как на Бобовых, так и на различных видах мезофитного разнотравья (*Dryas*, *Potentilla*, *Myosotis*, *Arnica*, *Polemonium* и т. д.).

Кроме этих трех журчалок, в окрестностях Тарей встречается еще 6 видов, связанных с актиноморфными мелкими цветками, на которых они питаются в основном пылью. На водораздельных тундрах на дриаде встречается в большом количестве (уступая лишь Empididae и Anthomyiidae) мелкая блестящая журчалка, которая ранее фигурировала в наших работах под названием *Melanostoma dubium* Zett. Этот вид распространен по всему Таймыру от лесотундры до арктических тундр, где сохраняется в качестве единственного представителя семейства. Так, только этот вид сирфид встречен на Диксоне (в огромном количестве на *Novosilversia glacialis*), в бухте Марии Прончищевой, в бассейне реки Нижняя Таймыра, но отсутствует на мысе Челюскина. Кроме Тай-

мыра мы его встречали на побережье Анабарской губы. Систематическое положение вида не ясно. Нам представляется, что это новый эндемичный для севера Сибири специализированный арктический вид, который можно выделить в самостоятельный род, близкий к роду *Platychirus*. При массовости этого вида вероятно его существенная роль в опылении таких растений, как дриада, некоторые камнеломки, крупки и т.д.

На разнотравных склонах на цветках различных растений многочислен *Platychirus hirtipes*, широко распространенный в сибирской Субарктике до подзоны арктических тундр. В меньшем количестве встречаются два близких вида — *Syrphus tarsatus* и *S. dryadis*. Единичными особями представлены два вида *Cheilosia*, которые, вероятно, следует считать новыми для науки.

Таким образом, как и шмели, эта группа антофилов представлена в данном районе только типичными эварктами и гемиарктами (Чернов, 1976). Северо-бореальные и гипоарктические формы, которые обычны в самой южной полосе типичных тундр и многочисленны в кустарниковых тундрах, в окрестностях Тарей отсутствуют. Здесь нет и таких журчалок, как *Syrphus lapponicus*, *Platychirus subordinatus*, которых мы постоянно отмечали на ивах в подзоне кустарниковых тундр и на юге типичных тундр на Ямале, на Югорском полуострове.

То же наблюдается и в других группах двукрылых. Так, из синих мясных мух здесь резко преобладает типичный эваркт *Bo-reellus atriceps*. Гипоарктические *Lucillia fuscipalpis*, *Abonesia genarum*, *Acrophaga alpina* не встречаются, а широко распространенные *Synomyia mortuorum* и *Protophormia terraenovae*, преобладающие среди коллифорид в южных тундрах, малочисленны. В годы массового вымирания леммингов, когда численность *B. atriceps* резко возрастает, он в большом количестве встречается на цветках различных растений и, возможно, играет существенную роль в их опылении. Обычно мухи бывают сильно обсыпаны пылью. *B. atriceps* особенно интенсивно посещает такие виды растений, как *Dryas punctata*, *Cerastium maximum*, *Pachypleurum alpinum*. В целом среди двукрылых на актиноморфных цветках тундрового разнотравья на водоразделах и на луговинных склонах преобладают виды трех семейств: Цветочниц (*Anthomyiidae*), Настоящих мух (*Muscidae*) и Толкунчиков (*Empididae*, в основном виды рода *Ramphomyia*). Из них существенное значение в опылении растений могут иметь некоторые крупные *Muscidae*, например *Coenosia*. Виды *Ramphomyia* малоподвижны, даже склонны к антобионтности, часто в цветке проводят длительное время, не вылетая из него даже при встряхивании. Цветочницы также могут иметь лишь небольшое значение в опылении некоторых видов с очень мелкими цветками.

Из других двукрылых на цветках часто встречаются самцы и самки кровососущих комаров рода *Aedes*, комары-долгоножки рода *Tipula* (*T. carinifrons*, *T. arctica*, *T. middendorffii*),

блестящие мелкие мушки семейства Piophilidae (*Piophila vilgaris*). В некоторые годы на разнотравных участках на различных цветках (дриады, лапчатки, синюхи и др.) часто встречается единственная в этих широтах тахина *Spoggosia gelida*, паразитирующая в гусеницах волнянки *Gynaephora lugens* (Чернов, 1973).

Как мы уже отмечали ранее (Чернов, 1966), для чешуекрылых Субарктики характерна очень низкая трофическая активность имаго, а следовательно, и незначительная их роль в опылении растений. Это, очевидно, обусловлено краткостью периода, благоприятного для активного лёта и спаривания. В окрестностях Тарей встречено 9 видов дневных бабочек: *Erebia fasciata*, *Colias hecla*, *C.nastes*, *Brenthis pales*, *B.polaris*, *B. frigga*, *Oeneis sp.*, *Pyrameis cardui*, *Vanessa polychloros*. Из них *P. cardui*, *Oeneis sp.*, *V. polychloros* встречаются единичными экземплярами. Преобладают по численности *E. fasciata*, *B. pales*, *C.nastes*. При интенсивном лёте в середине июля эти виды посещают цветки Сложноцветных, Гвоздичных, Крестоцветных, дриады. Но лишь изредка можно видеть их интенсивное питание, когда насекомое перелетает с цветка на цветок, подолгу задерживаясь на каждом из них. Обычно, посидев на цветке краткое время, бабочка улетает на значительное расстояние. Чаше бабочки направленно летят в одну сторону или подолгу сидят на земле, что особенно характерно для *Brenthis*. Все это говорит о том, что питание имаго не играет существенной роли в их жизни.

Из ночных бабочек здесь встречается около 20 видов из семейств Пядениц, Совок, Огневок, Волнянок, Медведиц, Веерниц, Листоверток. Из них на цветках чаще всего встречаются пяденицы *Cidaria polita*, *Aspilates sp.*, некоторые совки, особенно *Graphiphora liquidaria*, *Polia richardsoni*, веерница *Platyptilia metznei*.

Один из характерных и важных компонентов антофильного комплекса в исследованном районе – самый крупный из местных пилильщиков – *Tenthredo sp.*, питающийся пыльцой и мелкими насекомыми. Он очень активно посещает цветки различных растений, особенно лютиков, лапчаток, обычно сильно обсыпая пыльцой. Этот вид бесспорно имеет определенное значение в опылении ряда растений. Из других пилильщиков (здесь обычны виды родов *Amauronematus*, *Pontania*, *Pontoprístia*) на цветках чаще всего встречаются *Nematus crassipes*, *Pontoprístia borealina*. Едва ли могут иметь существенное значение в опылении различные наездники, которые здесь представлены большим числом видов *Ichneumonidae*. В основном это мелкие формы, нерегулярно посещающие цветки.

В подзоне типичных тундр очень мало антофильных жуков. В лесотундре, кустарниковых тундрах еще обычны антофильные усачи, златки. В окрестностях Тарей мы встретили лишь по одному экземпляру усача *Acmaeops pratensis* и златки *Melanophila acuminata*, явно случайно попавших в эти места, – вероятно,



с плавником по реке. Все жесткокрылые, встречающиеся здесь на цветках, — это типичные антофаги, объедающие венчик и генеративные части. Таковы *Amara alpina*, *Hydrothassa hannoverana*, *Chrysolina septentrionalis* (Чернов, 1973).

На цветках дриады, лютиков, лапчатки, некоторых Сложноцветных встречаются различные мелкие членистоногие — коллемболы (*Sminthurus viridis*, *Entomobrya* sp.), клещи (*Bryobia alpina*, *Ereynetidae*), трипсы. Возможность опыления ими растений весьма проблематична.

В исследованном районе на цветках различных растений можно встретить около 140–150 видов насекомых. Отбросив абсолютно случайных посетителей антофагов и мелких антобионтных членистоногих, не имеющих значения для опыления, собственно антофильный комплекс следует оценить в 90–100 видов. Примерно столько видов местной энтомофауны имеют адаптивные особенности, характерные для потенциальных опылителей (питание пыльцой или нектаром, достаточно активный полет, относительно крупное и опушенное тело). Из этого количества видов только около 20 можно считать достаточно эффективными опылителями, имеющими реальное значение для энтомофиллии местной флоры. Во-первых, это 3 вида шмелей — *Bombus hyperboreus*, *B. pyrrhopygus*, *B. pleuralis*; примерно 5 видов журчалок — *Conosyrphus tolli*, *Tubifera groenlandica*, *Platychirus* sp., *P. hirtipes*, *Syrphus tarsatus*; один вид синих мясных мух — *Boreellus atriceps*; 5–6 видов мух из семейств *Muscidae*, *Anthomyiidae*, *Empididae*; 2–3 вида ночных бабочек и 3–4 вида пилильщиков (из них в первую очередь *Tenthredo*).

По характеру связи с растениями антофильную фауну в данном районе можно разделить на четыре группы. 1. Специализированные антофилы, тесно связанные с определенными группами растений, имеющих специализированные цветки. Это прежде всего шмели. В эту группу можно поместить и журчалок из родов *Conosyrphus* и *Helophilus*. 2. Неспециализированные антофилы, связанные с разнообразными актиноморфными открытыми цветками, — различные двукрылые, пилильщики. 3. Мелкие, мало летающие или нелетающие антобионты, находящиеся в цветке длительное время, то есть использующие его как стацию обитания (коллемболы, клещи, трипсы, отчасти некоторые мухи-толкунчики). Скорее всего они не имеют значения в опылении. 4. Антофаги, поедающие цветки (различные жуки), также не имеющие значения в опылении.

По приуроченности к различным группам растений местные антофилы достаточно четко делятся на три группы: 1) виды, питающиеся на бобовых, мытниках, дельфиниуме, 2) на открытых цветках тундрового разнотравья и 3) на ивах. Комплекс видов, связанных с ивами, в данном районе сильно обеднен. В более южных тундрах с ними связаны большинство журчалок, многие другие антофильные двукрылые, а также шмели, например *Bombus lapponicus*, *B. cingulatus*, *B. jonellus*. В окрестностях Тарееи, не-

смотря на значительное видовое разнообразие и высокое обилие ив, на них редко встречаются шмели и журчалки. В южных тундрах с ивами связаны в основном бореальные журчалки, которые в нашем районе отсутствуют.

Итак, комплекс антофилов в исследованном районе сильно обеднен по сравнению с более южными районами Субарктики. Здесь отсутствуют почти все северо-бореальные и большинство гипоарктических видов, но явно процветают экологически все основные типичные гемактические крупные опылители. Таким образом, лишенный северо-бореальных и гипоарктических форм, но не столь обедненный, как в подзоне арктических тундр, где сохраняются лишь единичные виды антофилов, комплекс антофилов данного района отражает наиболее характерные особенности собственного тундрового животного населения.

### ДИНАМИКА ЛЁТА И ИНТЕНСИВНОСТЬ РАБОТЫ НА ЦВЕТКАХ АНТОФИЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ

Широко распространено представление о сильной сжатости фенологических фаз растений в условиях короткого полярного лета. В частности, в ряде работ подчеркивается, что в тундровых фитоценозах отсутствует или очень слабо выражена смена аспектов. Сближенность во времени всех фенологических явлений — это действительно характерная черта субарктических сообществ. Но все же, несмотря на краткость фенологических фаз, в подзоне типичных тундр имеется несколько аспектов, создаваемых массовым цветением основных энтомофилов. Так, в исследованном районе выделяется по крайней мере три периода, четко различающихся по составу цветущих растений: весенний, который характеризуется массовым цветением *Oxytropis nigrescens*, *Pedicularis dasyantha*, *P. oederi*, летний, с максимальным разнообразием цветущих растений, и позднелетний, для которого типично цветение *Hedysarum arcticum*, *Delphinium middendorffii*, *Saussurea tilesii*. Можно выделить еще более ранний период массового цветения кустарниковых ив.

Смена состава цветущих растений в течение сезона обуславливает отчетливую сезонную динамику пищевых связей антофилов (табл.1). В общем она отражает динамику цветения основных доминантов. Важно, что в разные сезоны антофилы далеко не одинаково обеспечены кормовыми растениями. Очень разнообразен спектр питания их во второй декаде июля. Наиболее трудным временем следует считать конец июня, когда погодные условия уже благоприятны для лёта насекомых, особенно шмелей, но цветущих растений еще мало.

Несмотря на круглосуточное освещение в Субарктике, его интенсивность даже в разгар полярного лета меняется очень существенно (рис.3). Максимальная освещенность летом (около 50 ты-

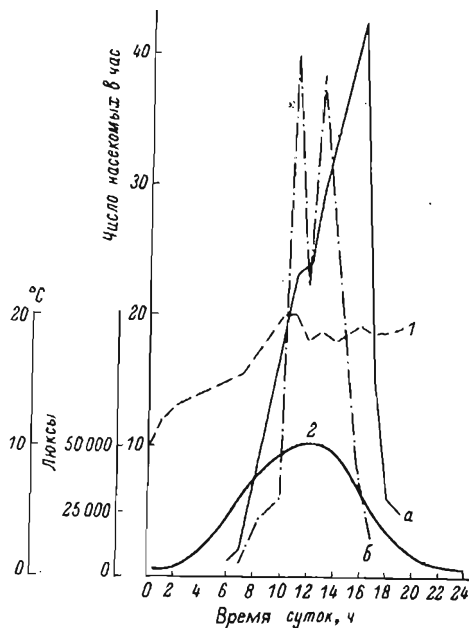


Рис.3. Суточный ход освещенности, температуры воздуха и активности пёта некоторых насекомых в окрестностях пос. Тарей (14 июля 1969 г.).

а - мухи-журчалки рода *Helophilus*; б - бабочки рода *Colias*.  
1 - температура; 2 - освещенность.

сяч люкс) приходится на середину дня. Ночью освещенность в июле около 5 тысяч люкс. Суточная динамика активности большинства антофилов также имеет достаточно строгий одновершинный тип. У многих видов максимум сдвинут на послеполуденные часы. Резко падает их активность, как правило, после 20-21 часов, а вновь поднимается около 7-9 часов. Впрочем, такой ход активности бывает только в ясную, достаточно теплую погоду.

Неустойчивая погода Субарктики часто вносит существенные коррективы в суточную динамику активности насекомых. Бывают и такие дни, когда антофилы не летают совсем, но ночью при улучшении погоды начинают посещать цветки. В целом период активности антофилов в этих широтах сильно сужен и смещен к вечеру по сравнению с периодом активности в более южных районах. Даже в самые теплые дни с температурами порядка 10-20° период высокой активности шмелей начинается только в 10-11 часов, но зато продолжается до 21-22 часов. Часть шмелей в хорошую погоду летает и ночью. В целом продолжительность активности

Т а б л и ц а 1

Интенсивность посещаемости цветков шмелями по трехбалльной шкале (Тареев, 1969 г.)

Вид растения	Июнь	Июль			Август
	3-я декада	1-я декада	2-я декада	3-я декада	1-я декада
<i>Oxytropis nigrescens</i> . . . . .	+++	+			
<i>Pedicularis dasyantha</i> . . . . .	++	+			
<i>P. oederi</i> . . . . .	+++	+++	++	+	
<i>P. sudetica</i> . . . . .	++	++	++		
<i>P. verticillata</i> . . . . .	+	++	+++	++	++
<i>Oxytropis middendorffii</i> . . . . .	-	++	+++	+	
<i>Astragalus subpolaris</i> . . . . .	-	+	+++	+++	+++
<i>Oxytropis adamsiana</i> . . . . .	-	-	+	+++	++
<i>Astragalus umbellatus</i> . . . . .	-	-	+	++	+
<i>Hedysarum arcticum</i> . . . . .	-	-	+	++	++
<i>Delphinium middendorffii</i>	-	-	-	++	++

П р и м е ч а н и е. + - редко; ++ - часто; +++ - очень часто.

шмелей в течение суток значительно больше, чем у двукрылых и чешуекрылых. (рис.3, 4). Период самой низкой активности антофилов длится около 11 ч (с 21-22 до 8-9 часов). У шмелей он короче, чем у других опылителей. Обычно в середине лета у них не бывает полного перерыва активности, как у двукрылых и чешуекрылых.

Мы провели ряд круглосуточных наблюдений за работой шмелей на цветках нескольких растений (табл.2, 3). Эти наблюдения позволяют судить об интенсивности деятельности шмелей и о времени, необходимом для их посещения всех цветков данного вида растений. Эти же данные могут быть показателями привлекательности разных видов растений для антофилов. Видно, что для шмелей наиболее привлекателен *Oxytropis middendorffii*.

Только за один день с хорошей погодой они посетили почти все цветки этого растения на площадке. Очень интенсивно посещают шмели *O. adamsiana*. Примерно за 4-5 дней они облетели бы

Интенсивность посещаемости шмелями цветков на участке разнотравного сообщества на южном склоне берега р.Пясины (14 июля 1969 г., ясно, сухо, слабый ветер, 8-20°C)

Вид растения	Число соцветий	Число цветков	Посещено шмелями за сутки				Количество шмелей, посетивших данный вид	Посещалось цветков в среднем за один прилет на одно соцветие	Минимальное число дней, необходимое для посещения всех цветков
			соцветий	абсолютное число	%	абсолютное число			
<i>Astragalus sub-</i> <i>polaris</i> . . .	134	1742	62	46.3	173	10.0	24	2.8	10.1
<i>Oxytropis mid-</i> <i>dendorffii</i>	110	770	813	284.5	752	97.7	35	2.4	1.2
<i>Pedicularis ver-</i> <i>ticillata</i> . . .	210	4830	49	23.3	167	3.4	16	3.4	28.9

Т а б л и ц а 3

Интенсивность посещаемости шмелями цветков на участке разнотравного сообщества на южном склоне берега реки Пясины (27 июля 1969 г., ясно, сухо, слабый ветер, 8-15°C)

Вид растения	Число соцветий	Число цветков	Посещено шмелями за сутки				Количество шмелей, посетивших данный вид	Посещалось цветков в среднем за один прилет		Минимальное число дней, необходимое для посещения всех цветков
			соцветий		цветков			на соцветии	на площадке	
			абсолютное число	%	абсолютное число	%				
<i>Astragalus subpolaris</i>	3225	35475	1204	37.3	3447	9.7	78	2.9	44	10.3
<i>Oxytropis adamiana</i>	118	1593	106	89.0	382	23.9	18	3.6	21	4.2
<i>Pedicularis verticillata</i>	287	6601	129	45.0	383	5.8	17	2.9	23	17.2
<i>Pedicularis oederl . . .</i>	39	640	23	59.0	88	13.7	4	3.8	22	7.3
<i>Delphinium middendorffii</i>	5	35	5	100	12	34.3	4	-	3	2.9

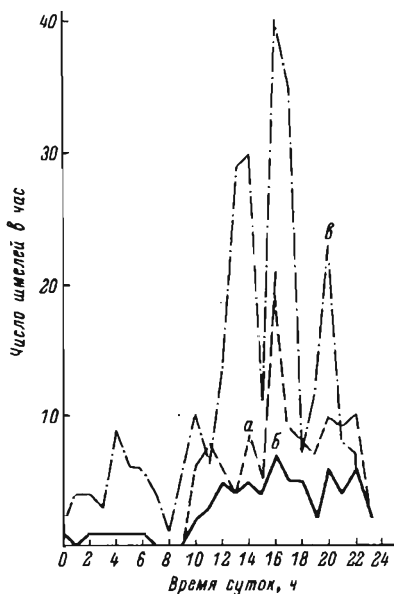


Рис.4. Суточный ход активности шмелей на южном склоне с богатым энтомофильным разнотравьем (26 июля 1969 г.).

а – всего шмелей на площадке;  
 б – из них шмели, посещающие цветки астрагала;  
 в – шмели, пролетевшие над площадкой.

все цветки этого растения. Наименее привлекателен среди исследованных видов мытник – *Pedicularis verticillata*. Обращают внимание очень близкие показатели интенсивности посещаемости астрагала (*Astragalus subpolaris*) в обоих опытах (около 10 дней необходимо на полный облет цветков). Конечно, немаловажную роль в этом играет обилие самого растения. Достаточно плотное произрастание какого-либо растения может способствовать привлечению опылителей. Но очень высокое обилие на больших площадях может иметь и значение „утомляющего“ фактора и способствовать переключению опылителей на другие виды.

Итак, в данном районе тундровой зоны численность и активность шмелей достаточно высоки для успешного и сравнительно быстрого опыления долуций основных специализированных энтомофилов. В то же время интенсивность посещения разных видов насекомоопыляемых растений крайне неодинакова. Так, *Oxytropis middendorffii* посещается почти в десять раз интенсивнее, чем *Astragalus subpolaris*. По привлекательности для шмелей растения со специализированными зигоморфными цветками в данном районе дают следующий ряд: *Oxytropis middendorffii*, *O. adamsiana*, *Astragalus subpolaris*, *Hedysarum arcticum*, *Astragalus umbellatus*, *Pedicularis dasyantha*, *Delphinium middendorffii*, *Pedicularis oederi*, *P. sudetica*, *P. verticillata* и т.д.

Т а б л и ц а 4

Образование плодов при полной изоляции соцветий растений со специализированными зигоморфными цветками

Вид растения	Число опытов (изоляция-торов)	Число цветков	Количество раз-вившихся плодов под изолятором	Образование плодов в контроле, %
<i>Oxytropis nigrescens</i>	50	219	0	93
<i>O. adamsiana</i> . . . . .	10	119	0	-
<i>O. middendorffii</i> . . . . .	3	18	1	71
<i>Astragalus umbellatus</i>	42	-	0	-
<i>A. subpolaris</i> . . . . .	20	220	0	68
<i>Hedysarum arcticum</i>	14	112	2	67
<i>Pedicularis oederi</i> . .	6	120	2	64
<i>P. sudetica</i> . . . . .	10	127	15	83
<i>P. capitata</i> . . . . .	17	85	12	-
<i>P. verticillata</i> . . . . .	7	73	4	79
<i>Delphinium middendorffii</i> . . . . .	5	29	0	92

П р и м е ч а н и е. Прочерк означает, что нет данных.

#### ЭНТОМОФИЛИЯ РАСТЕНИЙ ИССЛЕДОВАННОГО РАЙОНА

В табл. 4 и 5 отражены результаты некоторых экспериментов, выявляющие успешность оплодотворения энтомофильных растений при различных условиях. Как видим, в местной флоре имеются облигатные энтомофильные виды, для успешного опыления которых необходимы насекомые. Прежде всего это представители групп с зигоморфными специализированными цветками, то есть Бобовые, некоторые мытники (вероятно, *Pedicularis oederi*, *P. dasyantha*, *P. verticillata*), дельфиниум. Из достаточно многочисленных видов местной флоры, для которых можно предполагать облигатную энтомофилию, наиболее тщательно исследованы Бобовые. Несмотря на значительную повторность опытов, плодов у этой группы растений при полной изоляции от насекомых почти не образовывалось.



Т а б л и ц а 5

Образование плодов при полной изоляции растений с актиноморфными цветками (1967-1969 гг.)

Вид растения	Число опытов	Число цветков	Количество образовавшихся плодов
<i>Lloydia serotina</i> . . . . .	3	5	0
<i>Ranunculus borealis</i> . . . . .	2	2	0
<i>Polygonum viviparum</i> . . . . .	3	-	+
<i>Cerastium maximum</i> . . . . .	2	16	10
<i>Minuartia arctica</i> . . . . .	1	-	0
<i>Papaver polare</i> . . . . .	1	1	1
<i>Erysimum pallasii</i> . . . . .	2	-	+
<i>Saxifraga punctata</i> . . . . .	1	-	+
<i>S. nivalis</i> . . . . .	2	-	+
<i>Potentilla stipularis</i> . . . . .	2	6	6
<i>Dryas punctata</i> . . . . .	7	7	1
<i>Androsace septentrionalis</i> . .	2	-	+
<i>Armeria arctica</i> . . . . .	2	-	+
<i>Myosotis asiatica</i> . . . . .	1	-	0
<i>Erigeron eriocephalus</i> . . . . .	1	-	+
<i>Arnica iljii</i> . . . . .	2	-	+
<i>Polemonium borealis</i> . . . . .	3	13	5
<i>Pachypleurum alpinum</i> . . . . .	1	-	0

П р и м е ч а н и е. Прочерк означает, что нет данных, знак плюс - нормальное завязывание плодов.

Образование единичных плодов у *Oxytropis middendorffii* и *Hedysarum arcticum* можно считать случайным. Именно остролодочник Миддендорфа - наиболее ярко выраженный энтомофил в местной флоре. Его крупные цветки очень привлекательны для шмелей и по всем косвенным признакам, отличаются высокой продукцией

нектара. Вместе с тем можно предположить, что остролодочник Уидлендорфа наряду с узкой специализацией, то есть приспособлением к опылению преимущественно крупными видами шмелей, сохранил (или выработал) резервные способы оплодотворения, которые используются им как крайняя мера при невозможности опыления насекомыми.

Пока нет уверенности в том, что облигатные энтомофилы есть среди видов с актиноморфными цветками. Возможно, это — *Lloydia serotina*, *Minuartia arctica*, *Dryas punctata* и др. Таким образом, в нашем районе облигатных энтомофилов, вероятно, всего 10–15 видов (не считая нескольких видов, встречающихся в горных тундрах). У значительного числа видов оплодотворение может происходить и без насекомых, но при их участии оно совершается гораздо успешнее. У таких видов под изоляторами завязывается меньше плодов, чем в контроле (*Pedicularis sudeutica*, *P. capitata*, *Cerastium maximum*, *Polemonium borealis*). Очевидно, у этих видов способы опыления, страхующие энтомофилию, могут обеспечить достаточное плодоношение и при отсутствии насекомых.

У многих видов, сохраняющих цветок энтомофильного типа, не удается обнаружить различий в успешности опыления с участием насекомых и без них. Очевидно, энтомофилия здесь играет лишь второстепенную роль или полностью утратила свое значение. Таковы, вероятно, многие камнеломки, Сложноцветные, Гречишные, маки и т.д.

Облигатная энтомофилия видов местной флоры обеспечивается в первую очередь шмелями. Вместе с тем в опылении Бобовых и мытников существенную роль могут играть крупные мухи, в особенности журчалки — *Helophilus groenlandicus* и *Conosyrphus tolli*. Как видно из табл. 6, даже у таких ярко выраженных „шмелиных“ растений, как *Oxytropis middendorffii* и *O. adamsiana*, мухи могут обеспечивать 5–10-процентное завязывание плодов. У двух других исследованных видов бобовых (*Hedysarum arcticum* и *Astragalus subpolaris*) изоляция от шмелей снизила эффективность оплодотворения всего на 20%. Опыление *Pedicularis verticillata*, вероятно, может полностью обеспечиваться мухами.

Характерная особенность экологии субарктических энтомофильных растений — концентрация основной их массы на относительно небольшой площади: в тундровых лугозинах и в разнотравно-кустарничковых сообществах по склонам берегов рек, озер, оврагов. Здесь они образуют пышные поросли, куртины. Эти участки привлекают и основную массу опылителей, в особенности шмелей, которые, концентрируясь в этих биотопах, обеспечивают опыление энтомофилов. На больших пространствах моховых тундр мало как облигатных энтомофилов, так и эффективных опылителей — шмелей и крупных мух. Неблагоприятные условия для опыления в моховых тундрах иллюстрирует табл. 7.

Т а б л и ц а 6

Образование плодов при изоляции соцветий от шмелей, но с доступом мух (июль 1969 г.)

Вид растения	Число опытов	Число соцветий	Число цветков	Количество образовавшихся плодов		
				в опыте		в контроле, %
				абсолютное число	%	
<i>Oxytropis middendorffii</i> . . . . .	3	60	359	19	5.6	73.0
<i>Astragalus subpolaris</i> . . . . .	3	191	3174	1140	35.9	52.0
<i>Hedysarum arcticum</i>	1	47	591	270	45.7	67.6
<i>Oxytropis adamsiana</i>	2	10	73	7	9.6	-
<i>Pedicularis verticillata</i> . . . . .	4	115	1622	1274	78.5	81.0

На всех растениях, вынесенных в тундру на 2 км от ближайших разнотравных склонов, процент завязывания плодов резко снизился. Знаменательно, что у *Oxytropis middendorffii* и *O. adamsiana* опыление прошло весьма успешно. Оба эти вида наиболее привлекательны для шмелей. Очевидно, пролетающие шмели садились в первую очередь на их цветки, отвлекаясь от цветков других видов (все растения были посажены рядом друг с другом). Высокий процент завязавшихся семян у *Pedicularis verticillata* подтверждает, что это растение может успешно опыляться мухами (здесь достаточно высока численность разнообразных *Muscidae* и *Empididae*, концентрирующихся на дриаде).

Интересен вопрос о возможной конкуренции между растениями из-за опылителей. Это можно проверить, анализируя успешность опыления в разное время сезона. Так, во второй декаде июля зацветают наиболее массовые бобовые. Они могут отвлекать основную массу шмелей и тем самым создавать неблагоприятные условия для опыления других видов. Однако возможные конкуренты, как правило, четко разграничены во времени или в пространстве. Так, *Pedicularis dasyantha* и *P. oederik* периода массового цветения основных бобовых отцветают, а цветущий вместе с ними *Oxytropis nigrescens* распределен очень локально. Цветущий вместе с основной массой бобовых *Pedicularis verticillata*,

Т а б л и ц а 7

Образование плодов на растениях, вынесенных до зацветания за пределы их основного биотопа (июль, 1971 г.)

Вид растения	Число соцветий	Число цветков	Количество образовавшихся плодов	
			абсолютное число	%
<i>Oxytropis adamsiana</i> . . . . .	28	290	67	23.1
<i>O. middendorffii</i> . . . . .	15	86	50	58.1
<i>Astragalus umbellatus</i> . . . . .	16	106	13	12.1
<i>A. subpolaris</i> . . . . .	18	203	26	12.8
<i>Pedicularis verticillata</i> . . . . .	51	760	424	55.8

как было уже сказано, может опыляться мухами, а *P. sudetica* растет в совершенно особом биотопе — на полигональном болоте, где тесно связан с одним видом опылителя — *Conosyrphus tolli*. В связи с этим мы не получили каких-либо определенных различий в процентах завязавшихся плодов у растений этих видов, цветущих в разные фенологические периоды (табл.8).

Среди видов со специализированными зигоморфными цветками интересны мытники. Для многих полярных видов этой группы давно отмечалась тенденция к автогамии. Как видим, у всех исследованных видов в той или иной мере плоды под изоляторами завязывались. Однако процент образовавшихся плодов в опыте по сравнению с контролем был невелик. Кроме того, плоды, образовавшиеся предположительно в результате автогамии, в большинстве случаев отличались меньшими размерами, что заставляет предполагать их недоброкачественность. Так, у *Pedicularis sudetica* средний вес плодов под изолятором был 28 мг, в контроле — 62 мг (взвешено по 200 плодов).

Растущий вместе с *P. sudetica* на полигональных болотах *P. hirsuta* практически не посещается насекомыми. Его цветки мелкие, сильно опушенные, прижаты к стеблю и плохо раскрыты. Есть все основания считать его типичным автогамом. Другой не исследованный нами в этом районе вид мытников — *P. dasyantha*, вероятно, является типичным энтомофилом. Он интенсивно посещается шмелями и крупными журчалками.

Т а б л и ц а 8

Развитие плодов в зависимости от времени цветения  
(1969 г.)

Вид растения	Время цветения (декада июля)	Число соцветий	Число цветков	Количество образовавшихся плодов	
				абсолютное число	%
<i>Pedicularis sudetica</i> . . .	1-я	36	585	497	85.3
" "	2-я	47	587	431	73.4
<i>Pedicularis verticillata</i> . .	1-я	99	1430	960	67.1
" "	2-я	101	1187	863	72.7
<i>Oxytropis middendorffii</i> . .	1-я	114	675	539	80.0
" "	2-я	69	385	279	73.0

Очень своеобразно опыление у *P. capitata*. Этот вид растет небольшими группами, что, вероятно, связано как с паразитизмом, характерным для Норичниковых, так и со способом опыления. Внешне его цветки типичного энтомофильного облика, крупные. Но насекомыми они посещаются сравнительно редко. Результаты изоляции цветков говорят о том, что опыление насекомыми для этого вида должно иметь существенное значение. Так, под изоляторами завязалось всего 14% плодов. Вместе с тем некоторые особенности цветения говорят о том, что у этого вида немалое значение имеет анемофилия. Большинство цветков к моменту распускания имеет вид, показанный на рис. 5, а, б. Такое расположение рыльца и пыльников вполне соответствует энтомофильности. Однако у части цветков еще до раскрытия венчика из него высовывается длинный столбик с рыльцем (рис. 5, в); рыльце выставлено в сторону, и цветок производит впечатление типичного анемофила. Кроме того, у части цветков после некоторого периода цветения сильно отрастают и высовываются за пределы венчика все четыре тычинки; они колеблются на длинных тычиночных нитях и сильно пылят. При этом рыльце, если оно вытянуто в этом цветке, ко времени пыления тычинок засыхает; это можно рассматривать как приспособление, препятствующее самоопылению. Все эти особенности цветения говорят о том, что у *P. capitata* существенную роль играет

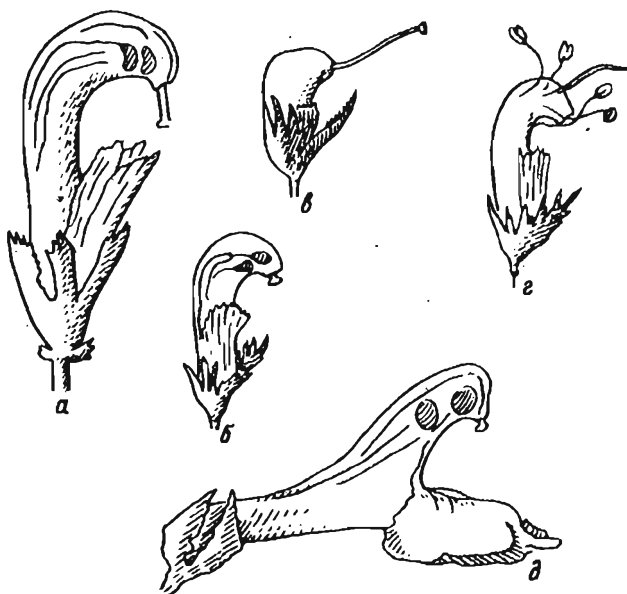


Рис. 5. Цветки мытников.

а-г- *Pedicularis capitata*; д - *P. verticillata*. а, б, д - обычная форма распускающегося цветка; в - рыльце, выброшенное до распускания венчика; г - рыльце завядшее, тычиночные нити вытянувшиеся, тычинки пылящие.

ветроопыление, выполняющее функцию резервного способа переноса пыльцы. Небольшой процент завязывания семян под изолятором, возможно, объясняется тем, что сетка задерживала пыльцу.

Сходные явления (отрастание рыльца и тычинок, пыление) наблюдаются и у некоторых цветков *P. oederi*, но значительно реже, чем у *P. capitata*. Создается впечатление, что эти признаки ветроопыления возникают у части цветков чаще всего не сразу с их распусканием, а спустя некоторое время, по прошествии которого не совершилось опыления насекомыми. Иными словами, этот способ опыления скорее всего является вторичным, резервным, страхующим энтомофилию. Вместе с тем у некоторых цветков рыльца вытягиваются еще до распускания венчика. Цветок *P. verticillata*, напротив, сохраняет все основные признаки, характерные для энтомофилов (рис.5, д).

Таким образом, из шести наиболее обычных видов мытников местной флоры у четырех отчетливо преобладает энтомофилия. Автогамное опыление у этих видов дает лишь небольшое число семян.

Вероятно, лишь у *P. sudetica*, растущего на полигональных болотах, вдали от разнотравных склонов, концентрирующих основную массу опылителей, автогамия может иметь существенное значение для сохранения семенной продукции в годы, неблагоприятные для насекомоопыления. Этот вид опыляется почти исключительно журчалками *Conosyrpus tolli*. Шмели на его цветках встречаются редко и, как правило, не работают подолгу (в этом биотопе шмели очень редко делают гнезда).

Все эти данные заставляют признать, что тенденция полярных мытников к автогамии в литературе явно преувеличена. Хотя бесспорно она имеет место, но для большинства из них ее значение невелико. Более того, ряд фактов заставляет предполагать обратное: что именно в Субарктике, по сравнению с более южными широтами, сильнее проявляется энтомофильность этой группы. Наряду с автогамными формами или видами, опыляющимися разными способами, здесь имеются типичные энтомофилы, такие как *Pedicularis oederi*, *P. dasyantha*, цветки которых обладают высокой привлекательностью для шмелей и других антофилов. Особого внимания заслуживает тесная связь *P. sudetica* с *Conosyrpus tolli* — одним из характернейших эндемиков родового ранга тундровой зоны. Этот вид тесно связан с полигональными болотами — как местом развития личинок, так и местом питания имаго. Это заставляет предполагать длительную сопряженную эволюцию этой журчалки и болотных видов мытников, хотя здесь и нет облигатных трофических связей. Возможно, что именно с наличием этого весьма эффективного опылителя и связано сохранение (или вторичное появление (?)) энтомофилии у *P. sudetica*.

Нам представляется, что сейчас пока нет фактов, которые бы доказывали, что автогамия среди тундровых растений распространена в большей степени, чем в различных более южных сообществах. Это относится как к строго зональным сообществам, так и к растительному миру тех или иных зон в целом. Так, недавно получены данные о значительном распространении автогамии среди растений, характерных для таежных лесов (Верещагина, 1966; Пономарев, Верещагина, 1973). Наши наблюдения показали, что невысокий процент облигатных энтомофилов свойствен даже лесостепной флоре, где численность и видовое разнообразие опылителей максимальны для умеренного пояса. Очевидно, наличие резервных способов опыления (автогамии, анемофилии и др.) — общая характерная черта большинства энтомофилов. Лишь отдельные виды и небольшие группы выходят победителями в конкуренции за опылителей и имеют возможность сохранять и совершенствовать облигатную энтомофилию. Пока нет данных, позволяющих считать, что процент таких форм выше в субарктической флоре, чем в более южных.

Опыление одновременно многими способами особенно характерно для субарктического разнотравья с неспециализированными актиноморфными цветками. Отсутствие завязавшихся плодов под изоляторами у таких растений, как лютики, незабудки, минуарция, веро-

ятно, объясняется недостаточной повторностью опытов. О том, что у этих растений возможны другие способы опыления, говорят исследования Е.А. Ходачек (1973).

Обращает внимание высокий процент завязывания плодов у большинства исследованных видов в Субарктике. Это говорит об относительно благоприятных условиях и совершенстве приспособлений к опылению у растений в подзоне типичных тундр. В этом плане было бы интересно получить аналогичные материалы для более высоких широт.

Итак, во флоре Субарктики, во-первых, выделяется небольшая группа облигатных энтомофилов, привлекающих основную массу специализированных и эффективных опылителей (бобовые, живокость, отдельные виды мытников); во-вторых, здесь много видов, пошедших по пути выработки различных резервных способов опыления. Очевидно, для многих групп – это первичный тип генеративных отношений, для других, исходно насекомоопыляемых, можно предполагать деспециализацию в отношении энтомофилии.

#### Л и т е р а т у р а

- В е р е щ а г и н а В.А. Антэкология растений темнохвойной тайги. Автореф. канд. дис. Пермь, 1966.
- К у з н е ц о в а М.С. Антэкология некоторых основных компонентов ракомитриевой тундры Полярного Урала. – Уч.зап. Пермск. ун-та. Биология, 1970, № 206, с.47–57.
- П о л о з о в а Т.Г., Т и х о м и р о в Б.А. Сосудистые растения района Таймырского стационара. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1971, с.161–184.
- П о н о м а р е в А.Н., В е р е щ а г и н а В.А. Антэкологический очерк темнохвойного леса. – В кн.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и географии. Л., „Наука“, 1973, с.196–207.
- Х о д а ч е к Е.А. К биологии цветения и плодоношения растений Западного Таймыра. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.83–106.
- Ч е р н о в Ю.И. Комплекс антофильных насекомых в тундровой зоне СССР. – Вопр. геогр., 1966, т.69, с.76–97.
- Ч е р н о в Ю.И. Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Западного Таймыра. – В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, вып.2. Л., „Наука“, 1973, с.166–179.
- Ч е р н о в Ю.И. Животный мир Субарктики и зональные факторы среды. Автореф. докт. дис. М., 1976.
- Ш а м у р и н В.Ф. Роль насекомых-опылителей в тундровых сообществах. – Вопр. геогр., 1966, т.69, с.98–117.



- Ш а м у р и н В.Ф., Т и х м е н е в Е.А. Цветение и плодоношение Бобовых и Норичниковых на острове Врангеля. - Бот. журн., 1971, т.56, № 3, с.403-412.
- H o s k i n g В. Insect-flower associations in the high Arctic with special reference to nectar. - Oikos, 1968, N 19, p.359-388.
- К e v a n P.G. Insect pollination of high arctic flowers. - J. Ecol., 1972a, v.60, N 3, p.831-847.
- К e v a n P.G. Floral colors in the high arctic with reference to insect-flower relations and pollination. - Canad. J. Bot., 1972b, v.50, N 11, p.2289-2316.
- К e v a n P.G. Flowers, insects, and pollination ecology in the Canadian high Arctic. - Polar Rec., 1973, v.16, N 104, p.667-674.
- К e v a n P.G., К e v a n К.Е. Collembola as pollen feeders and flower visitors with observations from the high Arctic. - Quaest. Entomol., 1970, v. 6, N4, p.311-326.

ВЕТВИСТОУСЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (Cladocera)  
ТАЙМЫРАИнститут эволюционной морфологии и экологии животных  
АН СССР, Москва

Характеристика видового состава ветвистоусых дается на основании проб, доставленных из окрестностей Тарее и из озерков у поселка Талнах (невдалеке от г. Норильска). Пробы брались непосредственно у берега водоемов. Видовой состав и характеристика количественных соотношений ветвистоусых приведены в таблице. Кроме указанных в таблице, также найдены *Eurycercus glacialis* Lilljeborg (Тарей, циркумполярный вид) и *Alona guttata* Sars (озерко в Тарее, 22 VII 1969; озерко в Талнахе, 11 VIII 1974).

Фауну ветвистоусых образуют обычные северные или голарктические виды. В ценозах преобладают виды родов *Bosmina*, *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Eurycercus*, *Polyphemus*. Нахождение *Sida crystallina* на Таймыре, — по-видимому, одно из самых северных. С другой стороны, она отмечена для окрестностей г. Басра (Ирак; Mohammad, 1965).

В таблице не указаны виды, которые нуждаются в детальной ревизии группы.

Полученные данные могут быть сопоставлены с составом ветвистоусых в крайне тепловодных и незамерзающих водоемах средней и южной части Ирака (Khalaf, Smirnov, 1975), где наблюдается частое количественное обилие видов рода *Macrothrix* (и *Echinisca*), *Moina*, *Chydorus*, *Pleuroxus*, *Simocephalus*, *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, но не *Eurycercus* или *Daphnia*.

Л. Н. Гордеева (1963) нашла в озерах окрестностей г. Норильска также *Alonella nana* (Baird), *Acroperus elongatus* (Sars), *Alona quadrangularis* (O.F. Mueller), *Alona rectangula* Sars, *Disparalona rostrata* (Koch), *Pleuroxus striatus* Schoedler, *P. trigonellus* (O.F. Mueller), *Pseudochydorus globosus* (Baird), *Daphnia longispina longispina* O.F. Mueller, *D. longispina hyalina* Leydig, *Scapholeberis mucronata* (O.F. Mueller), *Simosa vetula* (syn. *Simocephalus vetula*), *Bosmina longirostris longirostris* O.F. Mueller, *B. longirostris pellucida* Sting., *B. longirostris similis* (Lillj.), *Bosmina coregoni obtusirostris* Sars, *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin), *Holopedium gibberum* Zaddach, *Bythotrephes cederstroemii* Leydig, *Leptodora kindti* (Focke).

Вид	Тарей				Талнах, II VIII 1974							
	7 VIII 1967	9 VIII 1968	25 VII 1969	16 VIII 1960	0	7	0	0	0	0	0	0
					0	8	1	0	0	0	1	0
<i>Acroperus harpae</i> (Baird) . . . . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg) . . . . .	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0
<i>A. excisa</i> (Fischer) . . . . .	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig) . . . . .	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Bosmina</i> sp. . . . .	0	84	17	2	82	7	0	1	7	95	97	
<i>Ceriodaphnia</i> sp. sp. . . . .	0	0	0	0	0	40	1	6	6	1	1	
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F.Müller) . . . . .	0	0	0	0	2	7	1	0	0	1	0	
<i>Daphnia galeata</i> Sars . . . . .	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Daphnia</i> sp. sp. . . . .	100	1	81	98	0	0	79	0	0	0	0	
<i>Diaphanosoma</i> sp. sp. . . . .	0	0	1	0	0	5	0	0	0	0	0	
<i>Eurycerus lamellatus</i> (O.F.Müller) . . . . .	0	0	0	0	13	1	10	30	60	1	0	
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer) . . . . .	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	
<i>Lathonura rectirostris</i> (O.F.Müller) . . . . .	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	
<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars . . . . .	0	0	0	0	0	7	0	8	16	0	0	
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.) . . . . .	0	15	0	0	0	3	9	50	1	0	2	
<i>Scapholeberis</i> sp. . . . .	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	
<i>Sida crystallina</i> (O.F.Müller) . . . . .	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Simocephalus</i> sp. sp. . . . .	0	0	0	0	2	2	0	5	4	1	0	

Для полноты обзора нужно также отметить, что в низовьях р.Енисей В.Н. Грезе (1957) нашел *Daphnia hyalina* Leydig, *Ceriodaphnia pulchella* Sars, *C. quadrangula* (O.F.Müller), *Eurycercus glacialis* Lilljeborg, *Monospilus dispar* Sars, *Ilyocryptus scutifrons* Sars, *Bosminopsis deitersi* Richard. В Пutorанских озерах А.П. Алексюк и Е.Л. Шульга (1975) обнаружили *Daphnia cristata* Sars.

#### Л и т е р а т у р а

- А л е к с ю к А.П., Ш у л ь г а Е.Л. Пutorанская озерная провинция. - Труды Лимнолог. ин-та СО АН СССР, 1975, т.20(40) с.194-198.
- Г о р д е е в а Л.Н. Зоопланктон Норильских озер. - Уч. зап. Карельск. пед. ин-та, 1963, т.15. Биолог. науки, с.104-116.
- Г р е з е В.Н. 1957. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. - Изв. Всес. н.-иссл. ин-та озерного и речного рыбного хоз., т.41. 236 с.
- К h a l a f A.N., S m i r n o v N.N. On littoral Cladocera of Iraq. - Hydrobiologia, 1975, v.12, N 2, p.11-16.
- М о h a m m a d M.-B. M. A faunal study of the Cladocera of Iraq. - Bull. Biol. Res. Centre, Baghdad, 1965, v.1, p.112-124.

## К ФАУНЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ТАРЕЙСКОГО СТАЦИОНАРА

Центральная лаборатория охраны природы МСХ СССР, Москва

Фаунистическое описание района стационара было дано А. А. Винокуровым (1971). Дальнейшие исследования позволили выявить еще 2 новых вида млекопитающих, обитающих здесь.

ЛАСКА - *Mustela nivalis* L.

В литературе до сих пор нет единого мнения об обитании ласки на Северном Таймыре. Один из первых крупных исследователей Таймыра А. А. Миддендорф (1860, 1869) указывал, что северная граница распространения ласки лежит южнее таковой горностая, который отмечался до  $73.5^{\circ}$  с.ш. И. И. Колюшев (1936) высказался за совпадение границ ареалов ласки и горностая. В последующем мнения разделились. Одни авторы включают Северный Таймыр в ареал обитания ласки (Гелтнер, 1936; Гелтнер и др., 1967), другие - нет (Новиков, 1956; Бобринский и др., 1965). На основании собранных нами материалов мы считаем, что вопрос об обитании ласки на Северном Таймыре должен решаться положительно.

Регулярно проводящиеся с 1967 г. на Тарейском стационаре наблюдения за млекопитающими показали следующее. До 1968 г. на территории стационара и прилегающих районов обитал горностай, в 1968 и 1969 гг. горностай на территории стационара отмечен не был. Ласка в это время также не обнаружена. В 1972 г. 9 августа был пойман в давилку 1 экземпляр хорошо упитанной самки ласки, однако без следов размножения и линьки. Самка была отловлена на ярах - своеобразном компоненте мезорельефа, представляющем крутую береговую террасу, спускающуюся к р. Пясына. Благодаря обилию и разнообразию растительных ассоциаций и складчатому рельефу эти места являются также постоянным местом обитания леммингов. В 1973 г. ласка была более многочисленной. Самец с значительными жировыми запасами и следами линьки был пойман в давилку 15 июля на ярах, недалеко от места прошлогодней встречи (промеры зверьков приведены в таблице). Еще одна ласка была встречена в поселке Тарей, между домами, 28 июля. Все отмеченные зверьки имели летнюю окраску меха. Опрос охотников и рыбаков показал, что они хорошо различают ласку и горностая и неоднократно отмечали первую в близлежащих местах в мае и июне.

Промеры ласок, добытых в окрестностях поселка Тарей, мм

Дата	Вес	Длина тела	Длина хвоста	Длина уха	Длина ступни	Длина черепа	Ширина черепа	Высота черепа
9 УИ 1972	48,5	157	22	4	21	32,4	16,0	12,4
15 УИ 1973	60,9	172	25	7	26	33,8	17,2	13,0

Таким образом, численность ласки существенно меняется по годам. Ее динамика определяется, видимо, с одной стороны, численностью конкурирующего вида – горностая, с другой – обилием обитающих здесь леммингов, являющихся основным ее кормом. 1972 год был годом подъема численности, а 1973 год – „пиком“ численности леммингов.

АРКТИЧЕСКАЯ ЗЕМЛЕРОЙКА –  
SOREX ARCTICUS KERR.

На севере Западной Сибири этот вид является доминирующим среди насекомоядных, но его численность существенно падает при продвижении на север; меньше всего его представителей в тундре (Юдин, 1971). На Таймыре, видимо, именно этот вид отмечали А. А. Миддендорф (1860) (р. Боганида) и С. И. Орлов (1930) – на р. Волочанке и в устье р. Хатанги (станок Рыбное).

За время наших исследований в течение 1967–1973 гг. землеройка не была встречена ни разу. Не найдены ее останки и в погадках местных хищных птиц и чаек. Лишь в 1973 г. 8 августа впервые на ярах была отловлена самка арктической землеройки, без следов размножения и линьки. Вес этого зверька – 4,8 г, длина тела – 56 мм, хвоста – 33 мм, ступни – 10 мм, уха – 5 мм, черепа – 18,0 мм, ширина мозговой капсулы – 8,9 мм, высота черепа – 6,2 мм.

Л и т е р а т у р а

- Б о б р и н с к и й Н. А., К у з н е ц о в Б. А., К у з я к и н А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., „Промсвещение“, 1965. 382 с.
- В и н о к у р о в А. А. Фауна позвоночных животных района Таймырского стационара (Западный Таймыр). – В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., „Наука“, 1971, с. 212–231.

- Гептнер В.Г. Материалы по млекопитающим острова Диксона, прилегающей части северо-западного Таймыра и Карского моря. — Труды Зоол. муз. Моск. гос. ун-та, 1936, т. III, с. 3-23.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза, т. II, ч. I. М., „Высшая школа“, 1967. 1004 с.
- Клюшев И.И. Млекопитающие Крайнего Севера западной и средней Сибири. — Труды Биол. н.-иссл. ин-та, 1936, т. II, с. 229-334.
- Миддендорф А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири, ч. I, отд. I. СПб., 1869, 190 с.; ч. II, отд. V. СПб., 1969. 618 с.
- Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.-Л., Изд. АН СССР, 1958. 294 с.
- Орлов С.И. Северные границы распространения некоторых видов мелких млекопитающих. — Изв. Сиб. краевой станц. заш. раст. от вредителей, 1930, вып. I. Зоол., № 4(7), с. 90-94.
- Юдин Б.С. Фауна землероек севера Западной Сибири. — Труды Сев.-Вост. комплексн. ин-та ДЦАН СССР, 1971, вып. 42, с. 48-53.

	Стр.
Предисловие . . . . .	3
Р о м а н о в а Е.Н. Микро- и мезоклиматы Таймыра . . . . .	5
В а с и л ь е в с к а я В.Д., К о л п а ш и к о в а Г.А. Изме- нение состава почвенных растворов и некоторых свойств почв станции «Тарей» в течение вегетационного периода . . . . .	30
В и т а л ь А.Д. Сезонная динамика прироста арктических расте- ний по наблюдениям на Западном Таймыре . . . . .	58
М а т в е е в а Н.В. Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара . . . . .	72
П о л о з о в а Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений Тай- мырского стационара . . . . .	114
П о л о з о в а Т.Г., Д е е в а Н.М. Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах Таймырского биогеоце- нологического стационара . . . . .	144
Х о д а ч е к Е.А. Семенная продуктивность растений Западного Таймыра . . . . .	168
М и х а и л о в В.И. Тонкая структура двух редких видов рода <i>Nitzschia</i> Hass. из водоемов Западного Таймыра . . . . .	198
С м и р н о в а Н.В. О микрофлоре тундровых почв Западного Таймыра . . . . .	203
С т е п а н о в а И.В., Т о м и л и н Б.А. Грибы-микромитеты Таймырского стационара. II. . . . .	217
К у з ь м и н Л.Л. Экология свободноживущих нематод подзоны типичных тундр Западного Таймыра . . . . .	228
А н а н ь е в а С.И. Экология <i>Collembola</i> в подзоне типичных тундр Таймыра . . . . .	245
Ч е р н о в Ю.И. Антофильные насекомые в подзоне типичных тундр Западного Таймыра и их роль в опылении растений . . . . .	264
С м и р н о в Н.Н. Ветвистоусые ракообразные ( <i>Cladocera</i> ) Таймыра . . . . .	291
О р л о в В.А. К фауне млекопитающих Тарейского стационара . . . . .	294
Рефераты . . . . .	299



СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ  
БИОГЕОЦЕНОЗОВ  
ТАЙМЫРСКОЙ ТУНДРЫ

Утверждено к печати

Научным советом по проблемам биосферы и  
Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова

Редактор издательства Л. А. Шавров  
Художник Я. В. Таубвурцель  
Технический редактор Н. Ф. Виноградова  
Корректоры З. В. Гришина и Э. В. Липпа

ИБ № 8180

Подписано к печати 05.05.78. М- 08488. Формат 60x90 1/16.  
Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Печ. л. 19 + 3 вкл. (1 3/4 печ.  
л.) = 20.75 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 20.83. Тираж 700. Изд. № 6468.  
Тип. зак. № 761. ^ Цена 2 р. 50 к.

Ленинградское отделение издательства „Наука“  
199164, Ленинград, Менделеевская линия, д.1

---

1-я тип. издательства „Наука“.  
199034, Ленинград, 9 линия, д.12

УДК 551.584 (571.511)

Микро- и мезоклиматы Таймыра. Романова Е.Н. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.5-29.

На основании анализа экспедиционных данных о метеорологических процессах, протекающих в приземных слоях воздуха и верхних слоях почвы в тундровой зоне, получены количественные показатели микроклиматической изменчивости в разных типах тундр. Составлены карто-схемы, характеризующие нано- и микроклиматическую изменчивость в пятнистых и бугорковых тундрах, на болотах, на склонах коренного берега р.Пясины. Представлена карто-схема микроклимата Таймырского стационара. На основании полученных материалов и данных справочников по климату СССР выполнено мезоклиматическое районирование Таймырского полуострова. В зависимости от рельефа, типа подстилающей поверхности, географической широты местности и особенностей атмосферной циркуляции на карте выделено 8 мезоклиматических районов, различающихся по термическим характеристикам. Лит. - 19 назв., ил. - 8, табл. - 7.

УДК 631.41 (576.511)

Изменение состава почвенных растворов и некоторых свойств почв стационара „Тарей“ в течение вегетационного периода. В в с и л ь е в с к а я В.Д., Колпашикова Г.А. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.30-57.

В основу статьи положены исследования, проведенные на стационаре летом 1972 и 1973 гг. Изучена динамика состава почвенных растворов и природных вод, прослежено изменение влажности и кислотности почв двух типов тундр и полигонально-валикового болота. В этих же почвах в динамике исследовано содержание подвижных форм азота, фосфора и калия. Полученные результаты показали тесную связь химического состава почвы в течение вегетационного периода как с микроклиматическими условиями, так и с развитием растений и микрофлоры почв. Лит. - 15 назв., ил. - 4, табл. - 6.

УДК 581.143 (571.511)

Сезонная динамика прироста арктических растений по наблюдениям на Западном Таймыре. В т а л ь А. Д. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.58-71.

В течение вегетационных сезонов 1971 и 1972 гг. измерялся прирост ряда тундровых растений и выявилась связь величины прироста с температурами приземного слоя воздуха и почвы. Прирост генеративных побегов обнаруживает более четкую связь с температурами, чем прирост вегетативных побегов. Максимальный прирост генеративных побегов наблюдался в период развития бутонов и подготовки к цветению. Прекращение роста определяется не

температурой, а фенологическим развитием каждого вида. По характеру и темпу роста, а также по ритму фенологического развития выделено 5 групп растений. Лит. — 19 назв., ил. — 5, табл. — 1.

УДК 581.553 (571.511)

Растительность окрестностей Таймырского биогеоэкологического стационара. М а т в е е в а Н. В. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.72–113.

При описании растительности и составлении карты в масштабе 1:10000 выделено 5 типов растительности, включающих 50 ассоциаций. Наиболее полно представлен моховой тип. Моховые сообщества занимают наибольшие площади. Кроме типологии растительных сообществ, дана классификация таких территориальных единиц, как комплексы, экологические ряды, микропоясные ряды, совокупности экологических рядов сообществ. Подобные описания со списками приводятся для наиболее широко распространенных ассоциаций. Лит. — 19 назв., ил. — 1.

УДК 577. 5 (571.511)

Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара. П о л о з о в а Т. Г. — В кн.: Структура и функция биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.114–143.

Излагаются результаты инвентаризации и систематизации жизненных форм 232 видов сосудистых растений Таймырского стационара. На основе оригинального материала дается характеристика жизненных форм, приводятся данные об их количественных соотношениях во флоре стационара в целом, в основных широтных географических элементах флоры, в группах видов с различной широтной экологической амплитудой. Анализируется состав биоморф в зональных растительных сообществах. Прослежены тенденции в изменении состава жизненных форм в зависимости от колебания важнейших экологических факторов: условий увлажнения, мощности снегового покрова, глубины сезонного оттаивания почвы. Лит. — 20 назв., табл. — 2.

УДК 581.543 (571.511)

Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах Таймырского биогеоэкологического стационара. П о л о з о в а Т. Г., Д е е в а Н. М. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.144–168.

Фенологические наблюдения осуществлялись на 5 основных стационарных участках в течение ряда лет. Приводятся фенологические спектры, характеризующие смену фенофаз в средний по температурным условиям сезон 1972 г. и в исключительно теплый и холодный вегетационные сезоны 1967 и 1968 гг. Дается общая климатическая характеристика этих сезонов, а также характеристика микроклимата, мерзлотных условий и снежного режима стационарных участков, на которых проводились фенологические наблюдения. Сравняется

фенологическое развитие различных сообществ в разные годы. Приводятся некоторые данные о соотношении фаз вегетативного и генеративного циклов. Растения разделяются на группы с различной ритмикой развития листового аппарата, рассматривается участие этих групп в сложении растительных сообществ. Лит. - 5 назв., ил. - 17, табл. - 4.

УДК 631.559 : 581.48 (571.511)

Семенная продуктивность растений Западного Таймыра. Х о д а ч е к Е. А.  
- В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., "Наука", 1977, с.166-197.

Приводятся данные по семенной продуктивности 70 видов арктических растений. Семенная продуктивность разделяется на потенциальную, условно-реальную и реальную. Обосновывается необходимость выделения условно-реальной продуктивности. Показана зависимость потенциальной продуктивности от типа гинезея и числа цветков на генеративном побеге. По величине потенциальной продуктивности все изученные виды разделяются на 5 групп. Даны проценты плодобразования для всех растений. Наибольший процент плодобразования имеют автогамные и гейтоногамные виды. Кроме абсолютных величин условно-реальной продуктивности даются их соотношения с потенциальной, которые показывают, что оплодотворение наиболее успешно проходит у видов-самоопылителей. Сделана математическая обработка полученных данных для наиболее распространенных видов. Лит. - 40 назв., табл. - 4.

УДК 581.4 : 582.261 (571.511)

Тонкая структура двух редких видов рода *Nitzschia* Hass. из водоемов Западного Таймыра. М и х а й л о в В. И. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., "Наука", 1977, с.198-202.

С помощью электронного микроскопа проведено исследование двух видов *Nitzschia*, впервые найденных в СССР. Приводятся новые сведения о морфологии и таксономии этих видов. Лит. - 8 назв., ил. - 2.

УДК 582.28 : 631.445.11 (571.511)

О микрофлоре тундровых почв Западного Таймыра. С м и р н о в а Н. В. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., "Наука", Л., 1977, с.203-216.

Сообщаются результаты микологического исследования почвенных проб различных типов тундр Таймырского стационара, отобранных в июле 1968 и 1971 гг. Приведется список почвенных микроскопических грибов (58 видов); численность их, как правило, не велика и с глубиной понижается. Наиболее широко распространенными видами являются: *Mucor hiemalis*, *Penicillium lanosum*, *P. cyclospium*; часто встречаются темноцветные формы мицелия. Из грибов рода *Penicillium* преобладают виды секции *Asymmetrica*. Лит. - 24 назв., табл. - 2.

Грибы-микромитеты Таймырского стационара. П. С т е п а н о в а И. В.,  
Г о м и л и н Б. А. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймыр-  
ской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.217-227.

Приводится список микромитетов, указывается, в каких эколого-фитоценологических условиях они развиваются, а также даются сведения об особенностях морфологии этих грибов. Данная статья является продолжением работы этих же авторов, которая была опубликована в сборнике „Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность“ (1971). Лит. - 5 назв.

УДК 591.5 : 595.1 : 631.445.11 (571.511)

Экология свободноживущих нематод подзоны типичных тундр Западного Таймыра. К у з ь м и н Л.Л. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.228-244.

В Таймырских тундрах обнаружены представители нематод 5 экологических групп. С уменьшением мощности моховой дернины, снижением общей влажности, увеличением числа цветковых растений снижается процент микробофагов и возрастает процент паразитов высших растений. Процент последних возрастает с глубиной. Численность и возрастной состав нематод изменяются в течение сезона. Наиболее богатые по суммарным количественным показателям группировки нематод формируются на разнотравно-злаковых участках, самые бедные - на обнаженных грунтах. По суммарным количественным характеристикам нематоды в ряде местообитаний стоят на первом месте среди прочих групп педобионтов. Это указывает на важную роль, которую играют круглые черви в тундровых ценозах. Лит. - 52 назв., ил. - 1, табл. - 7.

УДК 591.5 : 595.713 (571.511)

Экология Collembola в подзоне типичных тундр Таймыра. А н а н ь е -  
в а С.И. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры.  
Л., „Наука“, 1977, с.245-263.

В условиях подзоны типичных тундр богато представлен спектр жизненных форм ногохвосток. Доминируют подстилочно-бриобионтные (верхнегемизафические) виды. Широко представлены также поверхностные и верхнепочвенные формы. Прослежены сезонная динамика численности коллембол, влияние состава растительного покрова на численность и распределение ногохвосток. Отмечено большое видовое богатство и обилие коллембол в зоогенных субстратах. Лит. - 33 назв., ил. - 4, табл. - 4.

УДК 595.799 + 595.772 : 581.162.3 (571.511)

Антофильные насекомые в подзоне типичных тундр Западного Таймыра и их  
роль в опылении растений. Ч е р н о в Ю.И. - В кн.: Структура и функции  
биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.264-280.

В окрестностях Тарей обитает более 100 видов антофильных насекомых, но только 20 видов можно считать эффективными опылителями. Специализированные цветки Бобовых и Норичниковых опыляют в основном 3 вида шмелей

и два вида мух-журчалок. В местной флоре всего около 10 абсолютных энтомофильных видов растений. Большинство растений с цветками энтомофильного типа опыляется несколькими способами, из которых можно выделить главные и резервные. Полученные данные не подтверждают распространенного мнения о том, что автогамность в Субарктике распространена больше, чем в сообществах других зон. Лит. - 14 назв., ил. - 5, табл. - 8.

УДК 591.9 : 595.324 (571.511)

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) Таймыра. Смирнов Н.Н. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., "Наука", 1977, с.291-293.

На основании проб из окрестностей Тарей и Талнаха указаны доминирующие и второстепенные виды, принадлежащие к 16 родам. Лит. - 5 назв., табл. - 1.

УДК 591.9 : 599.3 (571.511)

К фауне млекопитающих Тарейского стационара. Орлов В.А. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., "Наука", 1977, с.294-296.

Сообщается об обнаружении в стационаре двух видов млекопитающих животных (ласки и арктической землеройки), которые здесь ранее не встречались. Лит. - 9 назв., табл. - 1.

СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ  
БИОГЕОЦЕНОЗОВ  
ТАЙМЫРСКОЙ ТУНДРЫ

Утверждено к печати

Научным советом по проблемам биосферы и  
Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова

Редактор издательства Л. А. Шавров  
Художник Я. В. Таубвурцель  
Технический редактор Н. Ф. Виноградова  
Корректоры З. В. Гришина и Э. В. Липпа

ИБ № 8180

Подписано к печати 05.05.78. М- 08488. Формат 60x90 1/16.  
Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Печ. л. 19 + 3 вкл. (1 3/4 печ.  
л.) = 20,75 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 20,83. Тираж 700. Изд. № 6468.  
Тип. зак. № 761. ^ Цена 2 р. 50 к.

Ленинградское отделение издательства „Наука“  
199164, Ленинград, Менделеевская линия, д.1

---

1-я тип. издательства „Наука“.  
199034, Ленинград, 9 линия, д.12

УДК 551.584 (571.511)

Микро- и мезоклиматы Таймыра. Романова Е.Н. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.5-29.

На основании анализа экспедиционных данных о метеорологических процессах, протекающих в приземных слоях воздуха и верхних слоях почвы в тундровой зоне, получены количественные показатели микроклиматической изменчивости в разных типах тундр. Составлены карто-схемы, характеризующие микро- и микроклиматическую изменчивость в пятнистых и бугорковых тундрах, на болотах, на склонах коренного берега р.Пясины. Представлена карто-схема микроклимата Таймырского стационара. На основании полученных материалов и данных справочников по климату СССР выполнено мезоклиматическое районирование Таймырского полуострова. В зависимости от рельефа, типа подстилающей поверхности, географической широты местности и особенностей атмосферной циркуляции на карте выделено 8 мезоклиматических районов, различающихся по термическим характеристикам. Лит. - 19 назв., ил. - 8, табл. - 7.

УДК 631.41 (576.511)

Изменение состава почвенных растворов и некоторых свойств почв стационара „Тарей“ в течение вегетационного периода. Васильевская В.Д., Колпашикова Г.А. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.30-57.

В основу статьи положены исследования, проведенные на стационаре летом 1972 и 1973 гг. Изучена динамика состава почвенных растворов и природных вод, прослежено изменение влажности и кислотности почв двух типов тундр и полигонально-валикового болота. В этих же почвах в динамике исследовано содержание подвижных форм азота, фосфора и калия. Полученные результаты показали тесную связь химического состава почвы в течение вегетационного периода как с микроклиматическими условиями, так и с развитием растений и микрофлоры почв. Лит. - 15 назв., ил. - 4, табл. - 6.

УДК 581.143 (571.511)

Сезонная динамика прироста арктических растений по наблюдениям на Западном Таймыре. Виталь А.Д. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.58-71.

В течение вегетационных сезонов 1971 и 1972 гг. измерялся прирост ряда тундровых растений и выявилась связь величины прироста с температурами приземного слоя воздуха и почвы. Прирост генеративных побегов обнаруживает более четкую связь с температурами, чем прирост вегетативных побегов. Максимальный прирост генеративных побегов наблюдался в период развития бутонов и подготовки к цветению. Прекращение роста определяется не



температурой, а фенологическим развитием каждого вида. По характеру и темпу роста, а также по ритму фенологического развития выделено 5 групп растений. Лит. - 19 назв., ил. - 5, табл. - 1.

УДК 581.553 (571.511)

Растительность окрестностей Таймырского биогеоэкологического стационара. М а т в е е в а Н. В. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.72-113.

При описании растительности и составлении карты в масштабе 1:10000 выделено 5 типов растительности, включающих 50 ассоциаций. Наиболее полно представлен моховой тип. Моховые сообщества занимают наибольшие площади. Кроме типологии растительных сообществ, дана классификация таких территориальных единиц, как комплексы, экологические ряды, микропоясные ряды, совокупности экологических рядов сообществ. Подобные описания со списками приводятся для наиболее широко распространенных ассоциаций. Лит. - 19 назв., ил. - 1.

УДК 577. 5 (571.511)

Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара. П о л о з о в а Т. Г. - В кн.: Структура и функция биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.114-143.

Излагаются результаты инвентаризации и систематизации жизненных форм 232 видов сосудистых растений Таймырского стационара. На основе оригинального материала дается характеристика жизненных форм, приводятся данные об их количественных соотношениях во флоре стационара в целом, в основных широтных географических элементах флоры, в группах видов с различной широтной экологической амплитудой. Анализируется состав биоморф в зональных растительных сообществах. Прослежены тенденции в изменении состава жизненных форм в зависимости от колебания важнейших экологических факторов: условий увлажнения, мощности снегового покрова, глубины сезонного оттаивания почвы. Лит. - 20 назв., табл. - 2.

УДК 581.543 (571.511)

Фенологические наблюдения в основных растительных сообществах Таймырского биогеоэкологического стационара. П о л о з о в а Т. Г., Д е е в а Н. М. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.144-163.

Фенологические наблюдения осуществлялись на 5 основных стационарных участках в течение ряда лет. Приводятся фенологические спектры, характеризующие смену фенофаз в средний по температурным условиям сезон 1972 г. и в исключительно теплый и холодный вегетационные сезоны 1967 и 1968 гг. Дается общая климатическая характеристика этих сезонов, а также характеристика микроклимата, мерзлотных условий и снежного режима стационарных участков, на которых проводились фенологические наблюдения. Сравняется

фенологическое развитие различных сообществ в разные годы. Приводятся некоторые данные о соотношении фаз вегетативного и генеративного циклов. Растения разделяются на группы с различной ритмикой развития листового аппарата, рассматривается участие этих групп в сложении растительных сообществ. Лит. - 5 назв., ил. - 17, табл. - 4.

УДК 631.559 : 581.48 (571.511)

Семенная продуктивность растений Западного Таймыра. Х о д а ч е к Е. А.  
- В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.166-197.

Приводятся данные по семенной продуктивности 70 видов арктических растений. Семенная продуктивность разделяется на потенциальную, условно-реальную и реальную. Обосновывается необходимость выделения условно-реальной продуктивности. Показана зависимость потенциальной продуктивности от типа гинееца и числа цветков на генеративном побеге. По величине потенциальной продуктивности все изученные виды разделяются на 5 групп. Даны проценты плодообразования для всех растений. Наибольший процент плодообразования имеют автогамные и гейтоногамные виды. Кроме абсолютных величин условно-реальной продуктивности даются их соотношения с потенциальной, которые показывают, что оплодотворение наиболее успешно проходит у видов-самоопылителей. Сделана математическая обработка полученных данных для наиболее распространенных видов. Лит. - 40 назв., табл. - 4.

УДК 581.4 : 582.261 (571.511)

Тонкая структура двух редких видов рода *Nitzschia* Hass, из водоемов Западного Таймыра. М и х а й л о в В. И. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.198-202.

С помощью электронного микроскопа проведено исследование двух видов *Nitzschia*, впервые найденных в СССР. Приводятся новые сведения о морфологии и таксономии этих видов. Лит. - 8 назв., ил. - 2.

УДК 582.28 : 631.445.11 (571.511)

О микрофлоре тундровых почв Западного Таймыра. С м и р н о в а Н. В. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.203-216.

Сообщаются результаты микологического исследования почвенных проб различных типов тундр Таймырского стационара, отобранных в июле 1968 и 1971 гг. Приведется список почвенных микроскопических грибов (58 видов); численность их, как правило, не велика и с глубиной понижается. Наиболее широко распространенными видами являются: *Mucor hiemalis*, *Penicillium lanosum*, *P. cyclopium*; часто встречаются темноцветные формы мицелия. Из грибов рода *Penicillium* преобладают виды секции *Asymmetrica*. Лит. - 24 назв., табл. - 2.

Грибы-микромитеты Таймырского стационара. П. Степанова И. В., Томлин Б. А. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.217-227.

Приводится список микромитетов, указывается, в каких эколого-фитоценологических условиях они развиваются, а также даются сведения об особенностях морфологии этих грибов. Данная статья является продолжением работы этих же авторов, которая была опубликована в сборнике „Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность“ (1971). Лит. - 5 назв.

УДК 591.5 : 595.1 : 631.445.11 (571.511)

Экология свободноживущих нематод подзоны типичных тундр Западного Таймыра. Кузьмин Л. Л. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.228-244.

В Таймырских тундрах обнаружены представители нематод 5 экологических групп. С уменьшением мощности моховой дернины, снижением общей влажности, увеличением числа цветковых растений снижается процент микробофагов и возрастает процент паразитов высших растений. Процент последних возрастает с глубиной. Численность и возрастной состав нематод изменяются в течение сезона. Наиболее богатые по суммарным количественным показателям группировки нематод формируются на разнотравно-злаковых участках, самые бедные - на обнаженных грунтах. По суммарным количественным характеристикам нематоды в ряде местообитаний стоят на первом месте среди прочих групп педобионтов. Это указывает на важную роль, которую играют круглые черви в тундровых ценозах. Лит. - 52 назв., ил. - 1, табл. - 7.

УДК 591.5 : 595.713 (571.511)

Экология Collembola в подзоне типичных тундр Таймыра. Ананьева С. И. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.245-263.

В условиях подзоны типичных тундр богато представлен спектр жизненных форм ногохвосток. Доминируют подстильно-бриобионтные (верхнегемизафические) виды. Широко представлены также поверхностные и верхнепочвенные формы. Прослежены сезонная динамика численности коллембол, влияние состава растительного покрова на численность и распределение ногохвосток. Отмечено большое видовое богатство и обилие коллембол в зоогенных субстратах. Лит. - 33 назв., ил. - 4, табл. - 4.

УДК 595.799 + 595.772 : 581.162.3 (571.511)

Антофильные насекомые в подзоне типичных тундр Западного Таймыра и их роль в опылении растений. Чернов Ю. И. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.264-290.

В окрестностях Тарей обитает более 100 видов антофильных насекомых, но только 20 видов можно считать эффективными опылителями. Специализированные цветки Бобовых и Норичниковых опыляют в основном 3 вида шмелей

и два вида мух-журчалок. В местной флоре всего около 10 абсолютных энтомофильных видов растений. Большинство растений с цветками энтомофильного типа опыляется несколькими способами, из которых можно выделить главные и резервные. Полученные данные не подтверждают распространенного мнения о том, что автогамность в Субарктике распространена больше, чем в сообществах других зон. Лит. - 14 назв., ил. - 5, табл. - 8.

УДК 591.9 : 595.324 (571.511)

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) Таймыра. Смирнов Н.Н. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.291-293.

На основании проб из окрестностей Тарей и Талнаха указаны доминирующие и второстепенные виды, принадлежащие к 16 родам. Лит. - 5 назв., табл. - 1.

УДК 591.9 : 599.3 (571.511)

К фауне млекопитающих Тарейского стационара. Орлов В.А. - В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., „Наука“, 1977, с.294-296.

Сообщается об обнаружении в стационаре двух видов млекопитающих животных (ласки и арктической землеройки), которые здесь ранее не встречались. Лит. - 9 назв., табл. - 1.