

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ: СТРУКТУРА СПЕКТРЫ И ЭВОЛЮЦИЯ

(отдельный оттиск)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1981

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В РАЗЛИЧНЫХ ПОДЗОНАХ ТАЙМЫРСКОЙ ТУНДРЫ

Т. Г. Полозова

Статистический метод изучения географического распространения жизненных форм показывает, какая из жизненных форм получает перевес над другими в тех или иных физико-географических условиях, дает ключ к поискам адаптационных морфологических и эколого-физиологических признаков. Этот метод был впервые применен Раункисром [Raunkiaer, 1934]. Спектры жизненных форм, построенные на основе списков флоры различных территорий, были использованы им как биологический индикатор определенных типов климата, в частности, климат тундры он определил как «климат хамефитов».

И. Г. Серебряков придавал большое значение выявлению географических тенденций в изменении состава жизненных форм, так же как и типов ритмики сообществ. Он получил первые сравнительные данные о составе жизненных форм в некоторых зональных типах растительных сообществ по широтному профилю от тундр Таймыра до полупустынь Прикаспия [Серебряков, 1954], однако полные флористические списки, относящиеся к участкам, характерным для разных широтных полос, из-за недостатка данных им проанализированы не были, хотя на будущее он такую задачу поставил [Серебряков, 1965]. Решению ее на материале тундровой и полярно-пустынной зон Таймыра и посвящена настоящая статья.

Материал собран в четырех пунктах на Таймырском полуострове, составляющих зональный профиль (рис. 1): 1) Кресты на Пясине (устье р. Дудыпты) — южная полоса подобласти субарктических тундр по В. Д. Александровой [1977], подзона южных тундр по Ю. И. Чернову и Н. В. Матвеевой [1979]; 2) Тарей на Пясине (устье р. Тареи) — северная полоса подобласти субарктических тундр по В. Д. Александровой, подзона типичных тундр по Ю. И. Чернову и Н. В. Матвеевой; 3) бухта Марии Прончищевой — южная полоса подобласти арктических тундр по В. Д. Александровой, подзона арктических тундр по Ю. И. Чернову и Н. В. Матвеевой; 4) мыс Челюскин — южная полоса области полярных пустынь по В. Д. Александровой, зона полярных пустынь по Ю. И. Чернову и Н. В. Матвеевой. Основные климатические показатели, относящиеся к указанным пунктам, приведены в табл. 1.

Основной материал для характеристики жизненных форм был собран во время работы Таймырского биогеоценологического стационара Ботанического института АН СССР (пос. Тарей) в 1967—1971 гг., при этом были изучены все виды сосудистых растений окрестностей стационара. Для исследования собирали

Основные климатические показатели в пунктах исследования

	Кресты	Тарей	Бухта Марии Прончище- вой	Мыс Челюскин
Среднегодовая температура воздуха, °С	—12,3	—13,4	—14,0	—14,5
Средняя температура июля, °С	11,4	10,5	4,0	1,5
Средняя температура января, °С	—30,6	—31,3	—31,2	—29,6
Число дней с положительной среднесуточной температурой	—	98	90	72
Сумма среднесуточных положительных температур за год, °С	—	657	283	80
Годовое количество осадков, мм	—	427	302	291

опубликованные флористические списки и геоботанические описания [Полозова, Тихомиров, 1971; Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1979а, б; Сафронова, 1979], а по району пос. Кресты — неопубликованные материалы Н. В. Матвеевой, любезно предоставленные ею в наше распоряжение. Были также изучены обширные гербарные коллекции Л. Л. Занохи, Н. В. Матвеевой и И. Н. Сафроновой из этих пунктов. Использовать эти материалы оказалось можно из-за большого сходства видового состава исследованных флор с флорой Тарей: лишь 47 видов из 279 охарактеризованы по гербарным образцам. Всего было учтено 228 видов из района пос. Кресты, 232 — из района Тарей, 93 — из окрестностей бухты Марии Прончищевой, 48 — из района мыса Челюскин, т. е. четыре полных флористических списка, за исключением нескольких единичных редких видов.

В районе пос. Кресты в плакорных сообществах доминируют гипоарктические гемипростратные кустарники — *Betula nana* L., *Salix lanata* L., *S. pulchra* Cham., умеренно арктический — *Salix reptans* Rupr. [Чернов, Матвеева, 1979]. Высота верхнего яруса в этих сообществах наибольшая (до 2 м в ольховниковых и до 0,8 м — в ивняковых и ерниковых тундрах), ярусное расчленение более сложное (4 яруса) по сравнению с плакорной растительностью остальных подзон. Преобладающие типы плакорных сообществ — ерничково-осоково-моховые и ивняково-ерничково-кустарничково-моховые тундры. Широко распространены бугристомочажинные комплексы.

В районе Тарей кустарниковый ярус в плакорных сообществах значительно редуцирован по сравнению с южными субарктическими тундрами, хотя здесь еще сохраняется несколько видов кустарников — *Betula nana*, *Salix pulchra*, *S. reptans*. Высота растительного покрова сокращается до 20 см (3 яруса); в растительности водоразделов доминируют аркто-альпийские кустарнички *Dryas punctata* Juz., *Salix polaris* Wahl., *Cassiope tetragona*

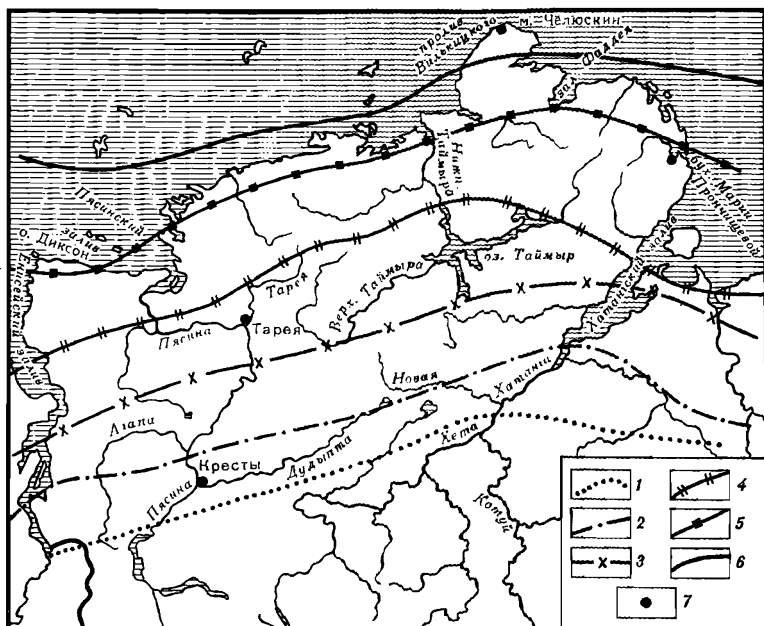


Рис. 1. Схема широтной зональности растительности на Таймyre [Александрова, 1977]

Южные границы полос субарктической тундры: 1 — южной, 2 — средней, 3 — северной; южные границы полос арктической тундры: 4 — южной, 5 — северной; 6 — южная граница полярной пустыни; 7 — пункты, где проводились исследования

хорошо развитые плодоносящие особи в типичных для данного вида условиях, для некоторых, особенно для видов, доминирующих в растительном покрове, — возрастные серии особей. Наиболее подробно были изучены структура многолетней части растения, побегообразование, строение и длительность жизни монокарпических побегов.

Для инвентаризации жизненных форм нами использована схема классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова [1962] с некоторыми изменениями и детализацией, все ее классификационные подразделения охарактеризованы на оригинальном материале [Полозова, 1978]. Схема послужила основанием для количественной оценки участия различных биоморф в составе конкретной флоры¹, а также в сложении контрастных по экологическим и ценотическим условиям сообществ.

Для составления биолого-морфологических спектров района бухты Марии Прончищевой и мыса Челюскин использованы

¹ Согласно А. И. Толмачеву [1974], конкретной или элементарной флорой называется вполне однородная, дифференцированная только экологически (но не географически) флора весьма ограниченной части земной поверхности, соответствующей элементарному геоботаническому району.

(L.) D. Don., а из трав — *Carex ensifolia* (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz. ssp. *arctisibirica* Jurtz. (арктический подвид). Наиболее распространенный зональный тип сообществ — мелкобугорковые дриадово-осоково-моховые тундры, с покрытием цветковыми не более 20—30%. Практически полная сомкнутость растительного покрова обеспечивается за счет разрастания и абсолютного доминирования мхов как по покрытию, так и по массе, основные виды — *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr., *Thomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr., *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe [Матвеева и др., 1973].

Для района бухты Марии Прончищевой характерны: несомкнутость растительного покрова (общее просективное покрытие около 50%), слабая выраженность ярусов (высота надземной части сообществ около 10 см), практически повсеместное развитие полигонально-сетчатой структуры растительности; покрытие цветковыми не превышает 15—20%. На водоразделах господствуют ивняково-моховые полигонально-пятнистые тундры, где из цветковых доминируют *Salix polaris*, а содоминантами могут выступать *Luzula confusa* Lindb., *Alopecurus alpinus* Smith, *Poa alpigena* (Blytt) Lindm.; в моховом покрове доминируют те же виды, что и в северной полосе субарктических тундр, но их доминирование приурочено к ложбинкам между полигонами. На выходах коренных пород развиты дриадовые и разнотравно-дриадовые куртинные тундры, где цветковые покрывают около 35% поверхности, а общее покрытие, с учетом накипных лишайников, составляет около 65—70% [Матвеева, 1979a].

Особенность района м. Чслюскин — предельное уменьшение сомкнутости растительности (0—50%), полная редукция ярусности, сокращение вертикальных размеров растений до 2—5 см, куртинно-подушечный и полигонально-сетчатый тип горизонтальной структуры; преобладание лишайниковых и мохово-лишайниковых группировок, почти без цветковых или с единичными цветковыми; из мхов доминируют *Ditrichum flexicaule* (Schleich.) Hampe, *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid., *Aulacomnium turgidum*, *Orthothecium chryseum* (Schwaegr.) B. S. G.; из лишайников — *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach., *C. delisei* (Bory) Th. Fr., *C. islandica* (L.) Ach. var. *polaris* Rassad., *Thamnolia subuliformis* (Ehrh.) W. Culb. [Матвеева, 1979b].

Рассмотрим изменения в представительстве отдельных крупных групп жизненных форм в конкретных флорах (табл. 2, рис. 2), а также в зональных (плакорных) и интразональных сообществах. Из деревьев зафиксирована лишь спорадически встречающаяся в Крестах низкорослая лиственница. Среди кустарников преобладают гемипростратные, преимущественно аэроксильные формы (исключение составляют прямостоячие кустарники *Alnus fruticosa* и *Ribes acidum* Turcz. ex Pojark.), при этом в Крестах (южные тундры) некоторые кустарники достигают значительной высоты: *Alnus fruticosa* — до 1—2 м, *Salix lanata* —

**Процентное содержание жизненных форм в конкретных флорах
различных подзон на Таймыре**

Жизненные формы	Южные тундры (Кресты)	Типичные тунд- ры (Тарая)	Арктические тундры (бухта Марии Прончищевой)	Полярные пустыни (мыс Челюскин)
Деревья	0,4 (1)	—	—	—
Кустарники	4,4 (10)	1,7 (4)	—	—
Кустарнички	7,0 (16)	5,6 (13)	4,4 (4)	6,3 (3)
в том числе:				
простратные аэро- ксильные	2,7 (6)	2,1 (5)	2,2 (2)	2,1 (1)
простратные гео- ксильные	0,4 (1)	0,4 (1)	1,1 (1)	2,1 (1)
гемипростратные аэроксильные	2,2 (5)	1,3 (3)	1,1 (1)	2,1 (1)
прямостоячие гео- ксильные	1,7 (4)	1,7 (4)	—	—
Травянистые поликар- пики	85,9 (196)	89,4 (208)	93,4 (87)	89,4 (43)
в том числе:				
стержнискорневые	22,8 (52)	28,4 (66)	33,2 (31)	37,4 (18)
из них:				
с ортотропными побегами	14,5 (33)	16,4 (38)	21,4 (20)	16,6 (8)
подушковидные	4,4 (10)	6,0 (14)	5,4 (5)	16,6 (8)
стелющиеся	3,9 (9)	6,0 (14)	6,4 (6)	4,2 (2)
корнеотпрысковые	1,3 (3)	1,7 (4)	1,1 (1)	—
длиннокорневищно- стержнискорневые	1,3 (3)	1,7 (4)	3,2 (3)	2,1 (1)
длиннокорневищные	24,1 (55)	25,8 (60)	22,6 (21)	10,4 (5)
надземно-ползучие	6,1 (14)	3,9 (9)	3,2 (3)	—
столонообразующие	0,9 (2)	1,3 (3)	2,2 (2)	4,2 (2)
коротkokорневищные	20,2 (46)	18,5 (43)	20,4 (19)	29,2 (14)
из них:				
рыхлодерновинные	7,0 (16)	6,5 (15)	3,2 (3)	14,6 (7)
кистекорневые	12,3 (28)	11,2 (26)	16,1 (15)	14,6 (7)
коротkokорневищ- но-клубневые	0,9 (2)	0,9 (2)	1,1 (1)	—
плотподерновинные	8,3 (19)	7,3 (17)	6,4 (6)	6,2 (3)
луковичные	0,9 (2)	0,9 (2)	1,1 (1)	—
Травянистые монокарпики	2,1 (5)	3,0 (7)	2,2 (2)	4,2 (2)
в том числе:				
многолетние	1,7 (4)	2,1 (5)	2,2 (2)	4,2 (2)
однолетние	0,4 (1)	0,9 (2)	—	—

Примечание. В скобках — число видов.

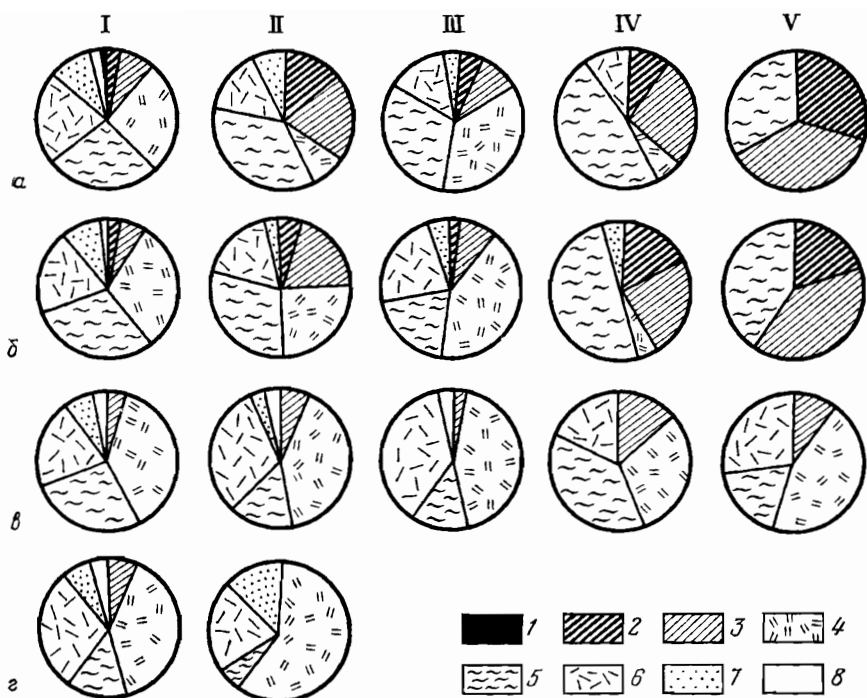


Рис. 2. Соотношение укрупненных групп жизненных форм во флоре, зональных и интразональных сообществах, комплексах доминирующих и высокоактивных видов различных растительных подзон на Таймыре

I — конкретные флоры; II — плакорные сообщества; III — тундрово-луговые сообщества южных склонов; IV — доминирующие виды; V — высокоактивные виды; типичные а — южные тундры; б — тундры; в — арктические тундры; г — полярные пустыни; 1 — деревья; 2 — кустарники; 3 — кустарнички; 4—7 — поликарпические травы: 4 — стержнекорневые, корнеотпрысковые и длиннокорневищно-стержнекорневые, 5 — длиннокорневищные, надземно-ползучие и подземно-столонные, 6 — короткокорневищные и луковичные, 7 — плотнoderвинные; 8 — монокарпические травы

до 1,5—2 м (в долинах). В Крестах кустарники составляют всего 4,4%, а в Тарес (типичные тундры) — 1,7% от общего видового списка; однако в зональном типе тундровых сообществ (табл. 3) доля кустарников возрастает в Крестах до 12%, в Тарее — до 5%, а в группе высокоактивных видов¹ — соответственно до 31 и 20% (табл. 4), что подчеркивает широту экологической амплитуды кустарников и очень заметную ценотическую роль их, особенно в подзоне южных тундр. В бухте Марии Прончищевой (арктические тундры) и на мысе Челюскин кустарники отсутствуют. Основные тенденции преобразования их габитуса к севе-

¹ Высокоактивными названы эвритопные или гемиевритопные виды с высокой встречаемостью в данном ландшафте и высоким обилием — не ниже ср. по Друде [Юрцев, 1976].

Таблица 3

**Процентное содержание жизненных форм в видовом составе
плакорных сообществ различных подзон**

Жизненные формы	Ерниково-осоково-моховая тундра (Кресты)	Дриадово-осоково-моховая бугорковая тундра (Тарей)	Ивняково-моховая полигональная пятнистая тундра (бухта М. Прончищевой)	Сводный список плакорных растительных группировок полярных пустынь (мыс Челюскин)
Кустарники	11,8	5,3	—	—
Кустарнички	20,5	18,4	5,6	—
в том числе:				
простратные аэроксильные	2,9	5,3	2,8	—
простратные геоксильные	—	2,6	2,8	—
гемипростратные аэроксильные	8,8	2,6	—	—
прямостоячие геоксильные	8,8	7,9	—	—
Травянистые поликарпики				
в том числе:				
стержнекорневые	5,9	23,7	39,9	60,0
из них:				
с ортотропными побегами	5,9	10,5	25,7	20,0
подушковидные	—	5,3	5,7	40,0
стелющиеся	—	7,9	8,5	—
корнеотпрысковые	2,9	2,6	—	—
длиннокорневищно-стержнекорневые	—	—	2,8	—
длиннокорневищные	35,3	26,3	8,5	6,7
подземно-ползучие	—	—	—	—
столонообразующие	—	2,6	5,7	—
короткорневищные	14,7	18,4	31,4	20,0
из них:				
рыхлодерновинные	5,9	2,6	14,3	—
кистеконовые	5,9	13,2	17,1	20,0
корневищно-клубневые	2,9	2,6	—	—
плотнoderновинные	8,8	2,6	2,8	13,3
луковичные	—	—	—	—
Травянистые монокарпики	—	—	2,8	—
в том числе:				
многолетние	—	—	2,8	—
однолетние	—	—	—	—

ру — уменьшение высоты, сокращение приростов в длину и по диаметру, усиление полегания. Из кустарников в зональном ряду раньше всех выклиниваются прямостоячие формы: так, *Alnus fruticosa* к северу от Крестов еще встречается на некотором протяжении в виде шпалерной формы с обмерзающими и засыхаю-

**Процентное содержание жизненных форм в группах доминантных
и высокоактивных видов в различных подзонах**

Жизненные формы	Доминантные виды			Высокоактивные виды		
	южные тундры (Кресты)	типичные тундры (Тарее)	арктические тундры (бухта М. Прончищевой)	южные тундры (Кресты)	типичные тундры (Тарее)	арктические тундры (бухта М. Прончищевой)
Кустарники	10,0	16,7	—	30,8	20,0	—
Кустарнички	26,7	25,0	12,5	38,5	40,0	9,1
в том числе:						
простратные аэроксильные	6,6	8,3	6,2	7,7	10,0	—
простратные геоксильные	3,3	4,2	6,2	—	10,0	9,1
гемипростратные аэроксильные	13,3	4,2	—	23,1	10,0	—
прямостоячие геоксильные	3,3	8,3	—	7,7	10,0	—
Травянистые поликарпики	63,3	58,2	87,4	30,8	40,0	91,0
в том числе:						
стержнекорневые	3,3	4,2	31,2	—	—	45,5
из них:						
с ортотропными побегами	3,3	—	6,2	—	—	27,3
подушковидные	—	—	12,5	—	—	9,1
стелющиеся	—	4,2	12,5	—	—	9,1
корнеотпрысковые	—	—	—	—	—	—
длиннокорневищно-стержнекорневые	3,3	—	—	—	—	—
длиннокорневищные	46,7	50,0	37,5	30,8	40,0	18,2
надземно-ползучие	—	—	—	—	—	—
столonoобразующие	—	—	—	—	—	—
короткокорневищные	—	—	18,7	—	—	27,3
из них:						
рыхлодерновинные	—	—	12,5	—	—	18,2
кистеконовые	—	—	6,2	—	—	9,1
короткокорневищно-клубневые	—	—	—	—	—	—
плотнoderновинные	10,0	4,2	—	—	—	—
луковичные	—	—	—	—	—	—
Травянистые монокарпики	—	—	—	—	—	—
в том числе:						
многолетние	—	—	—	—	—	—
однолетние	—	—	—	—	—	—

щими зимой верхушками ветвей, а затем исчезает вовсе. Некоторые кустарники (*Salix reptans*) становятся кустарничками.

Представительство кустарничков во всех четырех спектрах флоры существенно не различается и довольно низко (7% — в Крестах, 5,6% — в Тарее, 4,3% — в бухте Марии Прончищевой,

6,3% — на мысе Челюскин), однако в плакорных растительных сообществах их доля составляет соответственно 20, 18, 5 и 0%, а в группе высокоактивных видов — 38% (Кресты), 40% (Тарей), 9% (бухта Марии Прончищевой)¹.

В плакорных южных тундрах доминируют (см. табл. 4) гемипростратные аэроксильные и геоксильные и прямостоячие геоксильные формы [*Vaccinium uliginosum* L. ssp. *microphyllum* Lange, *V. vitis-idaea* L. ssp. *minus* (Lodd.) Hult., *Cassiope tetragona*, *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Empetrum nigrum* L.]; в подзоне типичных тундр (Тарей) доминантами становятся шпалерные аэроксильные и геоксильные формы (*Dryas punctata*, *Salix polaris*), тогда как прямостоячие и гемипростратные кустарнички уходят с плакоров в нивальные и болотные сообщества долин. В арктических тундрах также доминируют немногочисленные шпалерные виды, эрикоидные же прямостоячие и гемипростратные кустарнички выклиниваются полностью. Прямостоячие геоксильные кустарнички отсутствуют и в спектрах конкретных флор подзоны арктических тундр и зоны полярных пустынь.

Стержнекорневые поликарпические травы представляют внушительную группу во всех четырех флорах; лишь в южных тундрах они уступают первое место длиннокорневищным травам, а в типичных тундрах делят господство с длиннокорневищными, в арктических же тундрах и полярных пустынях выдвигаются на первое место среди поликарпических трав. Доля стержнекорневых трав в биоморфологическом спектре флоры неуклонно возрастает с юга на север: Кресты — 22,8%, Тарей — 28,4%, бухта Марии Прончищевой — 33,2%, мыс Челюскин — 37,4%. Еще ярче выражена эта тенденция в спектрах плакорных сообществ: 5,8; 23,7; 39,9 и 60%. Таким образом, в двух южных подзонах представительство стержнекорневых трав в зональных типах тундр ниже, в двух северных — выше, чем во флоре в целом. В тундровых луговинах южных склонов их участие составляет 32,5 (Кресты), 35,5% (Тарей), 40,0% (бухта Марии Прончищевой) (табл. 5). Значительное участие их в двух более южных флорах объясняется преимущественным распространением в интразональных сообществах, в то время как в подзоне арктических тундр стержнекорневые травы равно представлены во всех сообществах. Действительно, в группе высокоактивных видов в Крестах и Тарее стержнекорневые отсутствуют, в бухте же Марии Прончищевой составляют 45,5%. Среди доминантов растительных сообществ в Крестах 3,3%, в Тарее 4,2%, в бухте Марии Прончищевой — 31,2%. Таким образом, тенденция к увеличению доли стержнекорневых трав в биоморфологических спектрах более северных подзон согласуется с расширением их экологической амплитуды и усилением их ценотической роли к северу.

¹ На мысе Челюскин, по данным Н. В. Матвеевой и Ю. И. Чернова, высокоактивных видов среди цветковых растений не имеется.

Процентное содержание жизненных форм в видовом составе интразональных сообществ на южных склонах в различных подзонах

Жизненные формы	Овсянниково-разнотравный луг (Кресты)	Келерисово-разнотравно-древяная тундра (Тарей)	Разнотравно-лисохвостово-мятликовая луговина (бухта Марии Прончищевой)
Кустарники	5,0	2,1	—
Кустарнички	10,0	8,4	3,3
в том числе:			
простратные аэроксилые	7,5	4,2	3,3
простратные геоксилые	—	2,1	—
гемипростратные аэроксилые	2,5	2,1	—
прямостоячие геоксилые	—	—	—
Травянистые поликарпики			
стержнекорневые	32,5	35,5	40,0
из них:			
с прямостоячими побегами	27,5	27,1	30,0
подушковидные	—	4,2	10,0
стелющиеся	5,0	4,2	—
корнеотпрысковые	2,5	4,2	—
длиннокорневищно-стержнекорневые	2,5	2,1	3,3
длиннокорневищные	30,0	20,8	10,0
надземно-ползучие	—	—	—
столонообразующие	—	2,1	3,3
короткокорневищные	15,0	18,8	36,6
из них:			
рыхлодерновинные	10,0	6,3	20,0
кистекорневые	2,5	10,4	13,3
короткокорневищно-клубневые	2,5	2,1	3,3
плотнoderновинные	2,5	4,2	—
луковичные	—	2,1	—
Травянистые монокарпики	—	—	3,3
в том числе:			
многолетние	—	—	3,3
однолетние	—	—	—

Во всех четырех пунктах стержнекорневые поликарпические травы представлены одними и теми же основными типами. Подчеркну существенное увеличение доли подушковидных трав в зоне полярных пустынь, где они составляют немногим менее половины всех стержнекорневых трав, тогда как в Крестах и Тарее — только 1/5 часть их.

Сходную тенденцию к повышению роли в общих спектрах, хотя и в гораздо меньшей степени, проявляют короткокорневищные поликарпические травы: их представительство во фло-

ре Крестов, Тарей и бухты Марии Прончищевой примерно одинаково (18—20%), но возрастает до 29% во флоре мыса Челюскин. Однако их участие в плакорных сообществах с юга на север увеличивается более резко, достигая максимума в арктических тундрах: 14,7%, 18,4, 31,4 и 20,0% соответственно. Среди доминантов и высокоактивных видов в двух южных подзонах короткокорневищных трав нет совершенно, а в подзоне арктических тундр они включают 18,7% доминантных и 27,3% высокоактивных видов. В зоне полярных пустынь в этой группе заметно увеличивается доля рыхлодерновинных форм, что отчасти объясняется переходом некоторых длиннокорневищных злаков (*Poa arctica* R. Br., *P. alpigena* (Brytt) Lindm. ssp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky и др.) к рыхлодерновинной форме роста.

Изменение с юга на север относительной роли длиннокорневищных трав носит противоположный характер: их участие снижается с 24,1% во флоре Крестов, 25,8% — во флоре Тарей, 22,6 — во флоре бухты Марии Прончищевой до 10,4% — во флоре мыса Челюскин. В плакорных сообществах разных подзон уменьшение их доли в спектре с юга на север выражено более резко: 35,3%, 26,3% и 8,5 и 6,7%. Их относительная роль снижается также в широтном ряду интразональных тундрово-луговых сообществ южных склонов (см. рис. 5). Представительство их в группе доминантных видов, однако, намного выше, чем во флоре в целом: 46,7% — в Крестах, 50% — в Тарее, 37,5% — в бухте Марии Прончищевой. Более того, среди доминантов во всех трех тундровых подзонах длиннокорневищные травы преобладают над другими жизненными формами цветковых растений. Впрочем, среди них немало доминантов сообществ с узким экологическим ареалом, поэтому представительство длиннокорневищных трав в группе высокоактивных видов ниже, чем в группе доминантов.

Относительная роль плотнодерновинных трав во всех подзонах более или менее одинакова и невелика, несколько повышаясь в плакорных южных тундрах и полярных пустынях. Среди них имеется несколько важных доминантов: *Eriophorum vaginatum* L. — в южных и типичных тундрах, *Festuca brachyphylla* Schult. — в интразональных луговых сообществах, *Deschampsia sukatschewii* (Popl.) Roshev. — на речных аллювиях. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. и *Deschampsia glauca* C. Hartm. хотя и не являются в полном смысле доминантами, однако широко распространены в плакорных полярных пустынях, иногда в заметном обилии.

Луковичные травы представлены в южных подзонах всего двумя видами: *Allium schoenoprasum* L. и *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., в арктических тундрах — только *Lloydia serotina*.

Поликарпические травы с розеточными и полурозеточными побегами преобладают над безрозеточными во всех подзонах, но роль их с юга на север постепенно увеличивается с 63% в

южных тундрах до 88% в арктических пустынях; среди немногочисленных безрозеточных трав понижается доля видов с ортотропными побегами (с 14 до 2% соответственно).

Монокарпические травы во всех четырех подзонах имеют очень небольшое значение, из них однолетние встречаются только в южных и типичных тундрах: *Koenigia islandica* L. и *Gentiana tenella* Rottb. Многолетние монокарпические травы также крайне немногочисленны: *Descurainia sophioides* (Fisch.) Schulz., *Androsace septentrionalis* L., *Pedicularis penellii* Hult., *P. labradorica* Wirsing (в Крестах), *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern., *Descurainia sophioides*, *Androsace septentrionalis*, *Cochlearia arctica* Schlecht., *C. groenlandica* L. (в Tapee); два вида *Cochlearia* являются единственными представителями монокарпических трав в подзоне арктических тундр и зоне полярных пустынь. Наиболее типичные местообитания травянистых монокарпиков — эродированные участки с нарушенным растительным покровом.

Общие тенденции изменения габитуса травянистых растений в широтном направлении (с юга на север) следующие.

1. Уменьшение общих размеров растений, что, вероятно, связано с угнетением роста при низких температурах. Это особенно заметно у видов, свойственных всем подзонам, таких, как *Saxifraga cernua* L., *S. nivalis* L., *Stellaria edwardsii* R. Br., *Oxyria digyna* (L.) Hill. В многовидовых группах — выпадение видов, особи которых имеют крупные размеры (крупные злаки, осоковые, лютиковые). В ряде случаев — уменьшение числа листьев годовичного побега, например у *Myosotis asiatica* (Vesterg.) Schischk. et Serg., *Saxifraga hirculus* L.

2. Усиление ветвления, коррелятивно связанное с угнетением роста, а возможно, и с увеличением освещенности из-за редукции верхних ярусов растительности; в связи с небольшими общими размерами растений ветвление стимулируется также редукцией сплошного мохового покрова; как следствие — образование подушковидных и дернистых форм [*Saxifraga cernua*, *S. hirculus*, *Potentilla hyparctica* Malte, *Myosotis asiatica*, *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.].

3. Смена плагиотропного роста ортотропным у некоторых видов растений, за счет чего увеличивается компактность особи; это — второй путь образования подушковидных и дернистых форм [*Draba subcapitata* Simm., *D. oblongata* R. Br., *Minuartia macrocarpa* (Pursh.) Ostenf., *Saxifraga oppositifolia* L., *S. serpyllifolia* Pursh., *Stellaria edwardsii* R. Br.].

Дополнительный материал для оценки широтных изменений жизненных форм дает сравнение спектров в целом (в %). Для сравнения состава жизненных форм мы воспользовались мерой сходства Жаккара, а для сравнения соотношений по числу видов — модифицированной мерой сходства Жаккара с

учетом весовых характеристик элементов множеств [по Семкину, 1973]:

$$K_{1(b)}(1,11) = \frac{\sum_{i=1}^r \min [m_1(x_i), m_{11}(x_i)]}{\sum_{i=1}^r \max [m_1(x_i), m_{11}(x_i)]}.$$

В табл. 6. приведены соответствующие матрицы сходства, по которым построены дендрограммы максимального сходства биоморфологических спектров (рис. 3). Остановимся кратко на результатах этого сравнения.

1. Выявлен высокий уровень сходства всех четырех флор по набору жизненных форм при очень больших различиях в количестве видов во флорах (флора мыса Челюскин в 2 раза беднее флоры бухты Марии Прончищевой и в 4,5 раза беднее каждой из двух южных флор). К северу выклиниваются главным образом группы с малым удельным весом в более южных подзонах, происходит одностороннее обеднение набора жизненных форм, новых жизненных форм не появляется.

2. Различия между процентными биоморфологическими спектрами флор более резкие (см. рис. 3,б), чем при сравнении флор по набору жизненных форм (см. рис. 3,а), причем спектр полярнопустынной флоры заметно обособлен от спектров трех тундровых флор; сходство особенно велико между двумя южными подзонами. Различия объясняются как понижением с юга на север участия одних групп жизненных форм (наиболее резко выраженным у длиннокорневищных трав), так и возрастанием роли других — стержнекорневых, кистекорневых и дернистых короткорневищных трав, причем увеличивается не только относительное обилие, но в ряде случаев и абсолютное (по числу видов в группе). Так, во всех подгруппах стержнекорневых трав в Тарее больше видов, чем в Крестах (напомним, что по таксономическому составу флоры равновелики); подушковидных и рыхлодерновинных видов трав на мысе Челюскин больше, чем в бухте Марии Прончищевой, при объеме флоры, вдвое меньшем (см. табл. 2).

3. Биоморфологические спектры плакорных типов тундр сильно обеднены по сравнению со спектрами конкретных флор; отбор жизненных форм в условиях плакоров более жесткий, чем во флоре всего ландшафта, так как последний представляет большее разнообразие экотопов.

4. Плакорные типы растительности гораздо сильнее различаются между собой как по составу, так и по соотношению жизненных форм (см. рис. 3, в, г), чем конкретные флоры в целом (см. рис. 3, а, б), причем в них нет одностороннего обеднения состава с юга на север. Максимум разнообразия жизненных форм — в подзоне типичных тундр (14 групп), к северу и к

**Матрицы сходства биоморфологических спектров конкретных флор
и плакорных сообществ различных подзон тундры
и зоны полярных пустынь на Таймыре**

Состав жизненных форм				Состав жизненных форм с учетом их процентных весов			
К	Т	П	Ч	К	Т	П	Ч
Ю ←————→ С				Ю ←————→ С			
Конкретные флоры							
К	95	80	60	—	84,6	63,3	52,2
Т	—	84,2	63,2	—	—	76,8	55
П		—	75			—	55,4
Ч			—				—
Плакорные сообщества							
К	76,6	37,5	33,3	—	54,8	25,9	16,8
Т	—	56,2	35,7	—	—	41,8	23,7
П		—	45,5			—	35,5
Ч			—				—

Примечание. К — Кресты; Т — Тарся; П — бухта Марии Прончищевой; Ч — мыс Челюскин.

югу число групп сокращается до 11 (при почти одинаковом числе видов во всех трех сравниваемых сообществах), причем выпадают не одни и те же группы. В подзоне южных тундр исчезают подушковидные и стелющиеся стержнекорневые и столонообразующие травы, в подзоне арктических тундр — кустарники, гемипростратные и прямостоячие кустарнички, корнеотпрысковые стержнекорневые, короткокорневищно-клубневые травы. В арктических тундрах на плакорах появляются длиннокорневищно-стержнекорневые травы и многолетние монокарпики. В полярных пустынях набор жизненных форм резко и односторонне обедняется по сравнению с бухтой Марии Прончищевой (с 11 до 5 групп), при этом удерживаются в основном те группы, которые выдвинулись на первый план уже в арктических тундрах (см. табл. 3; см. рис. 1).

В целом физиономию плакорных тундр двух южных подзон определяют длиннокорневищные травы, кустарнички и кустарники, арктических тундр — простратные кустарнички, стержнекорневые и короткокорневищные травы, полярных пустынь — стержнекорневые и короткокорневищные травы. Та же закономерность четко прослеживается и при сравнении биоморфологических спектров высокоактивных видов и доминантов растительного покрова (см. табл. 5).

Определяющую роль длиннокорневищных трав в гипоарктических тундрах (подзоны южных и типичных тундр) можно объяснить наличием сплошного, как правило, достаточно мощного мохового покрова и хорошо развитого торфянистого почвенного горизонта, представляющих благоприятный субстрат для роста и ветвления корневищ, а также для укоренения лежащих побегов кустарников и кустарничков. Нарастание мхов не оказывает угнетающего воздействия на их рост, вегетативное возобновление и размножение.

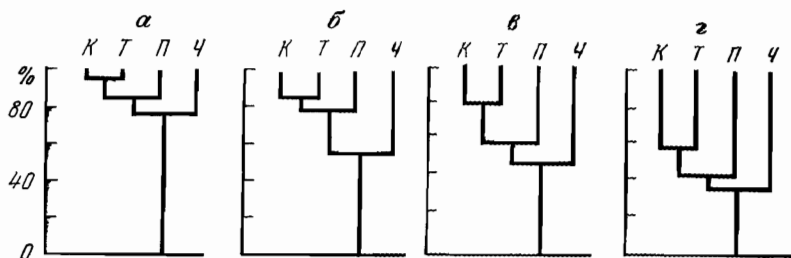


Рис. 3. Дендрограммы максимального сходства конкретных флор и плакорных сообществ различных подзон на Таймыре

а, в — по составу жизненных форм; б, г — по процентному соотношению; а, б — конкретные флоры; в, г — плакорные сообщества

Вместе со снижением эдификаторной роли мхов в арктической тундре и особенно в полярной пустыне на первый план выдвигаются представители других групп жизненных форм — стержнекорневых, короткорневищных и плотнодерновинных трав, тесно связанных с минеральным субстратом.

Следствие этого — глубокая перестройка структуры плакорных и многих неплакорных сообществ. Для доминантных и высокоактивных видов в гипоарктических тундрах характерны значительные горизонтальные размеры особей с диффузным размещением надземных побегов, высокая вегетативная подвижность, тенденция к образованию клонов и их взаимопроникновению, замедленная смена поколений. В подзоне арктических тундр и полярных пустынь структуру растительного покрова определяют виды с малой горизонтальной протяженностью особей, плотным расположением многочисленных надземных побегов, как правило, вегетативно неподвижные, долговечные, с повышенной ролью семенного возобновления. Этим обусловлена малая динамичность покрова и его мелкокуртинное сложение.

Увеличение участия стержнекорневых и дерновинных и уменьшение участия длиннокорневищных трав в тундрах по сравнению с таежной зоной впервые было отмечено И. Г. Серебряковым [1954, 1965]. Наши данные позволяют уточнить это положение, привязав спектры жизненных форм к конкрет-

ым ботанико-географическим подзонам. Постепенные изменения этих спектров в широтном направлении можно объяснить набором определенных структурно-морфологических типов сосудистых растений по мере увеличения экстремальности условий.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 188 с.
- Атеева Н. В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр).— В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979а, с. 78—109.
- Атеева Н. В. Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин).— В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979б, с. 5—27.
- Матеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В. Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара.— В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и ее продуктивность. Л.: Наука, 1973, т. 2, с. 7—49.
- Толозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара.— В кн.: Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 114—143.
- Полозова Т. Г. Широтные изменения соотношений сосудистых растений на Таймыре.— В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 154—159.
- 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, т. 1, с. 161—183.
- Сафронова И. Н. Сосудистые растения мыса Челюскин.— В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 50—53.
- Семкин Б. И. Дескриптивные множества и их применение.— В кн.: Исследования систем. 1. Анализ сложных систем. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973, с. 83—94.
- Серебряков И. Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных.— Учен. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, 1954, 37, вып. 2, с. 21—89.
- 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. М.; Л.: Наука, 1965, т. 2, с. 17—22.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Чернов Ю. И., Матеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре.— В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 166—200.
- Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники.— Тр. МОИП, 1976, т. 42, с. 9—43.
- Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934.

LIFE FORMS OF VASCULAR PLANTS IN DIFFERENT SUBZONES OF THE TAIMYR TUNDRA

T. G. Polozova

S u m m a r y

Life form spectra of vascular plants have been recognized in four localities within Taimyr peninsula belonging to the southern, typical and arctic tundra subzones and to the arctic desert zone. From the south northward the share of shrubs, dwarf shrubs and long-rhizomatous herbs decrease with the increase of the share of taprooted, short-rhizomatous and tufted herbs, which is true of both the total floras of the localities and zonal plant communities. The main trends in growth form changes are as follows: the size diminution, the decrease of yearly growth, the more intensive branching, the increased share of rosette plants among the herbs which results in cushion-like or tufted habit of high arctic plants. Changes in life-form spectra are connected with certain differences in plant cover structure: the increased discontinuity, the decreased number of layers, and the lowered importance of mosses.