

УДК 581.9(571.511)

© Е. Б. Поспелова, И. Н. Поспелов

ПАРЦИАЛЬНЫЕ ФЛОРЫ ДВУХ СМЕЖНЫХ ЛАНДШАФТОВ ПОДЗОНЫ ТИПИЧНЫХ ТУНДР ЦЕНТРАЛЬНОГО ТАЙМЫРА: ЭКОЛОГО-ТОПОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

E. B. POSPELOVA, I. N. POSPELOV. THE PARTIAL FLORAS OF THE TWO ADJACENT LANDSCAPES
OF TYPICAL TUNDRA SUBZONE IN THE CENTRAL TAIMYR: ECO-TOPOLOGICAL DIFFERENTIATION

Рассчитаны коэффициенты сходства Сёренсена—Чекановского и меры включения с учетом парциальной активности каждого вида для 27 парциальных флор, характеризующих экотопы ранга урочищ, выделенных на основе крупномасштабной ландшафтной карты участка Таймырского биосферного заповедника. Парциальные флоры относятся к двум конкретным флорам смежных ландшафтов, различающихся по структуре и возрасту. На основе оптимальных дендритов разработана иерархия группирования парциальных флор по степени сходства самих парциальных флор и их экотопов. Высокие уровни сходства парциальных флор соответствуют единству генезиса и степени проявления основных морфогенетических процессов — криогенных, некриогенных и их совокупности.

Выявление экотопической инфраструктуры конкретных флор — один из разделов ботанической географии, находящийся на стыке флористики, геоботаники и ландшафтоведения и являющийся наиболее перспективным направлением изучения биологического разнообразия территорий. Любая конкретная флора представляет собой совокупность видов, обитающих в определенном районе, в пределах которого эти виды комбинируются лишь в зависимости от внешних условий (Толмачев, 1932 : 8), т. е. сложную систему, являющуюся подсистемой по отношению ко всему комплексу природных факторов, формирующих ландшафт определенной территории. Составляющие ее виды распределяются по территории в соответствии с другими компонентами ландшафта; в условиях Арктики перераспределение основных факторов — тепла и влаги — обусловлено рельефом и микрорельефом, а также геологической структурой. В зависимости от их значений отдельные виды имеют в разных экотопах разную активность — от доминирования до полного отсутствия.

Б. А. Юрцев (1982) дал исчерпывающее определение флоры как иерархически дифференцированной системы популяций всех видов растений, населяющих данную территорию, и ввел понятие парциальной флоры как естественной флоры любых экологически своеобразных подразделений ландшафта. Иерархия парциальных флор, предложенная Юрцевым (1982), представляет собой несколько последовательно включенных ступеней делений конкретной флоры, соответствующей флоре ландшафта в целом. Предлагается выделять парциальные флоры соответственно рангу природно-территориальных комплексов (ПТК): макроэкотопов (местности), мезоэкотопов (урочищ), микроэкотопов (фаций). Однако, несмотря на усилившийся интерес к экотопологической флористике, понятие территориальной единицы, соответствующей парциальной флоре, весьма расплывчато — «естественно обособленные участки ландшафта», «элементы ландшафта» (Заноха, 1986); «типы экотопов» (Хитун, 1991). В процитированных работах парциальные флоры описаны для ПТК очень разного объема (в соответствии с общепринятыми определениями морфологических частей ландшафта (Исаченко, 1965)): от фаций (отдельно бугры и мочажины болот) до зональных урочищ водораздельных тундр (Хитун, 1991); либо от фаций (выходы

песков на водоразделах) до фрагмента местности — поймы р. Пясины (Заноха, 1986). Парциальные флоры таких разномасштабных в плане инфраструктуры ландшафта ПТК, несмотря на их безусловное своеобразие, все же не совсем соответствуют четкой топологической иерархии Б. А. Юрцева.

Необходимость применения ландшафтной основы для сравнительно-флористического анализа подчеркивалась Ю. П. Кожевниковым (Кожевников, Рапота, 1983), однако его «ландшафтные экофоны» как основная экотопологическая единица также не соответствуют ландшафтному делению. Так, в один экофон он включает и пойменные болота, и сырые тундры на шлейфах («торфяной экофон»), долинские и горные участки с дерновыми почвами («гумусный экофон»), т. е. участки, относящиеся по меньшей мере к разным местностям.

Мы предприняли попытку провести анализ сходства парциальных флор ключевого участка «Малая Логата» (один из кордонов тундровой территории Государственного биосферного заповедника «Таймырский»), выявленных для структурных элементов ландшафтов ранга урочищ на основе ландшафтной карты М. 1 : 50 000.

При составлении карты ПТК разного уровня выделяли в соответствии с характером геологического строения (ландшафты), формами макрорельефа и сочетаниями характерных элементов мезорельефа (местности), формами мезорельефа (группы урочищ), характером субстрата, типом преобладающих морфогенетических процессов, в основном криогенных, и их рядами (урочища). Криогенные процессы и сформированный ими микро- и нанорельеф рассматривали не в качестве индикатора типа ПТК (Константинова, 1973), а как формирующие ПТК факторы.

Большинство закартированных урочищ имеет простую структуру, так как они составлены несколькими близкими фациями (микроэкотопами). Таковы все урочища плакоров, поверхности террас и поймы, пологих склонов. Однако кроме них имеется группа сложных парагенетических урочищ, составленных сопряженными контрастными фациями, растительность которых представляет собой фитоценохоры уровня мезокомбинаций — совокупностей экологических рядов. Это отражается в богатстве и структуре парциальных флор, о чем будет сказано ниже.

Инвентаризацию парциальных флор разного уровня проводили отдельно по ландшафтам. Для каждой парциальной флоры проведен таксономический, географический и эколого-ценотический анализ (Юрцев, 1968); кроме того, определялась парциальная активность видов по степени встречаемости и участия в сложении растительного покрова урочища. По сочетанию этих значений выделены 4 группы: особо-, высоко-, средне- и низкоактивные в пределах парциальной флоры виды.

Сравнение парциальных флор проведено по коэффициенту Сёренсена—Чекановского для дескриптивных множеств с учетом парциальной активности видов в каждой отдельной парциальной флоре (Юрцев, Семкин, 1980), в ряде случаев — с учетом значений и направлений мер включения Симпсона.

Ключевой участок расположен в юго-восточной части заповедника «Таймырский», в подзоне типичных тундр. Подробное физико-географическое описание и анализ флоры даны в предыдущей работе (Поспелова и др., 1997).

Исследованная территория занята в равных долях фрагментами 2 контрастных ландшафтов, сложенных генетически разными породами и различающихся как по характеру растительности и составу флоры, так и по набору экотопов (урочищ). Флоры ландшафтов принадлежат разным конкретным флорам, контактирующим между собой. Это как раз тот случай, когда наиболее интересно проследить внутри- и межландшафтные связи парциальных флор, сформированных в одинаковых климатических, но разных геологических условиях и в разное время, так как возраст ландшафтов различен.

Состав и структура парциальных флор, формировавшихся вместе с остальными компонентами ПТК, теснейшим образом связаны с экологическими условиями, в первую очередь с гидротермическим режимом (увлажнение, заснеженность, летние температуры и мощность сезонно-талого слоя). Последний в свою очередь во многом зависит от генезиса урочищ и от основных морфогенетических процессов, в основном

криогенных (морозное растрескивание, образование повторно-жильных льдов, термокарст, нивация). Имеют влияние процессы смешанного типа (термоэрозия, термоденудация), по сути некриогенные, но наличие мерзлоты придает им свою специфику; большую роль играют также некриогенные (русловая эрозия, снежная коррозия, осыпание, эоловые, зоогенные) процессы.

Ландшафт 1 (Л1) — среднеплейстоценовая равнина с плоской, слабо расчлененной поверхностью, сложенная слабо засоленными ленточными глинами, перекрытыми маломощным голоценовым рыхлым чехлом (Антропоген..., 1982), включает в себя 13 урочищ (табл. 1). Его поверхность сформировалась после морской трансгрессии как озерно-лагунная равнина, по окраинам местами перекрытая принесенным ледниковым материалом. После осушения водного бассейна повсеместно произошло формирование повторно-жильных льдов большой мощности. Первичными поверхностными процессами, по-видимому, были морозное растрескивание и образование пятен-медальонов; сформировался пятнистый нанорельеф. Однако выровненность поверхности способствовала постепенному зарастанию пятен и образованию пятнисто-бугорковых (пятна занимают до 15 % площади) кустарничково-травяно-моховых тундр (*Carex arctisibirica*,¹ *Eriophorum polystachion*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idaea*), т. е. современной зональной растительности (3)². Только на выпуклых вершинах и бровках пятнистый нанорельеф сохранился благодаря снежной коррозии, препятствующей зарастанию. На щебнистых флювиогляциальных выходах (1) растительность представлена кустарничково-моховыми, а на более низких суглинистых — разнотравно-мохово-дриадовыми пятнистыми тундрами (2); пятен до 50 %. На самых обдуваемых местах постоянная коррозия привела к обнажению морских глин, привлекающих северного оленя, стада которого проходят по территории во время сезонных миграций. Именно сочетание эрозии и зоогенного пресса образовало крайне специфические урочища «солонцов» (13) с разреженной травяной растительностью из эрозиофильных злаков и разнотравья (виды родов *Puccinellia*, *Elymus*, *Poa*, *Arabidopsis bursifolia* и др.).

Напротив, на плоских, обширных, хорошо заснеженных участках равнины и пологих склонах началось развитие блюдцевого и линейного термокарста, связанного с застыванием влаги на водоразделах и надмерзлотным стоком по ориентированным межпятненным ложбинам на склонах. На фоне исходных плоских водоразделов с пятнисто-бугорковыми тундрами развились отдельные термокарстовые просадки (около 25 % площади) с фрагментами осоково-пушицево-моховых болот (4), увеличение заснеженности вело к увеличению роли кустарников. На склонах в деллах (до 50 % площади) сформировались травяно-кустарничково-моховые сообщества с обилием гигрофильных осок и пушиц (5).

В осушенных озерных котловинах началось формирование вторичных эпигенетических повторно-жильных льдов. Конечным результатом было образование комплексов водораздельных плоскобугристых травяно-кустарничково-моховых болот (7) с поросшими ерником буграми, занимающими до 70 % площади. Понижения осоково-пушицево-моховые, иногда с ивами. На склонах котловин развитие повторно-жильных льдов сочетается с линейным термокарстом (сток с расположенных выше пологих склонов 5) и термоэрозией, здесь обычны овражно-деллевые комплексы (6) с осоково-кустарничково-моховыми грядами и травяно-моховыми заболоченными деллами, иногда с ручьями по днищу, занимающими до 70 % площади.

В формировании сложных урочищ ведущую роль играют некриогенные эрозионные процессы. Наиболее яркий пример их деятельности — овраги (11), сформированные термоэрозией; после образования промоин усиливаются размыв и осыпание стенок оврагов, оплывинная солифлюкция. В местах залеживания снега идет активная нивация, участки с обнажениями морских глин подвергаются сильному зоогенному прессу. В днищах оврагов иногда формируются примитивные долины. В результате

¹ Латинские названия приведены по сводке С. К. Черпанова (1981).

² Цифры в скобках — номера урочищ и парциальных флор, использованные в табл. 1, 2 и рисунках.

ТАБЛИЦА 1

Перечень обследованных урочищ и их экологическая характеристика

Обозначение урочищ и парцеляльных флор	Характеристика урочищ (пояснения в тексте)	Тип геохимического ландшафта	Интенсивность морфогенетических процессов		Увлажнение поверхности	Глубина снежного покрова, см	Относительная теплообеспеченность
			криогенных	некриогенных			
Ландшафт 1 — озерно-ледниковая равнина							
1	Щебнистые вершины высоких холмов	Элювиальный	Очень слабая	Слабая	ХМ	10—20	Прохладно
2	Пятнистые тундры выпуклых вершин и бровок	»	Слабая	»	ХМ	20—50	Тепло
3	Плоские водоразделы, пятнисто-бугорковые тундры	»	»	—	М	20—50	Умеренно
4	Плоские водоразделы с термокарстом	Элювиально-аккумулятивный Трансэлювиальный	Умеренная	—	МНг	20—50	»
5	Пологие склоны с линейным термокарстом	Трансэлювиальный	»	—	НгМ	20—50	»
6	Овражно-деллевые склоны котловин	Элювиально-аккумулятивный	Сильная	Умеренная	МНг	50—100	»
7	Плоскобугристые комплексы днищ водораздельных котловин	Аккумулятивно-элювиальный	»	—	Нг	20—50	Прохладно
8	Долины ручьев с четочным руслом	Элювиально-аккумулятивный Трансэлювиальный	»	Сильная	Нг	50—100	»
9	Ручьи с развитой долиной	Трансэлювиальный—супераккумулятивный	—	Умеренная	МНг	50—100	Тепло
10	Придолинные массивы байджарахов	Трансэлювиальный	Умеренная	»	М	50—100	»
11	Овраги	»	—	Сильная	ХНг	от 5—10 до 50—100	»
12	Берстовые яры (склоны к долине)	»	—	»	ХМг	То же	»
13	Выходы коренных глин на вершинах холмов	—	—	»	Х	Менее 10	»

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Обозначение урочищ и парцеляльных флор	Характеристика урочищ (пояснения в тексте)	Тип геоморфического ландшафта	Интенсивность морфогенетических процессов		Увлажнение по-верхности	Глубина снежного покрова, см	Относительная теплообеспеченность
			криогенных	некриогенных			
Ландшафт 2 — элювиальная равнина							
14	Отмели низкой поймы	Супераккумулятивный	—	Сильная	MHg	50—100	Умеренно
15	Средняя пойма, основная поверхность	Аккумулятивно-элювиальный	Умеренная	—	MHg	50—100	»
16	Дрендрованная бровка средней поймы	Трансэлювиальный *	—	Сильная	MX	10—20	Тепло
17	Дрендрованная бровка высокой поймы	Трансэлювиальный *	—	—	M	50—100	»
18	Политональные болота высокой поймы	Аккумулятивно-элювиальный	Сильная	—	Hg	50—100	Умеренно
19	Береговые яры высокой поймы	Трансэлювиальный	—	Сильная	M	50—100	Тепло
20	Песчаные останцы I террасы	Элювиальный	—	Слабая	MX	50—100	»
21	Сухие субнивальные склоны террас	Трансэлювиальный *	—	—	M	50—100	»
22	Массивы байджарахов на теплых склонах	Трансэлювиальный *	Слабая	Умеренная	XM	50—100	»
23	Массивы байджарахов на холодных склонах	Элювиально-аккумулятивный *	Умеренная	»	HgM	> 100	Холодно
24	Склоны террас с линейным термокарстом	Элювиально-аккумулятивный	Сильная	—	Hg	50—100	Умеренно
25	Плоскобугристые болота террасы	Аккумулятивно-элювиальный	»	—	Hg	20—50	Прохладно
26	Пойменные ручьи с развитой долиной	Трансэлювиальный	—	Сильная	MHg	50—100	Тепло
27	Ручьи террас с развитой долиной	Трансэлювиальный—супераккумулятивный	—	Умеренная	MXHg	50—100	Умеренно

Примечание. X — очень сухо; MX — сухо; XM — умеренно сухо; M — умеренно влажно; HgM — умеренно влажно; MHg — влажно; Hg — очень влажно, сыро; * — отсутствие морфогенетических процессов.

набор экологических ниш очень разнообразен: осыпные и задернованные борта разной экспозиции, глинистые выбитые солонцы, сырые прирусловые участки и др. По площади преобладают травяные группировки и травяно-мохово-кустарничковые тундры, только в днищах развиты фрагменты моховых ивняков и травяных болот.

В результате подмыва коренного берега рекой формируются специфические урочища яров (12), своеобразная граница между ландшафтами. Экотонность яров выражается уже в генезисе: морфологически принадлежат к Л1, они формируются деятельностью реки, как и ландшафт долины (Л2). Частичный размыв склона по западинам, приуроченным к глубоким узлам решетки повторно-жильных льдов, обуславливает его блочный характер и сложную структуру. Особенно это характерно для участков отступления русла, где размыв прекращается и поверхность блоков зарастает, а развитие межблочных ложбин продолжается: возникают нивальные ниши разной мощности, долинки ручьев, иногда с обширными закустаренными (*Salix lanata*, *S. reptans*) конусами выноса; на заросших участках могут начаться и криогенные процессы (микроручение, криотурбация); формируются бугорковые разнотравно-мохово-кустарничковые тундры. На обрывах с обнажениями глин развиты эрозионно-фильные травяные группировки, очень близкие по составу к 13.

Наконец, урочища долин ручьев формируются русловыми процессами, хотя на ранних стадиях они и сопровождаются криогенезом. При размыве поверхности первичным водотоком в узлах решетки повторно-жильных льдов развивается глубокий термокарст, и русло приобретает характер четок (8): мелкие озера соединены заросшими протоками, представляющими собой травяные болота. При увеличении стока развивается долина с фрагментами пойм разного уровня и даже небольших террасок, на которых со временем начинается развитие сингенетических повторно-жильных льдов и формирование полигонов (9). По склонам обычны травяно-ивково (кассиопейно)-моховые тундры, на шлейфах — ивняки из *Salix lanata* и луга, на террасках — фрагменты болот. На присклоновых участках, особенно близ впадения притоков, может протекать термоденудация с образованием массивов байджарахов (10) с кустарниковой (*Betula nana*) или кустарничково-травяной растительностью.

Ландшафт 2 (Л2) — Логато-Кубалахская депрессия, позднеплейстоценово-голоценовая аллювиальная равнина, сложенная песками и супесями, заторфованная, заболоченная, заозеренная, сформированная позже Л1 под воздействием русловой деятельности р. Логаты и ее притоков. Современная структура Л2 в равной мере обусловлена 2 процессами: некриогенный аллювиальный процесс обусловил современный рельеф долины; параллельно идет развитие сингенетических повторно-жильных льдов по всей площади, формирующее микрорельеф и современный облик ландшафта. На них в разной мере накладываются термокарст, термоэрозия, термоденудация, эоловые процессы и т. д. В результате набор урочищ в Л2 богаче и контрастнее, чем в Л1 (14 урочищ, табл. 1). Большинство их еще не сложилось окончательно, так как морфогенез активно протекает и в настоящее время, особенно в пойме.

В наибольшей степени влияние аллювиальной деятельности испытывает урочище низкой поймы (14): размыв, седиментация; криогенные процессы здесь не выражены, растительный покров почти не развит (разреженные группировки злаков). В формировании поверхности средней поймы в равной мере участвуют процессы обоих типов. Здесь активно идет рост повторно-жильных льдов в условиях периодических наводков, хотя полигональный микрорельеф выражен еще слабо (15). Преобладают моховые и мохово-травяные ивняки из *Salix lanata* и *S. reptans*, реже травяные болота. Лишь в краевой части средней поймы (16), приподнятой и дренированной, повторно-жильные льды законсервированы; основные современные процессы — седиментация, водная и ветровая эрозия. Обычны травяные ивняки, составленные теми же видами, луга, на развееваемых местах — группировки псаммофитов (*Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Poa sublanata*, *Polygonum riparium*, *Rumex graminifolius* и др.).

При изменении базиса эрозии и переходе поймы к высокому уровню бровка становится менее подверженной размыву и зарастает травяными ивняками (17). В

местах, где краевая часть поймы подмывается рекой, активизируется эрозия, при отступании русла склоны зарастают злаково-разнотравными лугами и ивняками (19). Размыв поверхности временными водотоками в сочетании с термоэрозией формирует ручьи с высокими ивняками по бортам корытообразной долины и болотистыми отмелями в днище (26). На основной поверхности продолжается процесс развития повторно-жильных льдов (стадия роста), идет термокарст (18). Валики и относительно сухие полигоны сильно закустарены (ивы, ерник, багульник), много мелких водоемов, часто сплошь заросших лютиками (*Ranunculus pallasii*, *R. gmelinii*) или арктофилой. В слабо обводненных полигонах обильны осоки и пушицы (*Carex rotundata*, *C. chordorrhiza*, *C. concolor*, *Eriophorum medium* и др.).

Останцы I террасы генетически представляют собой блоки бровки древней высокой поймы, остальная часть которой была размыва или разрушена эрозионными процессами. Развитый по поверхности трещинно-полигональный микрорельеф — все те же законсервированные повторно-жильные льды поймы, пятна голого грунта вторичные, денудационные. Современные морфогенетические процессы не выражены, кроме снежной корразии, так как это наиболее облужаемые участки. Разнотравно-злаково-кустарничковые тундры развиты на плоских вершинах останцов, состав доминантов разнообразен: *Dryas punctata*, *Salix nummularia*, *Trisetum spicatum* и др. (20).

Поверхность заболоченной, перекрытой торфами II террасы сформирована только криогенными процессами — ростом повторно-жильных льдов и термокарстом, обычные здесь плоскобугристые болота (25) являются последующей стадией развития полигональных болот высокой поймы (18). Здесь поверхность тоже сильно закустарена ерником и ивами с примесью багульника и голубики, но менее обводнена.

Склоны I и II террас представлены несколькими урочищами. Дренированные, песчаные склоны задернованы, заняты травяно-кассиопейно-моховыми тундрами (21). В настоящее время они практически не испытывают влияния криогенных процессов. Зимой их поверхность хорошо укрыта снегом (который быстро стаивает), летом хорошо прогревается. Урочище пологих склонов II террасы сформировано, напротив, исключительно криогенезом; здесь происходит наложение линейного термокарста на микрорельеф плоскобугристых болот, в результате чего болотные комплексы слегка дренируются; развивается тундрово-болотный грядово-деллевый комплекс с травяно-кустарничково-моховыми грядами и кустарничково-осоково-моховыми деллями (24).

На крутых склонах к руслам крупных ручьев интенсивна термоденудация, формируются комплексы байджарахов. При хорошей инсоляции нивация играет меньшую роль, снег в нишах быстро стаивает; байджарахи травяные и кустарничково-травяные, в межблочьях развиты травяные нивальные группировки (22). На холодных северных и восточных склонах, где снег залеживается очень долго, нивация активна, ниши почти не задернованы, по периферии заболочены, часто образуются оползни. Сомкнутые травяно-кассиопейно-моховые тундры развиты только на вершинах байджарахов, на низких шлейфах обычны травяные болотца и заболоченные луга (23).

Строение урочищ долин ручьев (27) аналогично описанному для Л1. Долины пересекают как террасы, так и пойму, но в первом случае они врезаны глубже и более сформированы. Фактически это дальнейшая стадия развития урочищ пойменных ручьев с неразвитой долиной (26). Растительность сходна с 9, но более ксерофильна.

Всего на территории Л1 зарегистрировано 182 вида и подвида сосудистых растений, на Л2 — 211. Сходство между конкретными флорами составляет 78 %.

Коэффициенты сходства между парциальными флорами мезоэкотопов-урочищ с учетом парциальной активности составляющих их видов в пределах конкретной флоры Л1 (КФ1) колеблются от 9.3 (13—7) до 90.3 % (3—5), причем 30 % коэффициентов имеют значения более 60 % (12.5 % — более 70 %). В пределах КФ2 этот размах составляет 13.0 (14—21)—83.5 % (18—25); коэффициенты со значениями более 60 % составляют 20.8 % от всего массива, более 70 % — 6.6 %. Из этого следует, что, хотя КФ1 более гетерогенна по составу парциальных флор, связи между

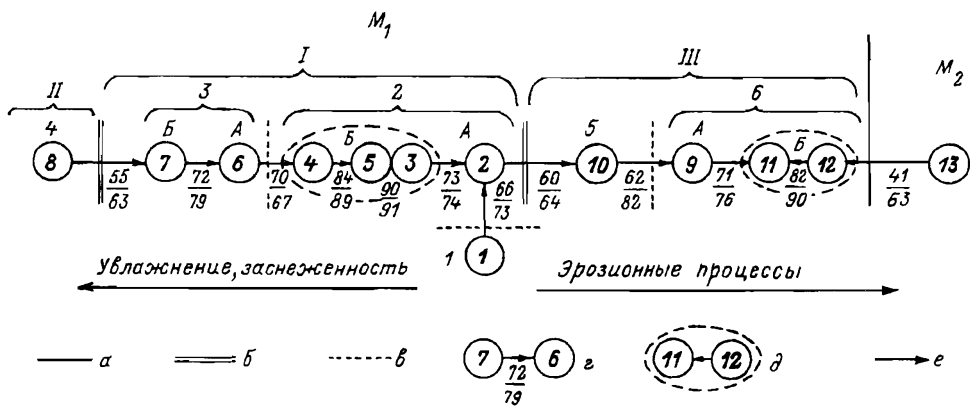


Рис. 1. Оптимальный дендрит сходства парциальных флор для КФ1.

a — e — границы между парциальными флорами по значениям уровня сходства (a — менее 50 %, b — 51—60 %, c — 61—70 %); z — сходство между парциальными флорами и направление меры включения. В числителе — коэффициент Сёрнсена—Чекановского, %; в знаменателе — значения меры включения; d — парциальные флоры, имеющие сходство более 80 %; e — усиление интенсивности процессов и явлений; M_1, M_2 — массивы; I—III — подмассивы; I—6 — группы; А, Б — подгруппы. Обозначения парциальных флор те же, что и в табл. 1.

последними в ней выражены сильнее, т. е. более четко выделяются сопряженные группы парциальных флор. КФ2 отличается большей однородностью, составляющие ее парциальные флоры менее «индивидуальны», хотя территориальные и экологические границы между урочищами более контрастны. Возможно, это связано с относительной молодостью территории и ее флоры по сравнению с Л1.

На основе матрицы сходства и мер включения парциальных флор были построены оптимальные дендриты (Василевич, 1969) отдельно для КФ1 и КФ2 (рис. 1, 2). Отдельные участки дендритов соответственно значениям уровней сходства отражают определенные группы парциальных флор, которые в дальнейшем можно делить дальше, поднимая границу этих значений. Мы повторяли разделение по 5 уровням сходства, начиная с уровня менее 50 % с интервалом 10 %, в результате чего был последовательно выделен ряд групп парциальных флор; в сомнительных случаях учитывали значения мер включения.

Исходя из результатов проведенного таксономического, географического и эколого-ценотического анализа каждой парциальной флоры и их сравнения были

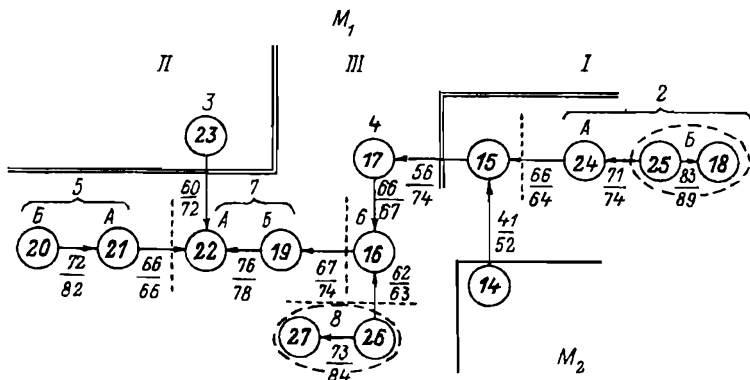


Рис. 2. Оптимальный дендрит сходства для КФ2.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

выявлены признаки, наиболее четко связанные с характером экотопа: видовое богатство, ведущие семейства и роды; соотношение географических элементов; доля широко распространенных — эвритопных и гемиевритопных — видов, соотношение активных и не активных в ландшафте видов, соотношение видов высокой и низкой парциальной активности (табл. 2). Наиболее сопряженные с признаками парциальных флор свойства экотопа — положение в рельефе (тип геохимического ландшафта), общий характер растительности и почв, тип и степень проявления современных морфогенетических процессов, заснеженность и летнее прогревание верхнего слоя почвы, влажность субстрата (табл. 1).

Из общего массива парциальных флор Л1 на уровне сходства менее 50 % отделяется только парциальная флора (ПФ) 13 (рис. 1, M₂), т. е. ПФ урочища с экстремальными проявлениями современных некриогенных (ветровая коррозия, зоогенный пресс) процессов и, видимо, наиболее молодого. Второй массив дендрита (рис. 1, M₁) представляет собой 2 ветви, отходящие от ПФ 2 (плакорного урочища) и в целом отражающие динамические и экологические серии. Первая (левая) соответствует распределению парциальных флор по градиенту увлажнения — снегонакопления и усиления криогенных процессов, вторая — по градиенту эродированности и усиления некриогенных процессов. Особняком стоит ПФ 8 (урочища, где действуют те и другие процессы, но первичны криогенные).

Соответственно этим ветвям, отграниченным друг от друга на уровне 51—60 %, во втором массиве дендрита можно выделить 3 подмассива. В подмассиве 1 объединены парциальные флоры урочищ, сформированных криогенными процессами, древними или идущими в настоящее время. На следующем уровне он делится на 3 группы.

1. ПФ 1. Криоксерофильная ПФ малоснежных щебнистых останцов. Характеризуется наибольшим участием криофитов, в эколого-ценотическом спектре отмечена высокая доля стенотопных видов (*Cerastium bialynickii*, *Saxifraga spinulosa* и др.), активных и неактивных видов поровну. Современные криогенные процессы почти не выражены (слабая криогенная сортировка материала), почвы тундровые дерновые щепнистые.

2. Группа парциальных флор плакорных урочищ, которая в свою очередь (на уровне 71—80 %) подразделяется на 2 подгруппы — А (2) и Б (3, 5, 4). ПФ 2 по ряду признаков и по значениям меры включения близка к ПФ 1, но генетически более связана с остальными парциальными флорами группы 2. Расположение парциальных флор в пределах группы соответствует градиенту увлажнения — снегонакопления, по мере их увеличения наблюдается изменение признаков парциальных флор. При переходе от элювиальных к элювиально-аккумулятивным позициям увеличивается роль сем. *Cyperaceae*; род *Draba*, занимавший 1-е место в ПФ 2, уступает место роду *Salix*, снижаются видовое богатство и доля криофитов. Увеличивается доля эвритопных и активных видов и видов высокой парциальной активности. Эти изменения соответствуют усилению интенсивности криогенных процессов (деградации под влиянием термокарста) — от отсутствия в 2 и единичных проявлений в 3 до умеренного в 5 и активного блюдцевого термокарста в 4. Подгруппы различаются по типу растительности (Матвеева, 1985) (кустарничковый в урочищах подгруппы А и моховой в урочищах подгруппы Б) и почв (тундровые дерновые и тундровые глеевые соответственно).

3. Группа парциальных флор элювиально-аккумулятивных и аккумулятивно-элювиальных заболоченных котловин и их склонов с умеренным блюдцевым или линейным термокарстом по решетке повторно-жильных льдов, включающая в себя подгруппы А(6) и Б(7), характеризуется низким видовым богатством, ведущей ролью сем. *Cyperaceae* и родов *Salix*, *Ranunculus*, *Eriophorum*, обилием гипоарктических и бореальных болотных видов (особенно циркумполярных). Активные виды преобладают, но эвритопных меньше, чем в мезофильных плакорных парциальных флорах, несколько возрастает доля стенотопных видов за счет гигрофитов (*Eriophorum russeolum*, *Carex chordorrhiza*, *Luzula wahlenbergii*). В ПФ 7 наиболее представлены виды высокой парциальной активности, в основном за счет специализации условий,

ТАБЛИЦА 2

Характеристика парциальных флор обследованных урочищ (в порядке размещения их на рис. 1, 2)

М ₁	I	I	1	Ступени разбивки дендрита (см. рис. 1, 2)	Номер парциальной флоры	Видовое богатство		Ведущие таксономические группы (по-порядку)	Доля географических групп в парциальной флоре, %			Доля видов различной амплитуды в парциальной флоре, %	Соотношение видов высокой и низкой активности	
						абсолютное	доля от конкретной флоры, %		арктической	гипарктической	бореальной		эври- и гемивариетных	стенотопных
			62	34	1. Poaceae 2, 3. Brassicaceae + Caryophyllaceae	79	16	5	62	11	5:5	3:7		
		2	78	43	1. Poaceae 2. Brassicaceae 3. Caryophyllaceae	75	20	5	70	3	6:4	4:6		
		3	68	37	То же	71	22	7	83	3	6:4	5:5		
		5	67	37	» »	67	19	14	82	2	6:4	5:5		
		4	53	29	1. Poaceae 2. Cyperaceae	68	23	8	94	—	8:2	6:4		
		6	55	30	1, 2. Cyperaceae + Poaceae 3. Ranunculaceae	58	29	13	78	2	7:3	4:6		
		7	57	31	1, 2. Cyperaceae + Poaceae 3. Salicaceae	57	27	16	67	9	7:3	6:4		
	II	4	49	27	1—3. Cyperaceae + Poaceae + Ranunculaceae	66	18	16	59	10	4:6	5:5		
	III	5	92	52	1. Poaceae 2. Asteraceae 3. Saxifragaceae	70	21	9	61	2	4:6	3:7		

Конкретная флора ландшафта I

М ₁	I	I	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
			62	34	1. Poaceae 2, 3. Brassicaceae + Caryophyllaceae	79	16	5	62	11	5:5	3:7
		2	78	43	1. Draba	75	20	5	70	3	6:4	4:6
		3	68	37	1, 2. Draba, Salix	71	22	7	83	3	6:4	5:5
		5	67	37	1, 2. Salix, Saxifraga	67	19	14	82	2	6:4	5:5
		4	53	29	То же	68	23	8	94	—	8:2	6:4
		6	55	30	1, 2. Salix, Ranunculus	58	29	13	78	2	7:3	4:6
		7	57	31	1, 2. Salix, Eriophorum	57	27	16	67	9	7:3	6:4
	II	4	49	27	1. Ranunculus	66	18	16	59	10	4:6	5:5
	III	5	92	52	1. Saxifraga	70	21	9	61	2	4:6	3:7

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Ступени разбивки дендрита (см. рис. 1, 2)	Номер парциальной флоры	Видовое богатство		Ведущие таксономические группы (по-порядку)		Доля географических групп в парциальной флоре, %			Доля видов различной амплитуды в парциальной флоре, %			Соотношение видов высокой и низкой активности																						
		абсолютное	доля от конкретной флоры, %	семейства	роды	арктической	типоарктической	бореальной	эври- и гемивреготных	стенотопных	ландшафтной	парциальной																						
6	А	9	121	66	1. Poaceae 2. Asteraceae 3. Ranunculaceae	1, 2. Pedicularis, Ranunculus	70	19	10	53	7	4:6	4:6																					
														146	80	1. Poaceae 2. Asteraceae 3. Caryophyllaceae	То же	66	23	11	43	20	3:7	3:7										
																									134	74	То же	66	21	12	42	21	3:7	3:7
М ₁	1	15	67	32	1. Poaceae 2. Cyperaceae 3. Scrophulariaceae	1—3. Carex, Salix, Pedicularis	72	15	13	69	8	7:3	3:7																					
														61	29	1. Poaceae 2. Cyperaceae 3. Saxifragaceae	66	22	12	67	1	7:3	5:5											
																								62	29	1. Cyperaceae 2. Poaceae 3. Ranunculaceae	1—3. Eriophorum, Salix, Carex	58	26	16	58	10	7:3	6:4
18	65	31	То же	1, 2. Ranunculus, Eriophorum	59	25	16	52	15	7:3	6:4																							

Конкретная флора ландшафта 2

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Ступени разбивки дендрита (см. рис. 1, 2)	Номер парциальной флоры	Видовое богатство		Ведущие таксономические группы (по-порядку)	Доля географических групп в парциальной флоре, %			Доля видов различной амплитуды в парциальной флоре, %		Соотношение видов высокой и низкой активности			
		абсолютное	доля от конкретной флоры, %		арктической	гипоарктической	бореальной	зари- и гемизариотных	стенотопных		ландшафтной	парциальной	
II	3	73	34	семейства	роды	1. <i>Saxifraga</i>	84	8	8	62	8	5:5	5:5
		23	1. <i>Poaceae</i> 2. <i>Brassicaceae</i> + <i>Saxifragaceae</i>										
III	4	86	41	семейства	роды	1, 2. <i>Pedicularis, Salix</i>	65	24	11	50	1	7:3	6:4
		17	1. <i>Poaceae</i> 2. <i>Asteraceae</i> 3. <i>Caryophyllaceae</i>										
5	A	102	48	семейства	роды	1. <i>Saxifraga</i>	76	14	10	50	17	5:5	7:3
		21	1. <i>Poaceae</i> 2. <i>Asteraceae</i> 3. <i>Caryophyllaceae</i> + <i>Saxifragaceae</i>										
6	B	101	48	семейства	роды	1. <i>Poa</i>	73	17	10	45	18	5:5	5:5
		20	1. <i>Poaceae</i> 2. <i>Asteraceae</i> 3. <i>Caryophyllaceae</i>										
7	A	107	51	семейства	роды	1, 2. <i>Pedicularis, Salix</i>	66	23	11	51	14	5:5	4:6
		16	То же										
8	B	106	50	семейства	роды	1, 2. <i>Poa, Pedicularis</i>	74	18	7	54	8	5:5	7:3
		19	» »										
8	B	92	44	семейства	роды	1. <i>Ranunculus</i>	68	22	10	48	12	7:3	6:4
		26	1. <i>Poaceae</i> 2. <i>Asteraceae</i> 3. <i>Ranunculaceae</i>										
M ₂		123	62	семейства	роды	1. <i>Pedicularis</i>	69	22	10	51	6	6:4	4:6
		27	1. <i>Poaceae</i> 2. <i>Asteraceae</i> 3. <i>Ranunculaceae</i> + <i>Caryophyllaceae</i>										
M ₂		58	27	семейства	роды	1. <i>Poa</i>	61	26	12	43	22	4:6	2:8
		14	1. <i>Poaceae</i> 2. <i>Asteraceae</i> 3. <i>Cyperaceae</i>										

при которой случайные виды выпадают. Растительность мохово-травяная и моховая, почвы тундровые болотные.

Подмассив II (группа 4) соответствует одной гигрофильной ПФ 8 — урочища, сформированного совместным действием криогенных (глубокий термокарст по решетке повторно-жильных льдов) и некриогенных (руслонная эрозия) процессов, близкой к парциальным флорам группы 3, с минимальным видовым богатством, ведущей ролью семейств *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae* и рода *Ranunculus*. В географическом спектре обильны арктобореальные циркумполярные гигрофильные болотные виды. Растительность относится к травяному типу, почвы тундровые болотные. Увлажнение максимальное, заснеженность высокая.

Подмассив III объединяет парциальные флоры сложных урочищ, испытывающих сильное воздействие некриогенных процессов. Эти флоры характеризуются высоким видовым богатством, господством семейств *Poaceae* и *Asteraceae*, родов *Saxifraga*, *Poa*, *Pedicularis*, *Ranunculus* в разных сочетаниях, преобладанием неактивных видов над активными. На уровне 61—70 % подмассив III делится на 2 группы.

5. Мезофильно-гигромезофильная ПФ 10 (урочища, образованного под действием термоденудации) отличается наименьшим среди флор данного подмассива видовым богатством, наибольшей долей эвритопных видов и наименьшей — стенотопных. Она имеет переходный характер к парциальным флорам, отнесенным к подмассиву I, что выражается в одинаковом участии как тундровых (*Lagotis minor*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. hirculus* и др.), так и лугово-кустарниковых (*Poa alpigena*, виды рода *Taraxacum*) и нивальных (*Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*) видов.

6. Группа богатых парциальных флор сложных урочищ, сформированных эрозийными и русловыми процессами; далее подразделяется на 2 подгруппы. Подгруппа Б (парциальные флоры 11 и 12) отличается наибольшим среди флор подмассива видовым богатством, доля криофитов и эвритопных видов немного меньше, чем в ПФ 10, много (около 20 %) стенотопных эрозиофильных видов (виды родов *Puccinellia*, *Elymus*, *Arabidopsis bursifolia*, *Poa glauca*); резко преобладают виды низкой ценотической (как ландшафтной, так и парциальной) активности. Подгруппе А соответствует ПФ 9, отличающаяся отсутствием рода *Saxifraga* в составе господствующих, несколько иным географическим спектром, большей долей видов высокой парциальной активности (*Salix lanata*, *S. polaris*, *Ranunculus borealis* и др.) и меньшей — стенотопных, что соответствует сформированности экотопа и менее интенсивной эрозии.

Массив M_2 включает в себя только одну крайне специализированную ПФ 13, близкую к парциальным флорам 11, 12 (подгруппа 6Б), что подчеркивается высоким значением меры включения. Для ПФ 13 характерны преобладание сем. *Poaceae* и рода *Poa*, наибольшая доля эрозиофильных стенотопных видов, а также видов низкой ландшафтной и парциальной активности. Только здесь встречены горные петрофильные виды *Erysimum pallasii* и *Silene paucifolia*.

Большинство парциальных флор КФ2 (рис. 2) связано на уровне более 50 % (массив M_1), кроме ПФ 14, несформированного урочища низкой поймы (массив M_2), с экстремальным проявлением некриогенной (руслонной) эрозии. Как и у ПФ 13, специфика ПФ 14 заключается в максимальной участии стенотопных видов, преобладании асоциальных видов низкой активности, ведущей роли сем. *Poaceae* и рода *Poa*. Массив M_1 делится на 3 подмассива, также соответствующих парциальным флорам урочищ с господством криогенных, некриогенных процессов и их совокупности.

Подмассив I объединяет парциальные флоры урочищ, в которых идут криогенные процессы (развитие повторно-жильных льдов), расположенных по градиенту увлажнения. Для этих парциальных флор характерны относительно низкое видовое богатство, преобладание в разных соотношениях семейств *Cyperaceae* и *Poaceae*, высокое разнообразие представителей родов *Carex*, *Salix*, *Eriophorum*, значительное участие гипоарктических и бореальных видов. Подмассив I делится на 2 группы в соответствии со стадиями и интенсивностью процессов, типами растительности и почв.

1. ПФ 15, аккумулятивно-элювиального урочища, где рост повторно-жильных льдов находится на начальных стадиях, растительность кустарниковая, почвы аллювиальные болотные. Специфика ПФ 15, сближающая ее с ПФ 23 (подмассив II), — наибольшее в пределах подмассива видовое богатство и наличие рода *Pedicularis* в группе ведущих родов, сочетание лугово-кустарниковых и болотных видов (*Petasites frigidus*, *Calamagrostis groenlandica*, *Salix glauca*, *Polemonium acutiflorum*). В то же время ПФ 15 свойственна ведущая роль криофитов, эвритопных видов и видов низкой парциальной активности.

2. Группа парциальных флор элювиально-аккумулятивных болотных урочищ, соответствующих стадии консервации повторно-жильных льдов и разрушения их термокарстом, делится на 2 подгруппы. Подгруппа А соответствует одной ПФ 24 (кустарниково-моховые комплексы на тундровых глеевых и тундровых болотных почвах), в которой господствуют семейства *Poaceae* и *Cyperaceae*, роды *Saxifraga* и *Salix*, несколько выше (по сравнению с ПФ 15) доля тундровых эвритопных видов при полном отсутствии стенотопных. Подгруппа Б объединяет ПФ 25 и ПФ 18 (комплексы кустарниково-моховой и травяно-моховой растительности на тундровых болотных почвах), им свойственны усиление роли болотных видов родов *Ranunculus*, *Carex* и особенно *Eriophorum*; выход на передовые позиции семейств *Cyperaceae* и *Ranunculaceae*; малая доля криофитов и большая — стенотопных видов, особенно в ПФ 18, где отмечены нигде более не встреченные *Carex rotundata*, *C. rariflora*, *Ranunculus pallasii*. В целом для флор группы 2 можно отметить значительную роль гипоарктических (особенно циркумполярных) видов, а также видов высокой парциальной активности.

Подмассив II (группа 3) включает в себя одну ПФ 23, урочища, в котором идут и криогенные (нивация), и некриогенные (оползни, осыпи) процессы. Специфика его состоит в сочетании сильной заснеженности (с медленным таянием) и холодного микроклимата. Кустарниково-моховые сообщества более близки к зональным группировкам Л1, чем к долинным, почвы тундровые дерновые. ПФ 23 обособлена таксономически (преобладают семейства *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae*; род *Saxifraga*) и географически (наиболее высокая доля криофитов — 82 %).

В подмассив III, наиболее обширный, отнесено 8 парциальных флор урочищ некриогенного генезиса. Все урочища занимают элювиальные и трансэлювиальные позиции или относятся к сложным урочищам водотоков с господством последних. Растительность здесь травяная, кустарниковая, кустарничковая, но мхи нигде эдификаторами не являются. Видовое богатство высокое. В таксономическом спектре на первых позициях стоят семейства *Poaceae* и *Asteraceae*. В географическом отношении преобладают криофиты (циркумполярные и сибирские). На уровне сходства 61—70 % подмассив III можно разделить на 4 группы.

4. ПФ 17 (урочища с кустарниковой растительностью на аллювиальных дерновых почвах; современные морфогенетические процессы законсервированы). Отсутствие нанорельефа и экологическая однородность обуславливают низкую видовую насыщенность ПФ 17, господство активных видов (луговых и болотных) и практически отсутствие стенотопных. По ряду признаков ПФ 17 занимает как бы промежуточное положение между двумя «ветвями» дендрита — «болотной» и «лугово-кустарниковой».

5. Парциальные флоры урочищ со слабым проявлением современных процессов (20, 21). Растительность травяно-кустарничковая, почвы тундровые дерновые. Обе парциальные флоры мезоксерофильно-термофильные, близкие по составу, сходство между ними, однако, составляет менее 80 %, что дает основание для их разделения. В ПФ 20 (подгруппа 5Б) господствует род *Poa*, в ПФ 21 (подгруппа 5А) — *Saxifraga*, что связано, видимо, с субнивальным характером урочища. Специфика группы — обилие факультативно-псаммофильных стенотопных видов, многие из которых вообще отмечены только здесь (*Calamagrostis lapponica*, *Carex melanocarpa*, *Tofieldia coccinea*, *Thymus extremus*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina* и др.).

6. ПФ 16 (урочища, подверженного сильной ветровой и водной эрозии) имеет, как и предыдущие, криомезоксерофитный характер вследствие «континентальности» микроклимата — сочетания слабой заснеженности и летнего тепла. Растительность травяная или кустарниковая, почвы аллювиальные дерновые. Таксономически и географически ПФ 16 близка к ПФ 17, но отличается от последней меньшей долей активных видов и обилием стенофитных (*Polygonum riparium*, *Arabis septentrionalis*, *Poa sublanata*, *Rumex graminifolius* и др.).

7. Группа включает в себя ПФ 22 и ПФ 19 (трансэлювиальных урочищ с сильным проявлением некриогенных процессов). Растительность кустарниковая и травяная, почвы тундровые дерновые. Парциальные флоры имеют ксеромезофитный термофильный характер благодаря оптимальным условиям заснеженности и летних температур. Группа 7 разделяется на подгруппы (по ведущим родам): ПФ 22 — *Saxifraga* (подгруппа 7А), ПФ 19 — *Pedicularis* и *Poa* (подгруппа 7Б); в подгруппе 7Б ниже доля криофитов, намного больше активных видов, но больше и стенофитных (*Castilleja rubra*, виды рода *Cochlearia*, *Gastrolychnis angustiflora* subsp. *tenella*).

8. Группа объединяет ПФ 27 и ПФ 26 (сложных урочищ, сформированных русловыми процессами). Господство луговых видов, ведущая роль родов *Ranunculus*, *Pedicularis* и *Salix* подчеркивают интразональный характер этих флор. Они различаются между собой только видовым богатством; ПФ 26 почти полностью включается в ПФ 27, что дает повод к их объединению.

Таким образом, прослеживается зависимость объединения парциальных флор на разных уровнях сходства от общности условий заселенных ими урочищ. Наиболее тесно связаны парциальные флоры урочищ, имеющих максимальное сходство экотопов по гидротермическим факторам, что обуславливает близкий характер растительности и единый почвообразовательный процесс. Таких парциальных флор со сходством более 80 % немного — это 3, 5, 4 и 11, 12 в Л1; 25, 18 и 27, 26 в Л2. Группы, в которые они объединяются на следующем уровне, соответствуют ведущему морфогенетическому процессу и стадии (степени) его проявления. Дальнейшее объединение в подмассивы соответствует совокупности урочищ, сформированных процессами единого генезиса: криогенными, некриогенными или теми и другими вместе. На уровне сходства более 50 % в одну совокупность объединяются практически все парциальные флоры, кроме таковых урочищ, находящихся в условиях экстремального воздействия экзогенных факторов (ПФ 13, ПФ 14).

Анализ коэффициентов сходства между парциальными флорами обоих ландшафтов показал, что они очень высоки для урочищ-аналогов, сформировавшихся под действием одних и тех же процессов в разных ландшафтах (9 и 27, 7 и 25, 10 и 23). Наиболее специфичны для своего ландшафта парциальные флоры 1 и 13 (КФ1); 14, 16, 20, 21 (КФ2), т. е. парциальные флоры экотопов, генезис и связанные с ним экологические условия которых тесно сопряжены со спецификой своего ландшафта. На основе единой матрицы сходства и мер включения построен дендрит для всего массива парциальных флор (рис. 3). Обращает на себя внимание то, что его основу составляют парциальные флоры более сформированного и зрелого Л1, а таковые Л2 либо добавляются в выделенные группы в качестве аналогов (овражно-деллевая, болотная, эрозионно-русовая), либо прилегают к отдельным ПФ-аналогам Л1, образуя далее самостоятельные ветви (22, 21).

При построении схемы мы хотели подчеркнуть сходство парциальных флор урочищ-аналогов. В результате выявилось несколько ветвей, составленных генетически сходными экотопами обоих ландшафтов («криогенными», «некриогенными» и «смешанными»), имеющих единый тип растительности и почвообразовательного процесса. «Криогенная» ветвь (А) представляет собой цепочку парциальных флор урочищ, расположенных в порядке изменения механического состава верхнего горизонта почвы (песок—щебень—глина—сулинок—торф) и увеличения увлажнения; мы разделили ее на два уровня. Верхний (а) составлен парциальными флорами урочищ, криогенных по происхождению, но с отсутствием современных проявлений криогенеза и постоянной снежной корразией. Сюда входят парциальные флоры обоих

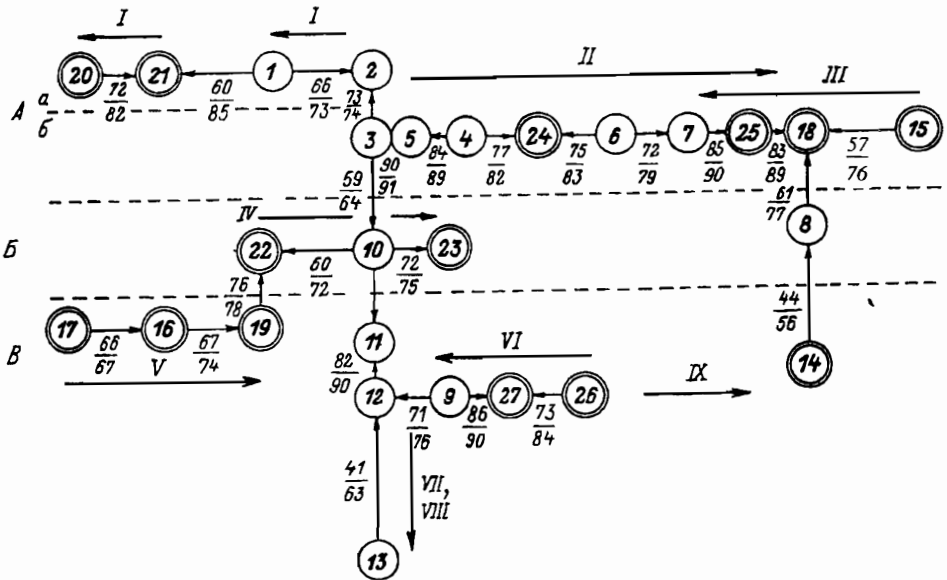


Рис. 3. Оптимальный дендрит сходства для всего массива парциальных флор.

Парциальные флоры: А — урочищ криогенного генезиса (а — криогенные процессы заторможены, урочища подвержены снежной коррозией; б — криогенные процессы активны); Б — урочищ, где активны оба типа процессов; В — урочищ некриогенного генезиса. Простой кружок — парциальные флоры КФ1, двойной — парциальные флоры КФ2. Морфогенетические процессы: I — снежная коррозия, II — термокарст, III — развитие повторно-жильных льдов, IV — нивация, V — береговая эрозия, VI — русловая эрозия, VII — термоэрозия, VIII — зоогенный пресс, IX — седиментация. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ландшафтов, наиболее специализированные и, по-видимому, наименее изменившиеся со времени начала их формирования, как и их экотопы. Для экотопов этого уровня характерно преобладание кустарничков и почвы дернового ряда. Нижний уровень (б) соответствует урочищам с активным современным криогенезом (в основном термокарстом и развитием повторно-жильных льдов), моховыми тундрами и глеевыми почвами. Это цепочка парциальных флор, описанных выше, тесно увязанная по ряду общих для обоих ландшафтов признаков; при увеличении увлажнения связи между урочищами-аналогами становятся более тесными. В парциальных флорах уровня «а» сочетаются тундровые и луговые мезофильные виды, в них наибольшую ценотическую активность имеют *Dryas punctata*, виды *Minuartia*, *Luzula confusa*, *Cassiope tetragona*; только здесь отмечены *Saxifraga spinulosa*, *Artemisia furcata*. В парциальных флорах уровня «б» господствуют тундровые и болотные мезогигрофиты и гигрофиты (*Carex concolor*, *C. arctisibirica*, виды рода *Eriophorum*, *Betula nana*, *Salix pulchra*).

К промежуточной ветви (Б) относятся парциальные флоры термоденудационных урочищ-аналогов обоих ландшафтов с микрорельефом байджарахов (ПФ 10, 22, 23), обуславливающих близкий набор луговых, нивальных и эрозиофильных видов (*Saxifraga nivalis*, *S. tenuis*, *S. hyperborea*, *Draba glacialis*, виды *Ranunculus*, *Cochlearia* и др.), а также «смешанного» по генезису экотопа 8. Наиболее богаты парциальные флоры самых теплых и сухих в этой группе экотопов с наименее активной нивацией (ПФ 22).

«Некриогенная» ветвь (В) включает в себя 3 близкие группы: парциальные флоры урочищ с сильной и быстротекущей современной эрозией (на глинах и на песках) и умеренной русловой эрозией; особняком стоит ПФ 14, находящаяся под особенно сильным воздействием водной эрозии. Растительность травяная или кустарниковая,

почвы дерновые (аллювиальные и тундровые). Все эти парциальные флоры имеют много общих черт в таксономическом составе (преобладающие семейства и роды), в соотношении видов разной активности. Характерно наличие большой группы стено-топных эрозиофильных и луговых видов, общих для обеих конкретных флор: виды *Puccinellia*, *Elymus*, *Draba hirta*, *D. cinerea*, *Delphinium middendorffii*, *Potentilla aenosa*, *Oxytropis taimyrensis* и др. Это наиболее богатые (кроме ПФ 14) флоры.

Ландшафтная специфика парциальных флор (наименьшие связи между близкими парциальными флорами Л1 и Л2) в наибольшей степени проявляется при отсутствии активных морфогенетических процессов (ветвь А, а). Как криогенез, так и эрозия, трансформируя среду в определенном направлении, ведут к сглаживанию различий между ландшафтами и увеличению флористического сходства между их структурными элементами (ветвь А, б).

Из проведенного сравнения очевидно, что криогенные процессы обуславливают обеднение парциальных флор, в которых остаются лишь наиболее активные тундровые и болотные виды, а некриогенные — их обогащение за счет увеличения набора микрзоотопов, создающих условия для расселения луговых, нивальных, эрозиофильных, горно-петрофильных видов (но при экстремальном проявлении наблюдается вторичное обеднение — 13, 14). В обоих случаях возрастает роль гипоарктических и бореальных видов, которые наиболее активно участвуют в сложении парциальных флор урочищ умеренно заснеженных, с кустарниковой растительностью, близкой к ландшафтам гипоарктического пояса, — пойменных кустарников (ПФ 17, ПФ 16), кустарниковых тундр умеренно заснеженных склонов (ПФ 5, ПФ 24), закустаренных болот (ПФ 7, ПФ 25). Наибольшая роль арктического элемента свойственна мало-заснеженным или, напротив, холодным нивальным экотопам.

То же можно сказать и об изменении таксономических пропорций. Господство семейств *Poaceae* и *Caryophyllaceae*, родов *Poa*, *Saxifraga* в парциальных флорах высоких плакоров и террас (для Л1 здесь обильны также *Brassicaceae* и род *Draba*, а для Л2 — *Asteraceae*) исчезает при активизации термокарста и увеличении увлажнения; увеличивается сначала роль *Salicaceae*, затем *Cyperaceae* (до господства) и *Ranunculaceae* параллельно с возрастанием роли родов *Salix*, *Eriophorum*, *Ranunculus* (в Л2 также *Carex*). Для парциальных флор термоденудационных урочищ (рис. 3, Б) обоих ландшафтов характерно стойкое преобладание представителей рода *Saxifraga* и семейств *Saxifragaceae* и *Caryophyllaceae* (в наиболее холодной ПФ 23 — еще и *Brassicaceae*). Наконец, парциальным флорам «некриогенных» урочищ обоих ландшафтов свойственны ведущая роль семейств *Poaceae* и *Asteraceae*, значительное участие *Scrophulariaceae* и рода *Pedicularis*, а также родов *Salix* (пойма), *Poa* (эродированные участки) и *Ranunculus*.

Из-за ограниченного объема мы не можем изложить подробные результаты анализа таксономической, географической и эколого-ценотической структуры парциальных флор, надеясь на возможность отдельных публикаций.

Выводы

1. Проведенный анализ показал выраженную специфику таксономического, географического и эколого-ценотического состава парциальных флор, хотя коэффициенты сходства между ними колеблются в широких пределах. Набор экологически и территориально обособленных урочищ отражает морфоструктуру и историю ландшафтов, а сравнение их флор дает наиболее полное представление об экотопологической структуре конкретной флоры и может служить основой для гипотез о происхождении и возрасте отдельных эколого-ценотических групп. Так, возможно, что термофильные стенотопные виды реликтовых песчаных останцов 1 террасы закрепились во флоре в теплый период раннего голоцена, соответственно времени формирования долины (гипоарктические *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina*, *Lychnis sibirica* и др.). Некоторые эрозиофилы отсюда мигрировали на более молодые песчаные поверхности (*Poa sublanata*, *Rumex graminifolius*, *Polygonum riparium*).

Отдельные виды, стенотопные для молодых (позднеголоценовых) поверхностей (береговые яры, овраги, выходы коренных глин), можно считать современными мигрантами (*Comastoma tenella*, *Parnassia palustris*, *Arabidopsis bursifolia*, *Erysimum pallasii*, *Silene paucifolia*), возможно, зоохорными, так как они приурочены к зверовым солонцам. Это виды более южные или горные, проникающие на север или на равнину только по специфическим экотопам. Не случайно, что их популяции существуют в местах с более глубоким протаиванием или с активными процессами деградации мерзлоты.

Следует отметить, что КФ раннеголоценового Л2 содержит вообще большее число гипоарктических и бореальных видов (40 % видов, специфичных для Л2). Это не только вышеупомянутые термоксерофильные виды, но и болотные, отсутствующие в урочищах-аналогах Л1 (*Sparganium hyperboreum*, *Carex rotundata*, *C. rariflora*, *C. aquatilis*). По нашим наблюдениям, они и севернее приурочены к молодым долинным комплексам. Изолированная популяция *Oxytropis deflexa* (Л1) связана с экотонным урочищем яров (ПФ 12), где она скорее всего также закрепилась в начале формирования долины р. Логаты. Стенотопные виды более северного, арктического, склада, напротив, сохраняются в условиях наиболее холодного урочища 1, сохранившегося со времени таяния последнего покровного ледника (*Draba pauciflora*, *Androsace triflora*); вообще для КФ1 отмечается большая активность криофитов.

2. Состав и структура парциальных флор тесно связаны с характером морфогенетических процессов, формирующих экотопы и ведущих к развитию специфических растительных сообществ и почв урочищ: 1) развивающихся в условиях постоянного криогенеза — деградации первичных позднеплейстоценовых поверхностей под воздействием термокарста и роста повторно-жильных льдов; 2) сформированных вторичными эрозионными, иногда быстротекущими процессами; 3) генетически обусловленных процессами комплексного типа.

В первом случае смена флористического состава сообществ в ходе развития процесса идет постепенно, поэтому все парциальные флоры «увязаны» в одну цепочку, соответствующую динамическому ряду эндогенных сукцессий, с взаимосвязанной динамикой растительности и мерзлоты. Это зональные урочища моховых или кустарничковых тундр, и их парциальные флоры также можно назвать зональными. По составу и структуре они ближе всего к флорам арктического типа (господствующие семейства — *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*; в гигрофильных условиях — *Cyperaceae* и *Ranunculaceae*; господствующие роды — *Draba*, *Saxifraga*, в меньшей степени *Salix*, в болотных парциальных флорах — *Carex*, *Eriophorum*, *Ranunculus*). Видовое богатство — 50—80 видов (30—40 % от КФ), преобладают активные эвритопные виды. Особняком стоит группа парциальных флор реликтовых экотопов, где криогенные процессы законсервированы, они более богаты и отличаются высокой долей стенотопных видов.

Во втором случае естественное динамическое равновесие нарушается, идет быстрая деградация мерзлоты, развиваются промоины, овраги, обнажаются коренные породы. Возникают сложные интразональные урочища с преобладанием луговой и кустарниковой растительности. Их парциальные флоры отличаются по таксономической структуре (господство семейств *Poaceae*, *Asteraceae* и родов *Pedicularis*, *Salix*, *Poa*), а также по преобладанию неактивных и обилию стенотопных видов; видовое богатство — более 100 видов (50—80 % от КФ).

Двойственность морфогенеза урочищ третьей группы, сочетание моховой и травяной растительности, дерновых и глеевых почв обуславливают промежуточный характер парциальных флор, которые в зависимости от характера субстрата, инсоляции и интенсивности нивации могут быть ближе к зональным (23) или интразональным (22, 10) по таксономической структуре, роли активных видов и видовому богатству — от 70 до 100 видов (30—50 % от КФ).

3. В ходе естественных динамических процессов изменение зональных парциальных флор идет в сторону снижения видового богатства, усиления роли гипоарктических и бореальных видов, сем. *Cyperaceae* и рода *Salix*, эвритопных видов. При

активизации вторичной некриогенной эрозии видовое богатство резко возрастает в силу увеличения набора микрозотопов, увеличивается доля неактивных видов; при этом географический спектр не меняется, т. е. нарушение сложившейся природной системы ведет к естественному обогащению флоры за счет видов РК-стратегии и современных мигрантов.

4. Анализ состава парциальных флор урочищ разного генезиса показывает, что индикаторами активно идущих криогенных процессов служат широко распространенные тундровые и болотные виды, приобретающие в этих условиях наибольшую активность (*Carex arctisibirica*, *C. concolor*, *Eriophorum polystachion*, *E. vaginatum*, *Salix pulchra* и др.), эволюционно приспособленные к постоянному воздействию криогенеза, свойственного тундрам. Индикаторы некриогенных процессов — луговые и эрзозофильные, наиболее активные в этих условиях виды родов *Puccinellia*, *Elymus*, *Taraxacum*; *Poa glauca*, *Draba hirta*, *D. cinerea*, *Artemisia tilesii* и др. При этом почти для каждого процесса и даже его стадии можно выявить свою группу видов-индикаторов, но это не входило в задачи настоящей работы.

Мы приносим глубокую благодарность проф. В. Б. Куваеву за помощь в работе и критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антропоген Таймыра. М., 1982. 182 с.
Васильевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.
Заноха Л. Л. Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра // Бот. журн. 1986. Т. 72. № 7. С. 925—932.
Исаченко А. Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование М., 1965. 327 с.
Кожевников Ю. П., Панова В. В. Ботанико-экологические наблюдения в восточной части гор Бырранга и смежной увалистой равнине (Таймыр) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 9. С. 1206—1215.
Константинова Г. С. Проблемы изучения взаимосвязи между ландшафтами и вечной мерзлотой // Ландшафтный сборник. М., 1973. С. 237—255.
Матвеева Н. В. Принципы классификации растительности тундровой зоны // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 56—79.
Поспелова Е. Б., Куваев В. Б., Поспелов И. Н. Флора сосудистых растений юго-восточной части заповедника «Таймырский» (среднее течение реки Логаты) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 74—86.
Толмачев А. И. Флора центральной части восточного Таймыра. Ч. 1 // Тр. Полярной комиссии. Л., 1932. Вып. 8. С. 1—126.
Хитун О. В. Анализ экотопологической структуры двух локальных флор на Тазовском полуострове (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1561—1570.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 234 с.
Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.
Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Московский государственный университет
Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва

Получено 11 VII 1996

SUMMARY

The comparative analysis of 27 partial floras (PFs) which constitute concrete floras of two adjacent contrasting landscapes of plain typical tundras of the central Taimyr is given. On the basis of matrix similarity the optimal dendrites are made for PFs of each landscape and for PF in total.

The principal infralandscape units, for which PF are composed, are «natural limits» or mesoecotopes. The hierarchical conjugate groups of PF are recognised by the different extreme value of Sorensen-Czecanovsky coefficients. Three groups of ecotopes of PF formed under influence of different morphogenetic processes—cryogenic, non-cryogenic and both combined were distinguished at the level of 55—60 % similarity. PFs of ecotopes which are formed by the same process and under the similar conditions of moistening, snow cover and warmth are of closer resemblance. This pattern is shown to exist not only at the landscape but also at interlandscape level. The groups of PF here are of close floristic similarity and are similar by the species richness; they are also similar by their taxonomic structure at the level of genera and families, by the ratio of different geographical groups and of species of different ecological amplitude and activity. The species of zonal tundra and bog vegetation form the basis of poorer (55—80 taxa) PFs of «cryogenic» ecotopes, whereas the species of intrazonal meadows and shrubs form the richer (85—146 taxa) PF of «non-cryogenic» ecotopes.