

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**Научный совет по проблеме „Биологические основы
рационального использования, преобразования
и охраны растительного мира“**

Ботанический институт им. В. Л. Комарова

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ
И МЕТОДИЧЕСКИЕ
ПРОБЛЕМЫ
СРАВНИТЕЛЬНОЙ
ФЛОРИСТИКИ**

**МАТЕРИАЛЫ II РАБОЧЕГО СОВЕЩАНИЯ
ПО СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКЕ
НЕРИНГА, 1983**

Ответственный редактор Б. А. ЮРЦЕВ

Отдельный оттиск



**Ленинград
ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА“
Ленинградское отделение
1987**

лексы, т. е. комплексы ценопопуляций, связанные с конкретными экотопами и экотонами в ландшафтном поле, или, иначе, видовой состав конкретных фитоценозов или растительных группировок (Вынаев, Кожаринов, 1981). Местонахождение экотопов на местности определяется при их флористическом описании и характеристике путем вычисления точного азимута и расстояния от базового лагеря. Такой азимутально-дистанционный подход к описанию конкретных флоротопологических комплексов позволяет изучить не только ландшафтно-топологическую структуру естественной флоры, но и (при повторном их обследовании) те флородинамические процессы, которые происходят в экотопах с различными экологическими режимами, так как те видимые изменения, которые наблюдаются во флоре в целом, первично осуществляются, накапливаются и передаются на более высокие уровни именно с топологического уровня. Применение этого метода в условиях Белоруссии, где заложено свыше 600 флористических эталонов и некоторые из них уже изучены, показало его высокую репрезентативность и эффективность как в методологическом, так и в чисто практическом (методическом) плане.

О. В. Ребристая

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА КОНКРЕТНЫХ ФЛОР В ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ АРКТИКЕ (ПОЛУОСТРОВ ЯМАЛ)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР

Север Западной Сибири — большая территория между Полярным Уралом и Таймыром, от Байдарацкой до Енисейской губы — был до последнего времени ботанически почти не исследован. Флористические результаты экспедиции Русского географического общества 1908 г. (Житков, 1913), Гыданской экспедиции АН СССР 1927—1928 гг. (Городков, 1928, 1944) не получили должного отражения в литературе. Имеющиеся сведения о флоре этого района базировались в основном на гербарных сборах землеустроителей и геоботаников, а также на опубликованных геоботанических работах (Андреев, 1934; Михайличенко, 1936; Николаева, 1941; Боч и др., 1971, и др.).

Когда А. И. Толмачев поставил передо мной задачу флористического обследования Западносибирской Арктики, отличающейся малонаселенностью и труднодоступностью, было принято решение проводить всю работу методом конкретных флор (КФ) как испытанным способом получения максимальной информации при минимальной затрате времени и сил. Наш опыт свидетельствовал о высокой эффективности этого метода. Он был накоплен и обобщен в 1958—1965 гг. при изучении флоры востока Большеземельской тундры под непосредственным руководством А. И. Толмачева (Ребристая, 1977).

Развитие теории сравнительной флористики в последние полтора десятилетия выявило некоторые разночтения в понимании „конкретной

флоры". Мною это понятие трактуется как минимальная региональная естественная флора, объединяющая виды растений всех типов экотопов на однородном по своим физико-географическим условиям участке земной поверхности. Территориально она может соответствовать низшим звеньям геоботанического районирования — микрорайонам, элементарным геоботаническим районам (Толмачев, 1974) или ландшафтам (Лукичева, Сабуров, 1969). КФ имеет площадь выявления, которая находится в прямой зависимости от экотопологического разнообразия ландшафтов — ареал-минимум КФ (Шмидт, 1972, 1980; Юрцев, 1975а).

А. И. Толмачев в своих работах указывал, что флористическое обследование ареала-минимума КФ вполне достаточно для проведения сравнительно-флористических исследований. „Надобности в «прошупывании» того, какими могут быть максимальные размеры площади с вполне однородной флорой, обычно не возникает: эта трудоемкая и малоинтересная работа просто не оправдывается ее результатами” (Толмачев, 1974, с. 186). Площадь ареала-минимума КФ в условиях Арктики составляет, по Толмачеву, около 100 км². Однако вопрос об общей площади КФ и соотношении ее с площадью флористического района имеет не только теоретический, но и практический интерес в связи с дробным флористическим районированием и выяснением соотношений КФ—флора района—флора округа.

Более строгий подход к терминам и понятиям „КФ” и „ареал-минимум КФ” показал, что на практике при изучении флоры любого района мы имеем дело в общем случае не с ареалом-минимумом КФ, но с пробой флористической ситуации, или пробой флоры, — флорами различных географических пунктов (Юрцев, 1975а), так как до анализа собранного материала, за редким исключением, не можем решить, находимся ли мы в центре одной или на границе двух соседних КФ. Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1980) предложил называть пробы флоры локальными флорами (ЛФ), чтобы отличать их от флор элементарных флористических выделов регионального уровня. Довольно частый случай, когда ЛФ соответствует ареалу-минимуму КФ. Вся КФ и ее площадь можно выявить путем заложения сети близко расположенных друг к другу проб флоры, составления списков ЛФ с их последующим объединением и сравнительным анализом. Таким образом, выявление полного видового состава КФ, определение ее площади, так же как и разграничение соседних КФ, можно провести лишь при детальном сравнении ряда близлежащих ЛФ.

При флористическом обследовании Ямала передо мной стояли и некоторые методические задачи: 1) выяснение хода увеличения числа видов при увеличении радиуса обследованного участка; 2) определение ареала-минимума (площади выявления) КФ; 3) установление соотношения близлежащих ЛФ с КФ и более крупными территориальными флористическими выделами.

Работа проводилась методом выборочных проб флоры — ЛФ в 1976–1983 гг. на п-ове Ямал. Обследовано 20 эталонных участков из различных подзон. Выбор участков большей частью производился заранее на основании изучения имеющихся материалов по природным условиям соответствующих районов, реже определялся транспортными возможностями.

Продолжительность работы в одном пункте колебалась от 3 до 15 дней в зависимости не столько от флористической ситуации, сколько от транспортных возможностей. Оптимальным для проведения достаточно полной инвентаризации флоры в наших условиях следует признать срок в 12–15 дней.

Выбор места для базового лагеря производился с учетом трех главных моментов: 1) ландшафтной однородности района (мы сознательно избегали гетерогенных участков на стыке двух и более ландшафтов), 2) удаленности лагеря не менее 6–8 км от крупных естественных преград для беспрепятственного обследования возможно большей территории и 3) разбивки базового лагеря в месте наибольшего расчленения рельефа и, следовательно, максимального экотопологического разнообразия, что облегчает выявление парциальных флор (ПФ) всех типов экотопов.

Полуостров Ямал – один из наиболее низменных (максимальная высота над уровнем моря 95 м в осевой части полуострова) и выровненных районов Арктики. Он представляет собой аккумулятивную равнину, покрытую мощным чехлом четвертичных отложений, достигающих 250–300 м толщины и состоящих из переслаивающихся глинистых, суглинистых и песчаных разностей морского и частично ледникового генезиса. На больших пространствах на дневную поверхность выходят песчаные грунты; суглинистые и реже глинистые отложения ограниченно распространены в центральной, осевой, и в юго-восточной, приобской, частях полуострова, тогда как выходы коренных пород и щебнистые грунты вообще отсутствуют. Малая расчлененность рельефа, повсеместное распространение многолетнемерзлых толщ и, как следствие, слабый дренаж явились причиной значительной заболоченности территории и обилия озер. На протяжении четвертичной истории растительного покрова Ямала неоднократно чередовались эпохи уничтожения растительности многократными морскими трансгрессиями, воды которых полностью покрывали полуостров, и эпохи восстановления покрова за счет иммиграции растительных комплексов из соседних областей. В результате фациальной неполноценности ландшафтов Ямала, их малого экотопологического разнообразия и молодости самой страны флора полуострова отличается значительной бедностью: КФ подзоны южных гипоарктических тундр насчитывают 170–190 видов, КФ арктических тундр – 100–120 видов, что на 30–50 видов меньше, чем КФ востока Большеземельской тундры (Ребристая, 1977) и Таймыра (Соколова, 1984а; Матвеева, Заноха, 1986).

Перечисленные выше особенности ландшафтов и флоры Ямала облегчили постановку и решение методических задач.

1. Изменение числа видов при постепенном наращивании обследованной площади и определение ареала-минимума конкретной флоры

В ближних окрестностях базового лагеря, который, как уже отмечалось, располагался на участке с расчлененным рельефом (долина речки, край озерной депрессии), проводилось обследование всех типов

Т а б л и ц а 1

Возрастание числа зарегистрированных видов при увеличении площади ЛФ*

	Площадь, км ² (радиус, км)						
	0.8 (0.5)	3.1 (1.0)	12.6 (2.0)	28.2 (3.0)	78.5 (5.0)	113.1 (6.0)	314.0 (10.0)
Подзона тундр, ЛФ							
Южные гипоарктические							
Хутияха	$\frac{131}{72}$	$\frac{155}{86}$	$\frac{173}{96}$	$\frac{180}{99}$	$\frac{181}{100}$	$\frac{181}{100}$	-
Лаптаяха	$\frac{134}{70}$	$\frac{168}{88}$	$\frac{180}{94}$	$\frac{189}{99}$	$\frac{191}{100}$	-	-
Хевесе	$\frac{146}{78}$	$\frac{171}{91}$	$\frac{177}{95}$	$\frac{182}{97}$	$\frac{187}{100}$	$\frac{187}{100}$	-
Северные гипоарктические							
Ляккотосе**	$\frac{103}{68}$	$\frac{138}{90}$	-	$\frac{150}{97}$	$\frac{152}{100}$	-	-
Юрибейто**	-	$\frac{124}{91}$	$\frac{131}{96}$	-	$\frac{136}{100}$	$\frac{136}{100}$	-
Мантыго	$\frac{117}{81}$	$\frac{131}{91}$	$\frac{139}{96}$	$\frac{141}{98}$	$\frac{144}{100}$	$\frac{144}{100}$	-
Магтойяха	$\frac{116}{79}$	$\frac{138}{94}$	$\frac{143}{97}$	$\frac{146}{99}$	$\frac{147}{100}$	$\frac{147}{100}$	$\frac{147}{100}$
Арктические							
Верхний Тамбей	$\frac{104}{87}$	$\frac{111}{92}$	$\frac{116}{97}$	$\frac{119}{99}$	$\frac{120}{100}$	$\frac{120}{100}$	-
Хабейяха	$\frac{87}{77}$	$\frac{100}{88}$	$\frac{108}{96}$	$\frac{113}{100}$	$\frac{113}{100}$	$\frac{113}{100}$	-

* Над чертой — абсолютное число, под чертой — % от максимального.

** ЛФ, расположенные в переходной полосе от южных к северным гипоарктическим тундрам.

эктопов с составлением первичных списков ПФ. Площадь обследования не превышала 0.5–0.8 км². Сводный список ПФ для этой площади являлся основой для дальнейшей работы. Благодаря наличию топографических карт и аэрофотоснимков мы могли фиксировать встречаемость новых видов на серии площади возрастающего радиуса. Постепенное увеличение протяженности радиальных маршрутов из базового лагеря – один из методических приемов выявления КФ, предложенный автором метода А. И. Толмачевым. Были выбраны площади с радиусом 0.5 км ($S = 0.8$ км²), 1.0 ($S = 3.1$ км²), 2.0 ($S = 12.6$ км²), 3.0 ($S = 28.2$ км²), 5.0 ($S = 78.5$ км²), 6.0 ($S = 113.1$ км²), 10.0 км ($S = 314.1$ км²). Практически площадь всегда оказывалась несколько меньше, так как при ее расчете мы не исключали водную поверхность многочисленных озер, попадавших в соответствующий контур.

Результаты, полученные при обследовании 9 пунктов из трех подзон (табл. 1), показали, что в зависимости от экотопологического разнообразия на площади 0.8 км² удается выявить не менее 70% всей флоры, на площади 3 км² – более 85% и на площади 12 км² – около 95%. На площади несколько менее 30 км² (круг радиусом 3 км) видовой состав выявляется почти полностью – на 97–99%, и именно эту площадь можно рассматривать как ареал-минимум КФ для флор Ямала.

Площадь 0.8 км² можно считать репрезентативной,¹ так как при увеличении ее почти в 4 раза (до 3.1 км²) число зарегистрированных видов возрастает всего на 6–18%. Репрезентативность наших участков во всех случаях выше 90% (см. ниже, раздел 3).

В ряде случаев для приблизительной оценки флористической ситуации при кратковременном обследовании достаточно осмотреть площадь радиусом 2 км, чтобы выявить флору на 95%. Для многих ботанико-географических сопоставлений такая полнота выявления достаточна. Однако представляет интерес, какие же виды составляют последние 5%. Рассмотрим это более подробно на примере ЛФ Матюйяха из подзоны северных гилоарктических тундр.

В ЛФ Матюйяха зарегистрировано 147 видов. В окрестностях лагеря найдено 116 видов, в том числе 2 вида, нигде более в районе не обнаруженных: *Lycopodium pungens* и *Calamagrostis langsdorffii*. Они встречаются в довольно обычных экотопах, но при этом на северной границе ареала (самые северные местонахождения на Ямале). При увеличении радиуса обследования до 1 км добавились новые типы экотопов: глубокие овраги с песчаными склонами и нивальными местообитаниями у подножий, бугры пучения разной степени задернованности в долине речки, проточные болота. Были найдены 22 новых вида, большинство которых – обычные виды относительно редких экотопов. На одном из бугров пучения, сложенном суглинками и поросшем *Taraxacum lateritium*, в массе найдена *Potentilla kusnetzowii* – вид, отмеченный впервые не только для Ямала, но и для всей Западносибирской Арктики. На других буграх

¹ По Мальшеву (1975), репрезентативной предложено считать площадь, увеличение которой вдвое приводит к увеличению флористического списка на 20% (минимальная площадь) или на 14% (оптимальная площадь).

пучения, несмотря на произрастание тех же сопутствующих видов, *P. kusnetzowii* не была обнаружена, зато в массе разрослась *Carex maritima*, достаточно редкий на Ямале вид, отмеченный в районе Матюйяха в нескольких местах на сходных экотопах.

Увеличение радиуса обследования до 2 км дало прибавку 5 видов, из которых *Luzula multiflora* subsp. *frigida* находится на северной границе распространения; *Cochlearia groenlandica* и *Ranunculus gmelinii*, редкие в ЛФ виды обычных экотопов, часто отмечались в других пунктах Ямала; *Saxifraga nivalis* и *Erigeron eriocephalus* — довольно обычные виды часто встречающихся в ЛФ экотопов (разнотравных береговых склонов), случайно (?) не найденные ранее.

На площади радиусом 3 км дополнительно были найдены лишь 3 вида. *Juncus castaneus* в ЛФ Матюйяха был встречен 1 раз, редкий вид, отмеченный почти во всех ЛФ, расположенных южнее. *Draba glacialis* найдена 1 раз на крутом склоне глубокого оврага, редкий для Ямала вид. *Erigeron silenifolius* в значительном обилии рос на высоком песчаном эродированном берегу реки, его местообитание можно расценить как обычное не только в окрестностях данной ЛФ, но и на всем Ямале; однако этот вид был найден лишь второй раз (первый — в таких же условиях на р. Тиутей, в одной из близлежащих ЛФ). И наконец, при увеличении радиуса до 5 км, в дриадово-моховой тундре на пологом склоне высокогорного берега р. Матюйяха был найден *Ranunculus lapponicus* — вид, обычный для других ЛФ; довольно обычно для данной ЛФ и названное местообитание, хотя оно и нехарактерно для *R. lapponicus*; вид оказался редкостью для района.

Два более дальних маршрута — 8-километровый на запад, к центру водораздела бассейнов рек Тиутей и Матюйяха, и 10-километровый на юг, а затем вдоль южного макросклона водораздела правых притоков р. Матюйяха, протянувшегося в широтном направлении, не дали никакой прибавки к списку видов. Наше стремление детально обследовать южный макросклон было вызвано предположением о возможном флористическом обогащении экотопов речных долин и особенно разнотравных склонов южной экспозиции видами, находящимися на северном пределе. Однако состав ПФ как этих, так и других типов экотопов оказался достаточно стабильным.

Таким образом, уже на площади в 3 км² было выявлено 94% флоры, а на площади 30 км² — 99%. Эту площадь в условиях равнинных тундр Ямала и можно принять за ареал-минимум КФ, площадь выявления КФ, в данном случае весьма полного.

Увеличение площади обследования в 10 раз — с 3 до 30 км² — дало прибавку всего 8 видов, 6 из которых относятся к числу редких для ЛФ и для всего Ямала.

Редкими для ЛФ мы считаем виды, найденные в данной ЛФ 1 раз, но обычные в других ЛФ Ямала, редкими для Ямала — виды, встреченные в ЛФ 1–2 раза и отмеченные в небольшой части ЛФ Ямала. Распределение редких видов по площади оказалось довольно равномерным.

На площади 0,8 км² ($R = 0.5$ км) найдено 2 редких вида, на 3,1 км² ($R = 1.0$ км) — еще 1, на 12,6 км² ($R = 2.0$ км) — еще 2, на

Таблица 2

Распределение редких видов в ЛФ Ямала и вероятные причины их редкости

ЛФ	Редкие виды	Причины редкости	Распределение в других ЛФ
Хутыяха	<i>Eleocharis acicularis</i>	Северная граница ареала	Не найден
	<i>Agrostis stolonifera</i>	То же	" "
	<i>Pinguicula villosa</i>	Редкий экотоп	Редко в южных ЛФ
Лаптаяха	<i>Orthilia obtusata</i>	" "	Обычен в соседней ЛФ
	<i>Equisetum variegatum</i>	Реликт (Реликт)	Не найден
	<i>Luzula rufescens</i>	" "	" "
	<i>Rosa acicularis</i>	Северная граница ареала	Обычен южнее во всех ЛФ
Хевесе	<i>Oxycoccus microcarpus</i>	То же	Редко в южных ЛФ
	<i>Pinguicula villosa</i>	" "	То же
	<i>Chamaerion angustifolium</i>	" "	Обычен южнее во всех ЛФ
	<i>Chrysosplenium tetrandrum</i>	(Южная граница)	Редко в более северных ЛФ
	<i>Phippsia algida</i>	Редкий экотоп, южная граница	То же
Ляккатосе	<i>Ranunculus monophyllus</i>	Северная граница ареала	Обычен южнее
	<i>Veronica longifolia</i>	То же	Редкий вид, но постоянно в южных ЛФ
	<i>Salix reticulata</i>	Северная граница ареала, редкий экотоп	Обычен в южных ЛФ
	<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	Северная граница ареала	Южнее обычен
Юрибейто	<i>Gastrolychnis apetala</i>	Реликт	Не найден
	<i>Equisetum scirpoides</i>	" "	" "
	<i>Salix reticulata</i>	Северная граница ареала, редкий экотоп	Обычен в южных ЛФ
	<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	Северная граница ареала	То же
Мантыто	<i>Ranunculus reptans</i>	То же	" "
	<i>Batrachium eradicatum</i>	?	Очень редко
	<i>Carex holostoma</i>	(Реликт)	В соседней ЛФ
	<i>Antennaria dioica</i>	Северная граница ареала	Южнее часто
Матюяха	<i>Lycopodium alpinum</i>	То же	В южных ЛФ обычен
	<i>L. pungens</i>	" "	Обычен
	<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	" "	" "
	<i>Ranunculus gmelinii</i>	?	Довольно обычен
	<i>R. lapponicus</i>	?	Обычен
	<i>Juncus castaneus</i>	Северная граница ареала, редкий экотоп	Редко в более южных ЛФ

Таблица 2 (продолжение)

ЛФ	Редкие виды	Причины редкости	Распределение в других ЛФ
Верхний Тамбей	<i>Taraxacum arcticum</i> <i>Senecio congestus</i> <i>Carex vaginata</i> subsp. <i>quasi-vaginata</i>	Редкий экотоп " " Северная граница ареала	Редко Обычен Южнее обычен
Хабейяха	<i>Taraxacum</i> <i>Astragalus umbellatus</i> <i>Salix lanata</i>	? ? Северная граница ареала	Редко Не найден Южнее обычен

28.2 км² ($R = 3.0$ км) — еще 3, на 78.5 км² ($R = 5.0$ км) — еще 1 редкий вид.

Как показывает табл. 2, в каждой ЛФ Ямала постоянно встречается небольшое число редких видов, составляющих около 5 % каждой флоры. Редкие виды не всегда поддаются точному учету, именно их чаще всего и просматривает исследователь, поэтому вполне возможно, что число видов за счет редких во флорах Ямала несколько занижено. О том, что на практике полное выявление состава флоры удается очень редко, писал еще А. И. Толмачев (1974, с. 186), поэтому следует говорить лишь о „практически полной” инвентаризации флоры.

Причины редкой встречаемости отдельных видов неодинаковы: это могут быть редкие виды обычных экотопов (редкость определяется особенностями распространения и прорастания диаспор, приживания молодых растений, т. е. биологией вида), либо виды редких экотопов (редкость их зависит от ландшафтных, в первую очередь абиотических факторов), либо виды, редкие на Ямале в силу исторических причин, причем в последнем случае могут действовать и отмеченные выше факторы.

Анализ состава редких видов имеет большое значение для установления их миграционных каналов, времени миграции или перехода в реликтовое состояние, для палеофлористических реконструкций, тогда как для сравнительного таксономического и географического анализа флор вполне достаточно флористических списков с полнотой выявления 90—95 %.

2. О соотношении территориально сближенных локальных флор с конкретными флорами и более крупными флористическими выделами

Выше было показано, что в условиях Ямала для выявления ареала-минимума КФ достаточно обследовать площадь, равную 30 км². Площадь локальной флоры, как правило, в 2—3 раза больше площади выявления (ареал-минимум) КФ. Однако вопрос о площади всей КФ (если под КФ подразумевается минимальная естественная региональная флора) может быть решен при анализе нескольких (двух и более)

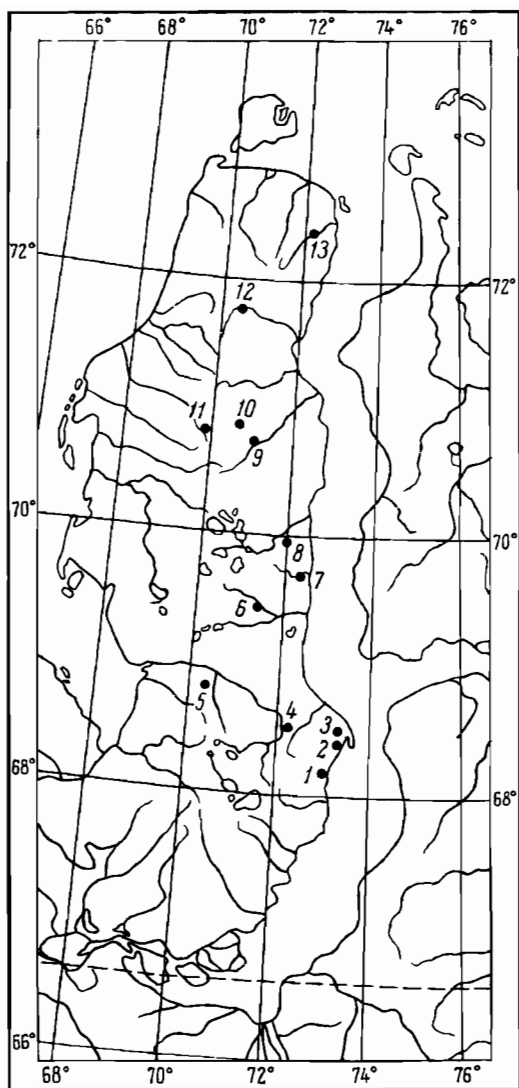


Рис. 1. Расположение изученных локальных флор на Ямале.

Еръяха; 2 - Лаптаяха; 3 - Хевесе; 4 - Юрибей; 5 - Хутыяха; 6 - Ляккатосе; Юрибейто; 8 - Мантыто; 9 - Венуйеуо; 10 - Матюйяха; 11 - Тиутей; 12 - Верхний Тамбей; 13 - Хабейяха.

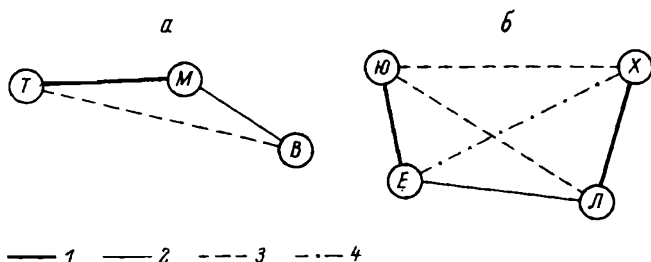


Рис. 2. Граф сходства видового состава сравниваемых флор.

a – блок северных гипоарктических флор: *М* – Матюйяха, *В* – Венуёево, *Т* – Тиутей; *б* – блок южных гипоарктических флор: *Ю* – Юрибей, *Х* – Хевесе, *Л* – Лап-таяха, *Е* – Ерьяха. Связь на уровне: 1 – >91%, 2 – 88%, 3 – >87%, 4 – 86%.

близлежащих ЛФ. Для определения площади КФ и выявления разнообра- зия флористических ситуаций на территории, превышающей стандарт- ные размеры 100 км², было проведено сравнение двух блоков ЛФ, рас- положенных в разных подзонах Ямала.

Три ЛФ первого блока расположены в подзоне северных гипоаркти- ческих тундр в центральной части Ямала на водоразделе рек бассейнов Обской (ЛФ Матюйяха и ЛФ Венуёево) и Байдарацкой (ЛФ Тиутей) губ. Расстояние между участками ЛФ Матюйяха и ЛФ Венуёево составляло 25 км, ЛФ Матюйяха и ЛФ Тиутей – 35 км, ЛФ Тиутей и ЛФ Венуёево – 45 км (рис. 1).

В наиболее полно изученной, более северной ЛФ Матюйяха 147 ви- дов, в ЛФ Тиутей – 142 вида, в ЛФ Венуёево – 133 вида (последняя выявлена явно неполно). Сводный список всех трех флор насчитывает 163 вида, каждая ЛФ составляет соответственно 90.2, 87.1 и 81.6%. Общи- ми для всех трех флор являются 118 видов, 72% общего сводного спи- ска, которые составляют 80.3, 83.1 и 88.7% каждой ЛФ. Парное сравне- ние всех трех флор показало их большую общность: мера сходства Сьеренсена во всех случаях выше 87%, максимальная мера включения флор друг в друга (мера сходства Симпсона) выше 90% (табл. 3; рис. 2, *a*). Столь высокое сходство указывает на флористическое одно- образие территории, более значительное, чем, например, на Западном Таймыре, где парное сходство трех локальных флор (Тарей, Ая-Турку

Т а б л и ц а 3

Матрицы попарного сходства трех ЛФ Ямала из подзоны северных гипоарктических тундр [меры Сьеренсена (слева) и Симпсона (наибольшей из двух мер включения) (справа)]

ЛФ	Матюйяха	Тиутей	Венуёево
Матюйяха		93	93.3
Тиутей	91.3		90.2
Венуёево	88.6	87.3	

Таблица 4

Распределение необщих видов сводного флористического списка
трех близлежащих флор Ямала (подзона северных гипоарктических тундр)

Вид	Локальные флоры		
	Матнойяха	Тиутей	Венуйеуо
<i>Equisetum pratense</i>	•	•	+
<i>Lycopodium alpinum</i>	+	•	•
<i>L. pungens</i>	+	•	+
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	+	•	•
<i>Deschampsia borealis</i>	+	+	•
<i>D. glauca</i>	+	•	+
<i>Poa alpina</i>	•	•	+
<i>Puccinellia angustata</i>	+	+	•
<i>Festuca brachyphylla</i>	+	+	•
<i>Eriophorum brachyantherum</i>	•	+	•
<i>Carex glacialis</i>	•	•	+
<i>C. maritima</i>	+	•	•
<i>C. holostoma</i>	•	•	+
<i>Juncus castaneus</i>	+	•	•
<i>Luzula nivalis</i>	+	•	+
<i>L. tundricola</i>	•	+	•
<i>L. multiflora</i> subsp. <i>frigida</i>	+	•	+
<i>Veratrum lobelianum</i>	•	•	+
<i>Rumex arcticus</i>	•	•	+
<i>Stellaria palustris</i>	+	+	•
<i>Cerastium maximum</i>	+	+	•
<i>Ranunculus gmelinii</i>	+	•	•
<i>Eutrema edwardsii</i>	+	+	•
<i>Draba glacialis</i>	+	•	•
<i>D. oblongata</i>	+	+	•
<i>D. parvisiliquosa</i>	+	+	•
<i>Cochlearia arctica</i>	+	•	•
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	•	+	•
<i>Rubus arcticus</i>	•	+	+
<i>Potentilla kusnetzowii</i>	+	•	•
<i>P. stipularis</i>	+	•	•
<i>Hedysarum arcticum</i>	+	•	+
<i>Epilobium davuricum</i>	•	+	•
<i>Cassiope tetragona</i>	+	•	+
<i>Gentiana tenella</i>	•	+	•
<i>Castilleja arctica</i>	•	+	•
<i>Pedicularis oederi</i>	•	+	•
<i>P. sudetica</i> subsp. <i>albolabiata</i>	•	+	+
<i>P. verticillata</i>	•	+	•
<i>Linnaea borealis</i>	•	•	+
<i>Erigeron silenifolius</i>	+	+	•
<i>Matricaria hookeri</i>	+	+	•
<i>Senecio congestus</i>	+	+	•
<i>Taraxacum arcticum</i>	+	+	•
<i>T. lateritium</i>	+	+	•
<i>T. macilentum</i>	+	+	•

Т а б л и ц а 5

Сравнение трех близлежащих ЛФ Ямала по относительной специфичности их состава

Показатели	Число общих и специфических видов в ЛФ		
	Матюйяха	Тиутей	Венуйеуо
Всего видов	147	142	133
В том числе			
общие*	$\frac{118}{80.2}$	$\frac{118}{83.1}$	$\frac{118}{88.7}$
необщие	29	24	15
в том числе			
общие с ЛФ Матюйяха	—	14	6
" " ЛФ Тиутей	14	—	2
" " ЛФ Венуйеуо	6	2	—
специфические	9	8	7
Отсутствуют только в этой ЛФ	2	6	14

* Над чертой — абсолютные величины, под чертой — %.

и Шайтан) из той же подзоны северных гипоарктических тундр значительно меньше, мера сходства Сьеренсена составляет 74–77%, при высоком (но меньшем, чем на Ямале) включении одной флоры в другую — 82–88.9% (Соколова, 1984а). Достаточно близкие ЛФ Колымо-Анадырского водораздела, выявленные каждая на площади 300 км², имеют значения меры сходства Сьеренсена 81–82% (Петровский, Плиева, 1986).

Высокое сходство трех флор и большой процент общих видов заставляют с глубоким вниманием отнестись к тем минимальным различиям, которые выявляются при детальном сравнении флористических списков. При этом особое значение придается комплексам (плеядам) видов, имеющих сходную эколого-географическую характеристику, и в меньшей степени „случайным” видам. Был проанализирован список из 46 видов, необщих для трех ЛФ (табл. 4, 5).

ЛФ Матюйяха имеет 9 (6%) специфических видов: *Cochlearia arctica* — довольно обычный для северной части Ямала вид, отсутствие его в других флорах, возможно, случайно или связано с недостаточной полнотой сборов. 6 видов находятся на северном пределе своего распространения, причем *Juncus castaneus*, *Ranunculus gmelinii*, *Draba glacialis*, *Potentilla stipularis* — стенотопные виды, спорадически распространенные по всему полуострову, кроме подзоны арктических тундр, а *Calamagrostis langsdorffii*, *Lycopodium alpinum* — виды более южных ЛФ, обычные для Ямала, но редкие для ЛФ Матюйяха, так как находятся на северной границе. Два вида — *Carex maritima*, *Potentilla kusnetzowii* — редкие для Ямала, нахождение их в данной ЛФ, вероятно, связано с ландшафтными особенностями ее территории. 6 видов (4%) являются общими лишь с ЛФ Венуйеуо: 2 вида — *Lycopodium pungens*, *Luzula multiflora* subsp. *frigida* —

находятся на северном пределе, остальные 4 вида — *Deschampsia glauca*, *Luzula nivalis*, *Hedysarum arcticum*, *Cassiope tetragona*, обычные для Ямала, отсутствуют в ЛФ Тиутей, по-видимому, случайно (причины неясны).

Весьма важную группу составляют 14 видов, общих с ЛФ Тиутей. Выделяется комплекс из 10 видов, характерный для растительных группировок суглинистых оползней и моховых тундр на шлейфах суглинистых склонов: *Deschampsia borealis*, *Puccinellia angustata*, *Festuca brachyphylla*, *Eutrema edwardsii*, *Draba oblongata*, *D. parvisiliquosa*, *Taraxacum arcticum*, *T. lateritium*, *T. macilentum*, *Matricaria hookeri*. Один вид — *Erigeron silenifolius* — редкий для Ямала; в обоих ЛФ найден на высоких берегах рек на полузакрепленных песках в значительном обилии. Остальные виды — *Senecio congestus*, *Stellaria palustris*, *Cerastium maximum*, на наш взгляд, случайно отсутствуют в ЛФ Венуйеу.

Таким образом, для ЛФ Матюйяха характерно наличие немногочисленных более южных видов, сближающих ее с ЛФ Венуйеу и имеющих здесь (или поблизости) северную границу, и распространение более обширной группы видов, характерной для суглинистых оползней и сближающих ее с ЛФ Тиутей.

ЛФ Тиутей имеет 8 специфических видов (5,7%), ядро которых составляют виды, характерные для ландшафтов наиболее древних морских террас с выходами суглинков и активными термоэрозийными процессами: *Luzula tundricola*, *Pedicularis oederi*, *Eriophorum brachyantherum*, *Epilobium davuricum*. По-видимому, случайно не найден в других ЛФ обычный вид *Chrysosplenium alternifolium*, а *Castilleja arctica*, *Pedicularis verticillata*, находящиеся на северной границе, распространены в данном районе спорадически. Отсутствие поздно развивающейся *Gentiana tenella* в списках других ЛФ может быть объяснено более ранними сроками работы в этих ЛФ.

Виды ЛФ Тиутей, общие лишь с ЛФ Матюйяха, были рассмотрены выше, а с ЛФ Венуйеу имеется лишь 2 общих вида — *Rubus arcticus*, который не был найден в ЛФ Матюйяха, так как, по-видимому, здесь проходит его северная граница, и *Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata*, отсутствие которого в ЛФ Матюйяха, возможно, случайно.

Для ЛФ Венуйеу отмечено 7 специфических видов (5%). Четыре вида — *Equisetum pratense*, *Poa alpina*, *Veratrum lobelianum*, *Linnaea borealis* — находятся на северной границе, причем их процветанию способствуют подходящие экотопы — крутые высокие береговые склоны южной экспозиции, обращенные к долине крупной реки. *Rumex arcticus*, напротив, на своем южном пределе имеет спорадическое распространение — только на минеральных задернованных суглинистых участках с нивальным режимом, ограниченно представленных в районе. *Carex holostoma* — очень редкий вид, найденный ранее в 90 км юго-восточнее, в бассейне р. Сеяха, по-видимому, его распространение связано с молодыми долинными осоковыми болотами с минимальным торфонакоплением. Наконец, нахождение еще одного вида осоки — *C. glacialis* на верхнем перегибе коренного берега реки на сухом песчаном пятне пока не поддается объяснению.

Таблица 6

Распределение необщих видов сводного флористического списка четырех близлежащих ЛФ Ямала (подзона южных гипоарктических тундр)

Вид	Локальные флоры			
	Юрибей	Хевесе	Лаптаяха	Еръяха
<i>Botrychium boreale</i>	+	+	.	+
<i>Equisetum limosum</i>	+	.	+	+
<i>E. scirpoides</i>	.	+	.	.
<i>E. variegatum</i>	.	.	+	.
<i>Hierochloë odorata</i>	+	.	+	+
<i>H. pauciflora</i>	.	+	+	.
<i>Arctagrostis arundinacea</i>	+	+	.	.
<i>Deschampsia borealis</i>	+	.	.	.
<i>D. obensis</i>	.	+	+	+
<i>Poa pratensis</i>	+	+	.	.
<i>Phippsia algida</i>	+	+	.	.
<i>P. concinna</i>	.	.	+	.
<i>Festuca brachyphylla</i>	+	+	+	.
<i>Bromopsis pumPELLiana</i>	+	.	.	.
<i>Roegneria borealis</i>	+	.	.	.
<i>Carex vaginata</i> subsp. <i>quasivaginata</i>	.	+	+	.
<i>Juncus arcticus</i>	+	.	.	+
<i>Luzula rufescens</i>	.	.	+	.
<i>L. tundricola</i>	+	.	.	.
<i>L. parviflora</i>	+	.	+	+
<i>Salix arctica</i>	.	+	+	+
<i>S. lapponum</i>	.	.	+	+
<i>Alnus fruticosa</i>	+	.	+	.
<i>Rumex graminifolius</i>	.	+	+	+
<i>Oxyria digyna</i>	.	.	.	+
<i>Polygonum laxmannii</i>	.	.	.	+
<i>Stellaria ciliatosepala</i>	.	+	.	.
<i>Cerastium maximum</i>	+	.	+	+
<i>C. regelii</i>	+	+	+	.
<i>Arenaria stenophylla</i> subsp. <i>polaris</i>	+	.	.	+
<i>Caltha arctica</i>	.	+	+	.
<i>Delphinium middendorffii</i>	+	+	+	.
<i>Ranunculus glabriusculus</i>	.	.	.	+
<i>R. gmelinii</i>	+	.	+	+
<i>R. reptans</i>	.	.	+	.
<i>Eutrema edwardsii</i>	.	+	+	.
<i>Rorippa palustris</i>	.	.	.	+
<i>Arabis septentrionalis</i>	.	+	+	.
<i>Draba alpina</i>	.	.	+	.
<i>D. fladnizensis</i>	.	+	+	.
<i>D. glacialis</i>	.	+	+	.
<i>D. oblongata</i>	.	+	+	.
<i>D. pauciflora</i>	.	+	+	.
<i>D. pseudopilosa</i>	.	+	.	.
<i>Saxifraga nelsoniana</i>	.	+	+	.
<i>Chrysosplenium tetrandrum</i>	.	+	.	.
<i>Dryas octopetala</i>	+	.	+	+
<i>D. punctata</i>	+	+	+	.
<i>Sanguisorba officinalis</i>	.	.	+	.

Таблица 6 (продолжение)

Вид	Локальные флоры			
	Юрибей	Хевесе	Лаптаяха	Еръяха
<i>Rosa acicularis</i>	.	.	+	+
<i>Epilobium davuricum</i>	+	+	+	.
<i>E. anagallidifolium</i>	+	.	.	+
<i>Chamerion angustifolium</i>	.	+	+	+
<i>Orthilia obtusata</i>	.	+	+	.
<i>Harrimanella hypnoides</i>	.	+	.	.
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	.	+	+	+
<i>Diapensia lapponica</i>	.	.	.	+
<i>Pinguicula villosa</i>	.	+	+	+
<i>Thymus reverdattoanus</i>	+	.	.	+
<i>Veronica alpina</i>	+	+	+	.
<i>Lagotis glauca</i> subsp. <i>minor</i>	.	+	+	.
<i>Pedicularis compacta</i>	.	+	+	.
<i>P. verticillata</i>	+	.	+	+
<i>Euphrasia frigida</i>	.	.	+	+
<i>Galium uliginosum</i>	+	.	.	+
<i>Erigeron borealis</i>	+	+	.	.
<i>E. eriocephalus</i>	+	.	.	+
<i>Senecio atripurpureus</i>	.	+	.	.
<i>Taraxacum nivale</i>	.	+	.	.
<i>Crepis nigrescens</i>	+	.	.	+
<i>Matricaria hookeri</i>	+	+	.	+
<i>Aster sibiricus</i>	.	.	.	+

Таким образом, все 3 флоры обладают некоторой долей специфичности, что, несмотря на значительное сходство, позволяет рассматривать их как самостоятельные КФ. Для КФ Матюйяха и Венуёу общими являются бореальные гипоарктические и арктоальпийские виды на северном пределе, для КФ Тиутей и Матюйяха — комплекс видов древних морских террас. Между КФ Тиутей и Венуёу существуют более общие связи. На основе анализа списка и с учетом полевых маршрутных наблюдений, а также на основе анализа картографического материала, нами были приблизительно намечены топографические границы трех КФ, причем из-за отсутствия данных граница между КФ Тиутей и Венуёу частично осталась открытой (невыясненной).

Площадь КФ Матюйяха составляет приблизительно не менее 1000 км², площадь КФ Тиутей — не менее 700 км² и КФ Венуёу — не менее 650 км².

КФ Матюйяха и Венуёу в силу значительного сходства флористического состава и общего комплекса гипоарктических и бореальных видов на их северном пределе объединены в один флористический район, тогда как КФ Тиутей со специфическим набором видов и особенностями ландшафта отнесена к другому флористическому району.

Второй блок из четырех ЛФ расположен в подзоне южных гипоарктических тундр (рис. 1) между р. Юрибей и Обской губой. Расстояние между центрами ЛФ Юрибей и Хевесе и Юрибей и Лаптаяха — 50 км, между Юрибей и Еръяха — 60 км, между Еръяха и Хевесе — 45 км, между Еръяха и Лаптаяха и Лаптаяха и Хевесе — 20 км. Сводный список всех четырех ЛФ насчитывает 221 вид, из них 149 видов (67.4%) общие,

Т а б л и ц а 7

Сравнение четырех близлежащих ЛФ Ямала по относительной специфичности их состава

Показатели	Число общих и специфических видов в ЛФ			
	Юрибей	Хевесе	Лаптаяха	Ерьяха
Всего видов	180	187	191	180
В том числе				
общие*	<u>149</u> 82.7	<u>149</u> 79.7	<u>149</u> 78.0	<u>149</u> 82.7
необщие	31	38	42	31
в том числе				
общие с ЛФ Юрибей	—	12	14	16
" " ЛФ Хевесе		—	25	8
" " ЛФ Лаптаяха			—	14
специфические*	<u>4</u> 2.2	<u>7</u> 3.7	<u>6</u> 3.1	<u>6</u> 3.3
Отсутствуют только в этой ЛФ	6	7	2	6

* Над чертой — абсолютные величины, под чертой — %.

Т а б л и ц а 8

Матрицы попарного сходства четырех ЛФ Ямала из подзоны южных гипоарктических гундр [меры Сьеренсена (слева) и Симпсона (наибольшей из двух мер включения) (справа)]

ЛФ	Юрибей	Хевесе	Лаптаяха	Ерьяха
Юрибей		88.9	90.6	91.7
Хевесе	87.1		92.5	87.8
Лаптаяха	87.8	91.5		91.7
Ерьяха	91.7	86.1	88.9	

а 72 — необщие (табл. 6, 7). Для сравнения можно сказать, что во флоре Люпвеевского горного массива Западной Чукотки общие виды пяти ЛФ составили лишь 39% (Заславская, Петровский, 1983), а во флоре Колымо-Анадырского водораздела — 48% (Петровский, Плиева, 1986).

Каждая ЛФ включает от 81.4 до 86.4% видов сводного списка, причем общие виды составляют в них от 78 до 83%. Значения меры сходства Сьеренсона между всеми парами флор очень велики — от 86.1 до 91.7% (табл. 8; рис. 2, б), а меры сходства (наибольшего включения) по Симпсону — от 87.8 до 92.5%.

Вместе с тем для каждой ЛФ отмечено по 4–7 специфических видов, анализ которых позволяет выявить особенности каждой ЛФ (всего 23 вида). Для ЛФ Юрибей отмечено 4 специфических вида: *Roegneria subfibrosa* — единственная находка на Ямале, *Deschampsia borealis* и *Bromus nelliianus* встречаются спорадически по всему полуострову, их отсут-

стве в соседних ЛФ пока необъяснимо, а находка *Luzula tundricola* очень четко указывает на специфику ландшафта ЛФ Юрибей, связанную с ее приуроченностью к IV морской террасе, наиболее древней для Ямала. Из числа специфичных для ЛФ Хевесе видов выделяется *Equisetum scirpoides*, редкий для Ямала вид, свойственный ландшафтам ледникового генезиса, а также *Harrimanella hypnoides* — амфиатлантический вид, довольно редкий на Ямале, распространение которого требует дополнительного изучения. Находка *Senecio atripurpureus* свидетельствует о появлении в районе горфянистых тундр, которые отсутствуют в близлежащих ЛФ, остальные виды на Ямале распространены спорадически.

Для ЛФ Лаптаяха из 6 специфических видов следует выделить два, найденных в долине реки Лаптаяха и нигде более на Ямале не отмеченных: *Sanguisorba officinalis* и *Luzula rufescens*, а также *Equisetum variegatum*, найденный на низменном берегу Обской губы. Остальные 3 вида не представляют редкости для КФ Ямала и отсутствуют в соседних ЛФ, по-видимому, случайно.

Больше всего позитивных отличий в ЛФ Ерьяха: здесь найдена *Aster sibiricus* (первая находка на Ямале), *Rorippa palustris* (на северной границе распространения), *Ranunculus glabriusculus* (редкий в южных тундрах Ямала вид) и, наконец, 3 вида, характерных для песчаных субстратов: *Diapensia lapponica* (на северной границе), *Oxyria digyna* и *Polygonum laxmannii*, отсутствующие в остальных трех ЛФ, но широко распространенные в других ЛФ Ямала.

Так как позитивные особенности рассматриваемых ЛФ незначительны, нам пришлось прибегнуть к анализу негативных особенностей каждой ЛФ. Только в ЛФ Юрибей отсутствуют 5 видов, из них для двух видов — *Oxycoccus microcarpus* и *Pinguicula villosa* — нет соответствующего экотопа — болот со сфагновыми кочками; отсутствие *Rumex graminifolius*, вида подчеркнуто псаммофильного, коррелирует с присутствием *Luzula tundricola*¹ (см. выше). Для ЛФ Хевесе характерно отсутствие видов, находящихся на северной границе в соседних флорах: *Hierochloë odorata*, *Luzula parviflora*, *Equisetum limosum*, а также спорадически распространенных в подзоне южных гипоарктических тундр *Cerastium maximum* и *Pedicularis verticillata*. Род *Dryas* представлен двумя таксонами: *D. punctata* и *D. x vagans*, тогда как собственно *D. octopetala* не найдена.

Практически нет негативных признаков в ЛФ Лаптаяха — отсутствие *Botrychium boreale* связано, бесспорно, с ранними сроками обследования: лишь 1 вид — *Matricaria hookeri* — достоверно отсутствует во флоре. Нахождение *M. hookeri* в соседней ЛФ Хевесе связано с антропогенными экотопами, в естественных условиях она также не найдена.

Наибольшие негативные отличия имеет ЛФ Ерьяха: только здесь отсутствует 6 видов, сходных по своей экологической приуроченности к суглинистым субстратам.

Участок каждой ЛФ мы признаем за ареал-минимум КФ, так как, исходя из определения КФ, для каждого экотопа в пределах ЛФ характерен постоянный набор видов. Сравнение ЛФ между собой показало,

¹ Такую же корреляцию наблюдаем во флоре Юрибейто.

Таблица 9

Попарное сравнение четырех близлежащих ЛФ Ямала

ЛФ	Юрибей	Хевесе	Лаптаяха	Еръяха
Юрибей	180	$\frac{206}{93.2}$	$\frac{207}{93.6}$	$\frac{195}{88.2}$
Хевесе	161	187	$\frac{204}{92.3}$	$\frac{209}{95.0}$
Лаптаяха	163	174	191	$\frac{206}{93.2}$
Еръяха	165	161	163	180

П р и м е ч а н и е. Полу жирным выделено число видов в каждой ЛФ; в нижней части таблицы — число общих видов в двух ЛФ; в верхней над чертой — общее число видов в двух ЛФ, под чертой — % от сводного списка четырех ЛФ.

что наибольшую флористическую общность имеют ЛФ Хевесе и Лаптаяха. Им свойственно наибольшее число общих видов — 174, составляющих в каждой из них 93.0 и 91.1% соответственно; они имеют наименьший общий список (204), отношение числа общих видов к общему числу видов 85.3% при наивысшей максимальной мере включения (93%). Эти флоры и территориально близки друг к другу, а основные позитивные и негативные различия связаны с отсутствием в одной из них (Хевесе) крупной речной долины. По-видимому, они входят в одну КФ.

Столь же близка между собой и другая пара ЛФ — Юрибей и Еръяха. Они насчитывают одинаковое число видов — по 180, несколько меньше, чем предыдущие ЛФ, что сказалось и на общем числе видов (195), и на числе общих для этих ЛФ видов (165). Отношение числа общих видов к общему числу видов 84.6%. Значения мер сходства Сьеренсена и Симпсона очень высоки — 91.7%. Однако различия между этими ЛФ вполне четкие — в одной из них отсутствуют и присутствуют в другой комплексы видов, довольно активных, а не редких, случайных. В связи с этим мы рассматриваем ЛФ Юрибей и Еръяха как самостоятельные КФ.

Попарное сравнение всех четырех КФ показало, что наименьшее сходство по видовому составу с другими имеет КФ Еръяха, наибольшее — Лаптаяха (табл. 9). Отличительные признаки КФ Еръяха дают основание отнести ее к другому флористическому району, тогда как КФ Юрибей и КФ Хевесе—Лаптаяха, бесспорно, должны быть отнесены к одному и тому же флористическому району.

3. Количественная оценка пространственного разнообразия и уровня видового богатства конкретных флор Ямала

Для объективной оценки богатства КФ Ямала и их пространственного разнообразия были вычислены показатели пространственного разнообразия — константы z из уравнения Аррениуса и b из уравнения Глисона (по: Мальшев, 1972, 1975, 1976а; Шмидт, 1980, 1984).

Таблица 10

Константы пространственного разнообразия КФ Ямала, вычисленные для соседних участков площадей возрастающего радиуса

КФ	Сравниваемая площадь, км ²									
	3.1—0.8		12.6—3.1		28.2—12.6		78.5—28.2		113.1—78.5	
	z	b	z	b	z	b	z	b	z	b
Хутыяха	0.12	40.8	0.08	29.6	0.05	20.0	0.005	2.2	0	0
Лапгаяха	0.17	57.8	0.05	19.7	0.06	25.7	0.01	4.5	—	—
Хевесе	0.12	42.5	0.02	9.8	0.03	14.3	0.026	11.2	0	0
Мангыто	0.08	23.8	0.04	13.1	0.018	5.7	0.02	6.7	0	0
Магюйяха	0.13	37.4	0.02	8.2	0.03	8.6	0.006	2.2	0	0
Верхний Тамбей	0.05	11.9	0.03	8.2	0.03	8.6	0.008	2.2	0	0
Хабейяха	0.1	22.0	0.055	13.1	0.056	14.3	0	0	0	0

Примечание. z — константа из уравнения Аррениуса, b — константа из уравнения Глисона.

Расчет производился двумя способами — методом соприкасающихся площадей и методом наименьших квадратов.¹ В первом случае были получены константы пространственного разнообразия для отдельных частей площади КФ (табл. 10), во втором — значение для всей площади КФ (табл. 11). Общий ход изменения константы z и b сходен (рис. 3). Однако в связи с малыми различиями во флорах Ямала мы отдаем предпочтение уравнению Глисона, так как константа b обладает большим дифференцирующим свойством.

Следует отметить некоторое повышение константы пространственного разнообразия на площади 28.2 км² по сравнению с меньшей площадью, что прослеживается почти во всех КФ. Вместе с тем почти не выявляются различия между КФ разных подзон: несколько выше пространственное

¹ Расчет константы пространственного разнообразия [1) уравнение Аррениуса, 2) уравнение Глисона] разными методами.

Метод соприкасающихся площадей:

$$1) z = \frac{\log y_2 - \log y_1}{\log x_2 - \log x_1};$$

$$2) b = \frac{y_2 - y_1}{\log x_2 - \log x_1}.$$

Метод наименьших квадратов:

$$1) n \log a + z \sum \log x = \sum \log y;$$

$$\log a \sum \log x + z \sum (\log x)^2 = \sum \log x \cdot \log y.$$

$$2) na + b \sum \log x = \sum y,$$

$$a \sum \log x + b \sum (\log x)^2 = \sum y \cdot \log x.$$

Во всех случаях z и b — константы пространственного разнообразия; y — число видов на площади x; a — удельный уровень видового богатства; n — число квадратов (участков), участвующих в расчете.

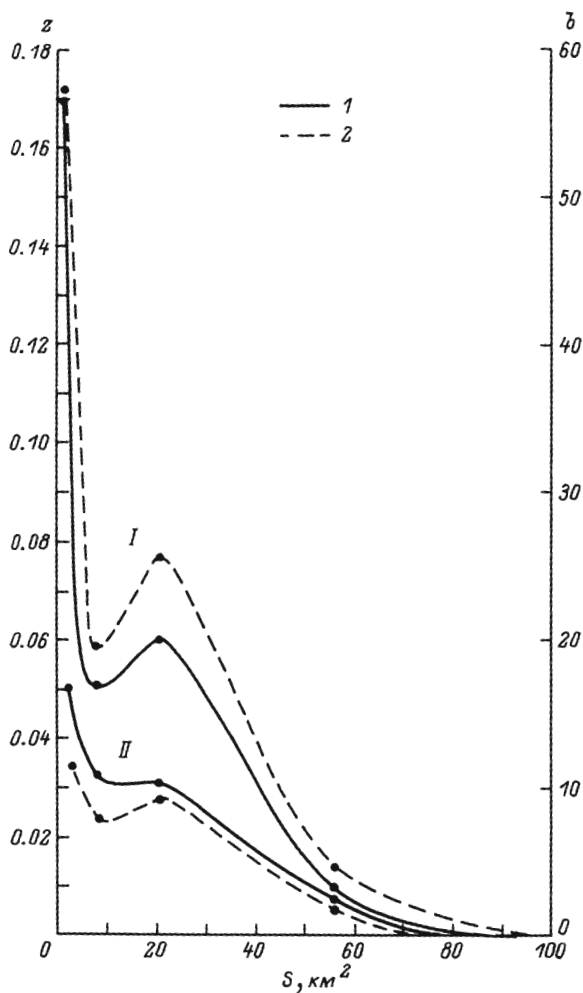


Рис. 3. Изменение констант пространственного разнообразия при увеличении площади исследованного участка.

I – флора Лаптяяха; *II* – флора Верхний Тамбей. *1* – константа z ; *2* – константа b .

разнообразие КФ подзоны южных гипоарктических тундр на малых участках, которое выравнивается при достижении площади 78.5 км^2 .

На наш взгляд, абсолютное значение константы пространственного разнообразия имеет ограниченное применение в связи с большой зависимостью от размеров площади. Диапазон варьирования для участков внутри КФ Ямала от единицы до нескольких десятков. Однако расчет этой константы – необходимый этап для определения удельного уровня видового богатства – среднего числа видов, приходящегося на единицу площади (константа a в уравнениях Аррениуса и Глисона).

Таблица 11
Уровень видового богатства КФ Ямала и константа
пространственного разнообразия *b*

КФ	<i>b</i>	В расчете на		Фактически найдено на	
		1 км ²	100 км ²	0.8 км ²	113 км ²
Хутыяха	23	140	186	131	181
Лаптаяха	28	145	201	134	191
Хевесе	17.5	155	190	146	187
Мантыто	12	122	146	117	144
Матюйяха	16	121	156	116	147
Верхний Тамбей	7.5	106	121	104	120
Хабейяха	12	92	116	87	113

Таблица 12
Фактически найденное и расчетное число видов в некоторых КФ Ямала

Показатели	Площадь, км ²					
	0.8	3.1	12.6	28.2	78.5	113.1
Лаптаяха						
Фактически найденное	134	168	180	189	191	—
Расчетное						
по Аррениусу	142	158	175	186	201	206
по Глизону	143	159	176	186	198	202
Матюйяха						
Фактически найденное	116	138	143	146	147	147
Расчетное						
по Аррениусу	123	130	138	143	149	152
по Глизону	119	129	139	144	151	154
Верхний Тамбей						
Фактически найденное	104	111	116	119	120	120
Расчетное						
по Аррениусу	105	110	114	117	120	121
по Глизону	105	109	111	116	119	120

Таблица 13
Расчетное и фактическое число видов в объединениях флор

Показатели	Лаптаяха (Л) + Хевесе (Х)	Л+Х+Юрибей (Ю)	Л+Х+Ю+Еръяха
Расчетное число	209	213	216
Фактически найдено	204	215	221

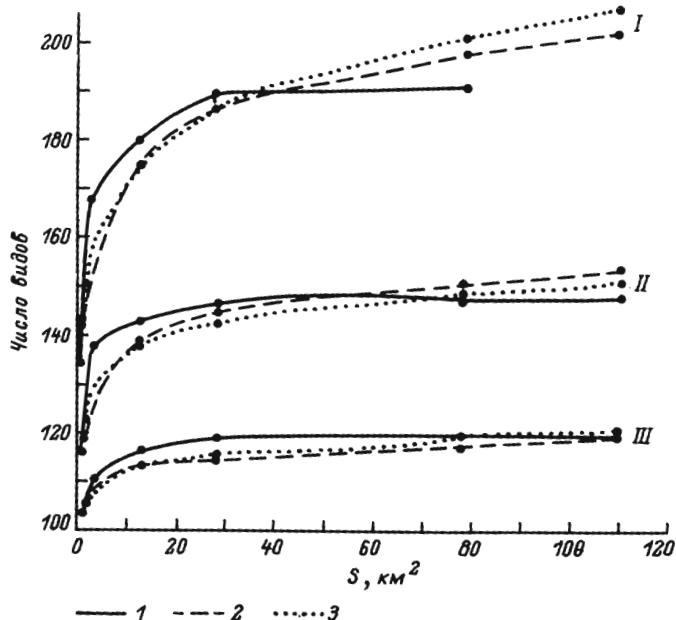


Рис. 4. Эмпирическое (1) и расчетное (2, 3) число видов на участках различной площади в пределах конкретных флор.

КФ: I — Лаптяяха (южные гипоарктические тундры), II — Матюяха (северные гипоарктические тундры), III — Верхний Тамбей (арктические тундры). Рассчитано: 2 — по уравнению Аррениуса, 3 — по уравнению Глисона.

При расчете системы уравнений методом наименьших квадратов (Шмидт, 1980) были получены константы пространственного разнообразия, а затем и константа a удельного уровня видового богатства (табл. 11).

По уровню видового богатства все КФ четко проявляют подзональные различия: удельное богатство КФ южных гипоарктических тундр на 20–35 видов выше, чем северных, а КФ северных гипоарктических тундр на 15–30 выше, чем КФ арктических тундр Ямала.

Цифры, полученные при расчете числа видов на определенную площадь, исходя из вычисленных констант b и a , показали неплохое соответствие эмпирическим данным, однако постоянно имеет место завышение расчетного числа видов для малых площадей (в нашем случае 0.8 км^2), занижение для средних (3.1 км^2 , 12.6 км^2 , 28.2 км^2) и вновь завышение для больших площадей. Расчетное число видов на 100 км^2 оказалось выше числа видов, найденных для всех КФ на площади 113 км^2 (табл. 11, 12; рис. 4).

Экстраполяция данных на еще большие площади показала следующее: если выбрать за основу наиболее богатую КФ Лаптяяха с числом видов 191, то совокупность двух КФ — Лаптяяха и Хевесе должна дать по формуле $y = a \log x$ на площади $x_2 = (78.5 + 113.1)$ 209 видов. Присоеди-

Таблица 14

Флористическая репрезентативность наименьших участков КФ Ямала, рассчитанная методами соприкасающихся участков (А) и наименьших квадратов (Б)

КФ	А			Б		
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i>
Хутыяха	135	40.8	90.7	140	23	95
Лаптаяха	140	57.8	87.0	145	28	94
Хевесе	152	42.5	91.3	155	17.5	97
Мантыго	119	23.8	93.8	122	12	97
Матюйяха	120	37.4	90.3	121	16	96
Верхний Тамбей	105	11.9	96.5	106	7.5	98
Хабейяха	89	22.0	92.4	92	12	96

Примечание. *a* — удельный уровень видового богатства, *b* — константа пространственного разнообразия, *R* — репрезентативность (%).

Таблица 15

Репрезентативность отдельных участков некоторых КФ Ямала

КФ	Площадь, км ²					
	0.8	3.2	12.6	28.2	78.5	113.1
Хутыяха	94.9	95.4	95.8	96.0	96.2	96.3
Лаптаяха	94.0	94.7	95.2	95.4	95.7	—
Хевесе	96.8	96.8	97.0	97.1	97.2	—
Мантыго	97.0	97.1	97.3	97.4	97.5	—
Матюйяха	96.1	96.3	96.6	96.7	96.8	—
Верхний Тамбей	97.8	97.9	98.0	98.1	98.1	—
Хабейяха	96.0	96.3	96.6	96.7	96.8	—

нение к первым двум третьей КФ — Юрибей (Ю) площадью 78.5 км² увеличивает расчетный список до 213 видов. И наконец, присоединение еще одной КФ Ерьяха площадью 70 км² дает общее число 216 видов. Эти значения несколько отличаются от фактических данных в сторону увеличения при соприкасающихся площадях (Лаптаяха + Хевесе) и в сторону уменьшения при объединении флор несоприкасающихся территорий, для которых константа пространственного разнообразия должна быть иной (табл. 13).

Расчет репрезентативности (*R*) участков, выполненный на основе полученных коэффициентов пространственного разнообразия (*b*) и удельного уровня видового богатства (*a*) (табл. 11) по формуле¹

$$R = \left(1 - \frac{\log 2}{\log x + \frac{a}{b}} \right) 100,$$

¹ По: Малышев, 1975; Шмидт, 1980.

показал, что участки КФ площадью 0.8 км^2 репрезентативны на 94–98 % (табл. 14). При расчете констант a и b для двух соприкасающихся площадей (0.8 км^2 и 3.1 км^2) репрезентативность участка 0.8 км^2 несколько ниже (87–96.5 %).

С увеличением площади участков их репрезентативность возрастала незначительно (не более 2%; табл. 15).

Итак, для КФ Ямала характерна высокая степень сходства, большое число общих видов. Общность видового состава КФ увеличивается к северу. Сходство КФ северного блока выше, чем южного, за счет увеличения процента общих видов, повышаются и значения меры включения одной КФ в другую. При сравнительном анализе КФ определенный вес имеют как позитивные, так и негативные различия состава видов, причем в том и другом случае преимущество отдается эколого-географическим плеядам видов.

Ареал-минимум КФ для равнинных флор Ямала значительно меньше принятой стандартной площади 100 км^2 и равен 30 км^2 , а общая площадь значительно превышает ее, достигая 1000 км^2 (а возможно, и более). Площадь выявления КФ постепенно уменьшается с юга на север.

Территориальные выделы КФ мы считаем возможным устанавливать лишь после детального сравнения всех ЛФ – на заключительном этапе работы. В этом случае КФ как естественные флористические выделы дают основу для проведения границ при флористическом районировании. Для получения исчерпывающе полных сведений о составе региональной флоры необходимо сплошное обследование территории методом регулярных проб флоры, соприкасающихся своими границами, так как до 5–6 % видов флоры распространено крайне спорадически.

Качественная характеристика отдельных флористических выделов может быть получена при флористическом обследовании ареалов-минимумов КФ.

Удельный уровень видового богатства КФ Ямала один из наиболее низких для флор Арктической Евразии, однако четко отражает зональные черты КФ.

Репрезентативность даже небольших участков внутри КФ ($< 1 \text{ км}^2$) очень высока, более 94 %.

В заключение приношу благодарность В. М. Шмидту и Б. А. Юрцеву за ценные консультации.