

Загл. с. 88

УДК 581 : 581.9

© Б. А. Юрцев,¹ А. А. Зверев,² А. Е. Катенин,¹ Т. М. Королева,¹
В. В. Петровский,¹ О. В. Ребристая,¹ Н. А. Секретарева,¹
О. В. Хитун,¹ Е. А. Ходачек¹

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛОКАЛЬНЫХ И РЕГИОНАЛЬНЫХ ФЛОР АЗИАТСКОЙ АРКТИКИ

B. A. YURTSEV, A. A. ZVEREV, A. E. KATENIN, T. M. KOROLEVA,
V. V. PETROVSKY, O. V. REBRISTAYA, N. A. SEKRETAREVA,
O. V. KHITUN, E. A. KHODACHEK.
SPATIAL STRUCTURE OF SPECIES DIVERSITY OF LOCAL
AND REGIONAL FLORAS IN ASIAN ARCTIC

¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: yurtsev@IK6026.spb.edu

² Томский Государственный университет, биологический факультет, каф. ботаники
634050 Томск, пр. Ленина, 36
Поступила 17.05.2004

Статья продолжает серию публикаций результатов многолетних (с 1955 г.) флористических исследований Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН в Азиатской Арктике методом конкретных (локальных) флор (Юрцев и др., 2001, 2002). Проводится разносторонний анализ 96 локальных флор (ЛФ) из 6 подпровинций Арктической флористической области в сети пунктов мониторинга биоразнообразия на уровне ландшафта. Данные представлены на картосхемах. Уточняется подзональное положение пунктов ЛФ: при сравнении молодой Ямало-Гыданской подпровинции с 4 подпровинциями Чукотской провинции показано значительно (в 2—3 раза) большее видовое разнообразие ЛФ из одноименных подзон на Чукотке как части Берингии. Постулируются 5 взаимодополняющих подходов к изучению арктобореального (= тундро-таежного) экотона, области наложения краевых зон ареалов криофильных и некриофильных (преимущественно бореальных) видов; здесь наблюдается выклинивание видов деревьев с постепенным обеднением состава и/или исчезновением других древесных жизненных форм (ЖФ), и, в частности, голосеменных, доминирующих в соседней таежной (бореальной) зоне. Начиная с подзоны южных гипоарктических тундр с юга на север сохранение все менее рослых древесных жизненных форм обуславливает истончение «пленки жизни» — жесткого каркаса фитостромы. Систематизируются факторы, определяющие таксономическое (в первую очередь видовое — ВР) разнообразие, его увеличение и поддержание. Методические подходы основаны на структурированной модели региональной флоры как множества конкретных или локальных флор (своего рода квантов или «клеточек» растительного покрова). Это позволяет использовать 2 основных приема: 1) нанесение на карту конкретных значений соответствующего показателя ЛФ в виде круговых диаграмм или чисел; 2) расчет и сведение в таблицу средних значений данного показателя и ошибки средней, отражающей разброс его значений в ЛФ. Проведен таксономический анализ самых богатых ЛФ 5 подпровинций и выявлены внутренние и внешние факторы повышения ВР. Показано, что доля видового разнообразия ЛФ от общего разнообразия фитоценоза более или менее постоянна для одноименной подзоны разных подпровинций при большой разнице в абсолютных величинах (последние резко снижаются с востока на запад и с юга на север). Факторы и способы оценки пространственного разнообразия иллюстрируются на материале анализа ЛФ разных подпровинций. В числе показателей — доля видового разнообразия, ошибка средней ВР, среднее значение попарного различия всех ЛФ данной фитоценоза, распределение самых редких видов (1 встреча в фитоценозе) в совокупности ЛФ.

Ключевые слова: метод конкретных флор, локальная флора, Азиатская Арктика

1689.

Данная статья продолжает публикацию результатов многолетних исследований флоры и растительного покрова тундровых и лесотундровых территорий Азиатской Арктики (начиная с 1955 г.). Большая часть авторов ответственна за данные по локальным флорам одной или нескольких подпровинций Азиатской Арктики: Ямало-Гыданской подпровинции — О. В. Ребристая и О. В. Хитун; Таймырской (оригинальные данные по 2 ЛФ, сведения литературных данных) — Е. А. Ходачек; Континентально-Чукотской — В. В. Петровский, Б. А. Юрцев, Т. М. Королева (Аньюйское нагорье); по о-ву Врангеля — Петровский и Юрцев; Южно-Чукотской подпровинции — Юрцев и Н. А. Секретарева; Берингийско-Чукотской — Юрцев, А. Е. Катенин, Секретарева, Петровский. Руководитель работ по теме и проекту Б. А. Юрцев ответствен за общий план работы, компоновку полученных данных и за их ботанико-географическую и флорогенетическую интерпретацию, он и Петровский — за трактовку критических таксонов. Программное обеспечение (в информационной системе IBIS и ее модификации), а также математическую обработку данных в соответствии с запросами руководителя и участников проекта выполнял сотрудник Томского университета А. А. Зверев. Следуя методу конкретных (или элементарных) флор А. И. Толмачева (1903—1979 гг.) и развивая его в теоретико-методическом отношении, участники работ накопили данные по многим сотням локальных флор (ЛФ) в виде аннотированных в поле списков, нередко дополненных геоботаническими описаниями, списками парциальных флор и ценофлор (Юрцев, 2004). Это позволило выдвинуть и обосновать идею создания в Азиатской Арктике представительной сети пунктов долгосрочного мониторинга биоразнообразия (БР), дающей обзор состояния всех комплексов видов растений (для начала сосудистых) в представительной сети пунктов через достаточно продолжительные интервалы времени (порядка 30—100 лет), с выходом как в прямую регистрацию процессов эволюции, флоро- и филоценогенеза, эндогенных сукцессий, так и в природоохранную систему мер (Юрцев, 1997; Юрцев и др., 2001). В то же время детальное сравнительное изучение базовых ЛФ, существующих в разнообразных, нередко контрастных биоклиматических и экотопических (геогенных) условиях, на территориях с разной природной ситуацией создает условия для реконструкции истории флоры Севера и для прогноза глобальных и региональных изменений растительного покрова. Из всего разнообразия изученных ЛФ в базу данных (БД) были включены с целью апробации метода 96 — из 6 подпровинций 3 провинций Арктической флористической области (АФО) (Yurtsev, 1994) из трех секторов: Западно-Сибирского (Ямало-Гыданская подпровинция), Восточносибирского (Таймырская) и Чукотского (Континентально-Чукотская, Врангелевская, Южно-Чукотская и Берингийско-Чукотская подпровинции, важные составляющие Азиатской Берингии).

В предыдущем сообщении приведены сравнительные данные по видовому разнообразию 96 ЛФ. Большой раздел был посвящен семейственно-видовой структуре ЛФ, флор подпровинций и подзон, анализу спектров семейств, также соотношению отделов сосудистых растений и соотношению некоторых ведущих семейств: сложноцветных и злаков, осоковых и злаков. Было показано, что между секторами Арктики существуют значительные различия по большинству таксономических параметров ЛФ и региональных флор, которые в основном сводятся к значительной бедности молодых флор Западно-Сибирской Арктики, пережившей в плейстоцене обширное оледенение и морские трансгрессии, и высокому по арктическим меркам таксономическому разнообразию флор Берингии (Юрцев, Королева, 2004); отмечается также значительно большее продвижение в область холодного арктического климата многих комплексов растений на Чукотке, устойчивость соотношений ряда элементов флоры и т. д.

Зональная ситуация в модельных пунктах мониторинга

В настоящее время в рамках нескольких международных проектов ведется оживленное обсуждение зонального деления Арктики, отправным пунктом которого стала статья Б. А. Юрцева по его докладу в 1992 г. в г. Боулдер (США) на международном совещании по классификации растительности Арктики (Yurtsev, 2004). В статье было предложено деление циркумполярной тундровой зоны на 5 ботанико-географических подзон (2 — с двумя вариантами) и АФО — на 22 подпровинции, относящиеся к 6 провинциям, с подробным обоснованием. В дальнейшем в рамках проектов «Панарктическая флора» (PAF) и «Карта растительности циркумполярной Арктики» (CAVM) в схему Б. А. Юрцева был внесен ряд изменений, хотя общая основа ее сохранилась. Подробное обсуждение пунктов полемики дается в статье Б. А. Юрцева (Yurtsev, 2004), здесь же мы приводим 3 картосхемы (рис. 1—3), где обозначена принадлежность каждого пункта мониторинга к конкретной подзоне.

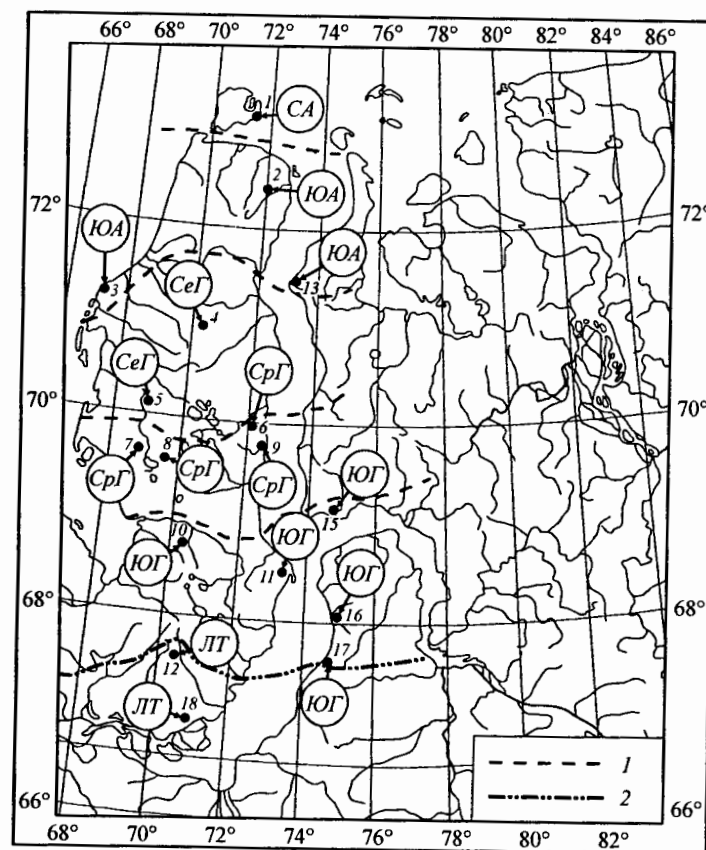


Рис. 1. Подзональная ситуация в пунктах сети мониторинга биоразнообразия на уровне локальных флор Ямало-Гыданской (Западно-Сибирской) подпровинции Западноевразийской провинции Арктической флористической области.

1 — граница между подзонами; 2 — южная граница Арктической флористической области. Подзоны: ЛТ — северной лесотундры; СА — северных арктических тундр; СеГ — северных гипоарктических тундр; CpГ — средних гипоарктических тундр; ЮА — южных арктических тундр; ЮГ — южных гипоарктических тундр. Названия пунктов приведены под теми же номерами, что и в предыдущей публикации данной серии (Юрцев и др., 2001).

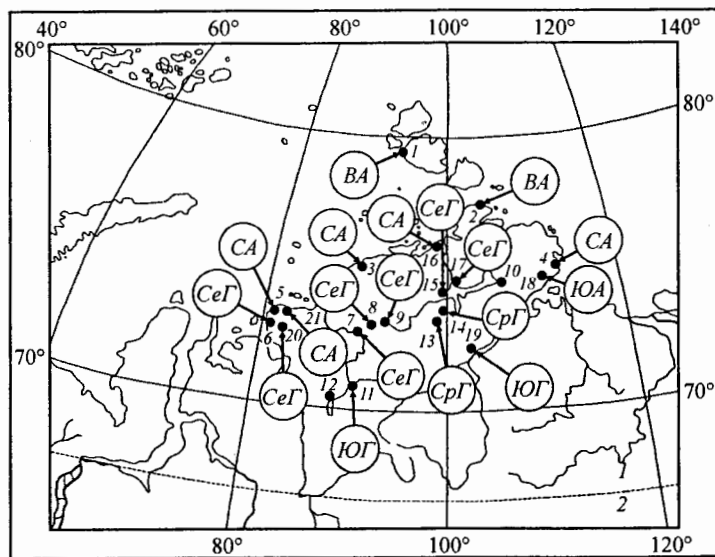


Рис. 2. Подзональная ситуация в пунктах сети мониторинга биоразнообразия на уровне локальных флор Таймырской подпровинции Восточно-Сибирской провинции Арктической флористической области.

Подзоны: ВА — высокоарктических тундр («полярных пустынь»), остальные обозначения те же, что и на рис. 1 (акронимы в кружках).

На рис. 1 показана ситуация на Ямале и западе Тазовского и Гыданского полуостровов. Крайняя обедненность флоры о-ва Белого, вероятно, отчасти связана с малым фациальным разнообразием ландшафта, отчасти с молодостью суши (Ребристая, 1995). Слабо проявляется различие между северными и средними гипоарктическими тундрами. В каждой подзоне гыданские ЛФ (а на Ямале — те, что на высоких суглинистых расчлененных террасах) флористически богаче «песчаных» ямалских. ЛФ Сюнай-Сале, как и менее богатая ЛФ Хадата, относится к северной лесотундре: она обогащает флору Ямала примерно на 40 видов и едва ли относится к собственно Арктике. По данным О. В. Ребристой, к северной лесотундре принадлежало еще несколько флор, однако деятельность человека (сведение древостоя) способствовала усилению тундровых черт растительности и флоры (феномен «антропогенной южной гипоарктической тундры» довольно устойчивый, который в настоящее время можно наблюдать в разных секторах Азиатской Арктики). Наиболее уязвимым (наименее стойким, хотя и центральным по значению) компонентом лесотундровых ландшафтов являются виды деревьев, в данном случае *Larix sibirica* и *Betula tortuosa*.

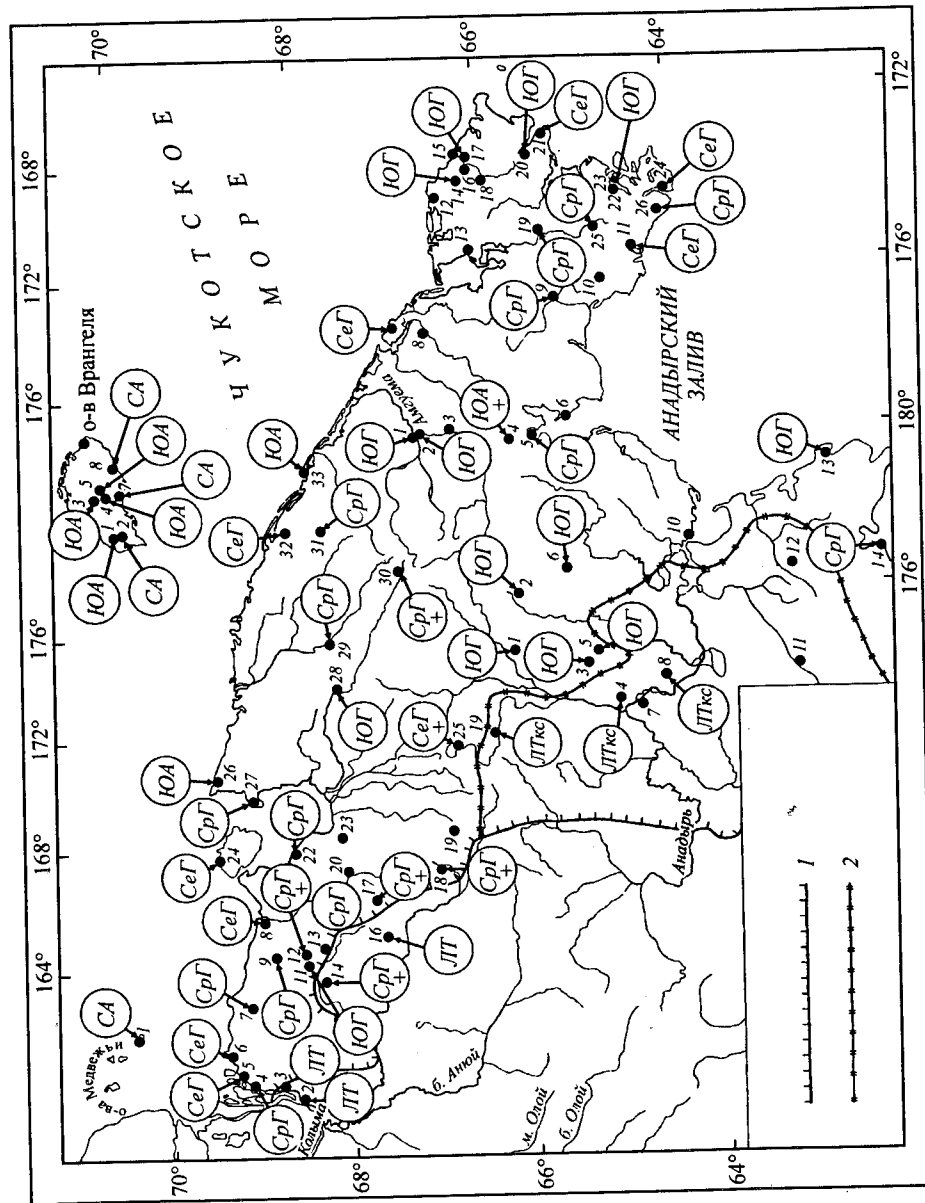
Рис. 2 отображает ситуацию в сети пунктов мониторинга на Таймыре и Северной Земле. Здесь хорошо представлены самые северные подзоны — высокоарктических тундр (= зона полярных пустынь в трактовке ряда авторов; 2 ЛФ) и северных арктических тундр (4 ЛФ). К лесотундре приравнивается район урочища Ары-Мас (известный лиственный остров из *Larix gmelinii*, самый северный на Земном шаре). По одному пункту ЛФ представляют южные арктические тундры, иногда относимые к северному варианту «типичных тундр» (Матвеева, 1998), и южные гипоарктические — последние, впрочем, охватывают и тундровое окружение в районе Ары-Маса.

«Полярные пустыни» — там, где они представлены зрелыми сукцессионными фазами, близкими к климатическому климаксу, вполне отвечают всем существенным признакам тундрового типа растительности (Юрцев, 1991) и нами рассматриваются как высокоарктические тундры; спорадическое присутствие деревянистых растений — простратных кустарничков и подушковидных — имеет место даже во внутренних частях крупных «полярнопустынных» островов (острова Большевик и Элсмир), хотя это и не облигатный признак. Иногда «полярные пустыни» представлены узкой полосой в зоне постоянных туманов — береговым эффектом на северном побережье (мыс Челюскин на Таймыре, Земля Пири на севере Гренландии) шириной в несколько километров (Вау, 1997). Флористически многие варианты северных арктических тундр (особенно те, что лишены деревянистых растений) очень близки к «полярным пустыням»; здесь представлены и все высокоарктические виды.

Южные арктические тундры при значительной (в среднем) сомкнутости растительной дернины (что иногда можно наблюдать и в полярных пустынях), как правило, лишены гипоарктических олиготрофных видов кустарничков; асс. *Nylosio-Caricetum arctisibirici*, описанная из подзоны типичных тундр, в южных арктических тундрах представлена своим северным вариантом. Для южных тундр ряда секторов Арктики отмечается повышение активности аркто-гольцового (метаарктического) гемипростратного вечнозеленого кустарничка *Cassiope tetragona*; то же установлено Е. А. Ходачек (2004) на северо-западном Таймыре (бассейн р. Леновой). Разграничительная полоса между подзонами южных арктических и северных гипоарктических тундр на Таймыре условно проходит по водораздельному гребню гор Бырранга — на южном макросклоне уже появляются гипоарктические кустарнички и кустарники (в том числе *Betula nana*), тогда как в южных арктических тундрах из гемипростратных кустарничков кроме кассиопеи встречается только *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*. Разграничение северных и средних гипоарктических тундр здесь также нерезкое — к югу от Таймырского оз. выявлены контуры *Alnus fruticosa*; к северу от озера обнаружены также горные анклавы древовидной *Salix alaxensis* (Поспелова, 2002). В южных гипоарктических тундрах (на равнине) появляются угнетенные особи *Larix sibirica*, ольховник на водоразделах, кроме кустарниковых (ерниковых, ивняковых) тундр — контуры кочкарных тундр с *Eriophorum vaginatum*. Особенность плакорных и неплакорных южных гипоарктических тундр Таймыра — насыщенность их эвтрофными аркто-альпийскими видами, что объясняется в значительной степени повышенным содержанием кальция в рыхлых четвертичных отложениях (моренных, ледниковых и аллювиальных): источником их являются базальты Пutorана и карбонатные горные породы Бырранга. Поэтому южные тундры Таймыра выглядят севернее таковых Ямала и районов выходов кислых горных пород континентального сектора Чукотки. Для некоторых районов этой подзоны на Таймыре характерна простратная форма *Larix gmelinii* (Е. Б. Поспелова, личное сообщение).

Чукотская тундра, трактуемая в ранге Чукотской провинции АФО, включающая 4 подпровинции (8 округов), вместе с Аляской — центральная часть Берингии, представляет ряд специфических проблем, так или иначе связанных с ее самобытной природной историей и геогенной историей данного сектора. Кратко назовем их в последовательности с севера на юг.

О-в Врангеля находится в полосе арктических тундр, в основном относящихся к подзоне северных арктических тундр (САТ), за исключением серии не крупных анклавов в западной и центральной частях, которые мы рассматриваем как анклавы подзоны южных арктических тундр (ЮАТ); северо-восточная и восточная части



острова (Восточное плато и основная часть тундры Академии) представляют собой особо суровый флористически обедненный вариант северных арктических тундр (Петровский, 1988). Подчеркнем высокую континентальность климата о-ва Врангеля, особенно в анклавах. Разночтения сводятся к тому, что флора острова исключительно богата, что слабо увязывается с низкими летними (июль) среднемесячными температурами: 3.6 °С на побережье бухты Сомнительной, где метеостанция находится в 100 м от берега моря на высокой (до 6 м над ур. м.) некарбонатной расчлененной террасе с плакорной растительностью, и даже всего 2.4 °С в бухте Роджерс (пос. Ушаковский), где метеостанция расположена в основании галечной косы и может испытывать дополнительное охлаждение за счет морских туманов.

На аллювиальной слабо наклоненной террасе в бухте Сомнительной имеет место значительный градиент в макроклимате и составе флоры, с пиком богатства на стыке равнины и шлейфа южного склона гор (Юрцев, Петровский, 1984; Юрцев, 1998а), однако и на том уровне удаленности от берега, где находится полярная станция, мы имеем достаточно богатую флору с участием степных реликтов (*Carex duriuscula* С. А. Меу. и др.). Именно высокое видовое разнообразие сосудистых растений дало основание ряду авторов (Elvebakk et al., 1999; Razzhivin, 1999) приписывать данные приморские тундры острова к южным арктическим, а анклавы в западной и центральной частях — даже к типичным тундрам (= северным и средним гипоарктическим). Еще один аргумент за последнее — наличие в отрицательных элементах рельефа «анклавов» сообществ очень низких кустарниковых тундр из *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, местами и *Salix glauca*. Система аргументов против подобной трактовки приведена в статьях Б. А. Юрцева (1987, 1989; Yurtsev, 1994, 2004). Резкое доминирование (доля подзоны СА 0.75, 0.70 в анклавах) криофильных видов, высокоарктический набор сообществ и их почв, выпадение или явно реликтовые позиции (в том числе низкий балл активности) гипоарктических мелкодревесных форм не позволяют отнести растительный покров побережий острова к южным арктическим, а тем более к «типичным» тундрам. Как уже отмечалось в предыдущих двух статьях данной серии, наиболее важная причина повышенного флористического богатства арктических тундр Берингии — ее «спокойная» история как «флорогенетической лаборатории» арктических тундр — с позднего неогена, при сохранении континентальности климата, разнообразие местообитаний и периодические связи в эпохи осушения шельфа с близкими и удаленными гористыми и равнинными территориями двух материков.

Узкая полоса южных арктических тундр материковой Чукотки (на участке от мыса Шелагского до устья р. Амгуэмы) представляет гумидный вариант данной подзоны (Юрцев, 1998б), как и самый северный выступ северного побережья Аляски (район Барроу—Прудобэй). Арктические тундры могли сформироваться здесь лишь после затопления шельфа Восточно-Сибирского и Чукотского морей, когда полоса плотных береговых туманов вплотную придвинулась к подножию северных отрогов Чукотского нагорья, что привело к вымиранию менее устойчивых к хо-

Рис. 3. Подзональная ситуация в пунктах сети мониторинга биоразнообразия на уровне локальных флор Чукотской провинции.

Континентально-Чукотская подпровинция (пункты 1—33), Врангелевская (1—8), Южно-Чукотская (1—14), Берингийско-Чукотская (1—26). Расшифровка номеров в цитируемой выше публикации. Границы: 1 — северный предел лиственничной лесотундры и северной тайги, 2 — граница между подзоной крупных стлаников и тундровой зоной (Арктика). ЛТКС — пункты в подзоне крупных стлаников. Плюсы в кружочках означают, что уровень долин на территории локальных флор 400—500 м над ур. м. Номера пунктов в каждой подпровинции начинаются с единицы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

лодному климату компонентов флоры горных гипоарктических тундр. В отличие от наиболее распространенных на островах вариантов арктических тундр, находящихся в условиях с более сухим климатом, здесь широко развиты процессы заболачивания, формирования торфянистой дернины; флора лишена множества высокоарктических элементов, но относительно обогащена растениями горных тундр, такими как *Diapensia obovata*, *Novosieversia glacialis* и многими другими и в целом значительно беднее ЛФ о-ва Врангеля.

Следующая к югу полоса северных гипоарктических тундр *sensu stricto* (отделяемая от более широкой полосы средних гипоарктических = типичных тундр) к западу от мыса Шелагского и восточнее устья р. Амгуэмы выходит к морскому побережью. К востоку от устья р. Неттавеем она прерывиста, но выражена на восточном побережье Чукотского п-ова от Уэлена до пос. Лаврентия и также на юго-восточном выступе полуострова южнее Сенывинских горячих ключей: здесь она включает ряд крупных фиордов, таких как залив Румилет, район мыса Чаплино, бухта Провидения и восточную часть южного побережья до района пос. Энмелен. Примечательная особенность северных гипоарктических тундр Чукотки — полное выпадение прямостоячей формы роста кустарников *Salix pulchra* и *S. lanata* subsp. *richardsonii*, даже в пойме не превышающей 20—30 см. Флоры теряют многие гипоарктические и бореальные элементы и несколько обеднены: активность гипоарктических олиготрофных видов понижается за счет усиления криофитов, что сказывается и на видовом составе более редких здесь кочкарнопушицевых тундр. Южные контуры данной подзоны обязаны своим существованием атмосферной циркуляции с сильной южной и восточной составляющей, а сама полоса плотных туманов может иметь ширину всего в несколько километров (в случае фиордовых долин значительно больше). Разница в климатических показателях с соседней подзоной средних гипоарктических тундр может заключаться в гидротермических соотношениях, например, в значительно большем годовом (или летних среднемесячных) количествах осадков при той же сумме положительных среднемесячных температур.

Подзона средних гипоарктических (= типичных) тундр занимает наибольшие площади на Чукотке, в том числе на полуострове (хотя реально приходится вычитать площади более холодных и высоких горных массивов). Особенность средних гипоарктических тундр Чукотки — преобладание по площади на увалистых водоразделах и высоких террасах горных долин с отложениями суглинков различного генезиса (и нередко по-разному интерпретируемых, частично — как лессы) кустарничково-кочкарнопушицевых (с *Eriophorum vaginatum*, в гористых районах со значительным участием *Carex lugens*) сфагновых тундр; гипоарктические олиготрофные кустарнички и низкие кустарники, в том числе *Betula exilis* и *Salix pulchra*, селятся на кочках. Кочкарные тундры двух подзон — средних и южных гипоарктических тундр — почти не отличаются, однако на экотопах с хорошим дренажем (окраины террас, склоны озерных котловин и т. п.) во второй подзоне развиты сообщества гипоарктических олиготрофных кустарников, в том числе ерниковые тундры, а на крутых многоснежных склонах нередко можно видеть значительные массивы зарослей *Alnus fruticosa*. В депрессиях рельефа обычны кустарники ив, а в поймах рек — более высокие их роши (в крупных таликовых зонах с господством *Salix alaxensis*, *S. boganidensis*, *S. schwerinii* и даже *Chosenia arbutifolia*).

В подзоне средних гипоарктических тундр общая роль кустарниковых сообществ резко сокращена — ерники замещаются ерничками с высотой куртин *Betula exilis* 10—30 см; ольховник встречается редко и не во всех ЛФ; ивняки вне пойм встречаются сравнительно реже и, как правило, содержат нивальные элементы; ивняки из *Salix alaxensis* и *S. boganidensis* с более чахлым верхним ярусом; по срав-

нению с южными гипоарктическими тундрами возрастает роль криофильных элементов в тундровых сообществах, а вблизи «полюсов экологических осей» можно встретить сообщества вполне арктического типа, например, дриадовые и кассиопейные тундры без заметной примеси гипоарктических видов.

В правильной широтной последовательности средние и южные гипоарктические тундры сочетаются на Центральной Чукотке, однако доминирование низких кустарников и кустарничков, связанное отчасти с малоснежностью зим на Западной Чукотке, придает первым известное физиономическое сходство с «типичными» тундрами даже в прямом соседстве с предтундровыми лиственничными редколесьями. Это нередко бывает связано с «ветроударными» местоположениями, иногда — с эффектом экотона «лес—тундра» и, по-видимому, такие участки, граничащие с редколесьями, правильнее относить к «южным тундрам» по совокупности характеристик, включая соотношение широтных фракций, наличие ерниковых (кустарниковых) тундр и зарослей ольховника, характер пойменной растительности и с поправкой на амплитуду абсолютных высот. Таковы, по-видимому, все ЛФ в Анюйском нагорье, примыкающие с севера к границе лиственничных редколесий. В секторе Центральной и Южной Чукотки последняя почти целиком принадлежит к подзоне южных гипоарктических тундр (за вычетом высоко поднятых над уровнем моря участков, как, например, истоки р. Паляваам или оз. Эльгыгыт-гын), тогда как Центральная Чукотка, кроме полосы побережья, относится к средним. Признаком континентальности климата южной гипоарктической тундры являются спорадически встречающиеся на склонах рошицы низкой *Betula cajanideri* (обычно в сочетании со степными участками), а также чозениевые и тополевые роши в крупных сквозных таликах поймы. Здесь всюду плакорные местоположения заняты кочкарными тундрами, а на дренированных местоположениях обычны ерниковые тундры. Наконец, в восточной части Чукотского п-ова с разнообразным гористым рельефом и разнообразной литологией (включая два флористически отличающихся района с выходами известняков) и сложной атмосферной циркуляцией южные гипоарктические тундры образуют анклавы разного размера. Их отличительные признаки: 1) незначительная роль кочкарно-пушицевых тундр; 2) доминирование кустарниковых тундр на защищенных от зимних и летних ветров склонах северных и северо-восточных экспозиций, с господством ив и в отдельных районах — ольховника; 3) очень скромная роль *Betula exilis*; сокращение набора ив — отсутствие *Salix krylovii*, *S. anadyrensis*, *S. boganidensis*; 4) появление целого ряда бореальных реликтов, включая таежные амфиокеанические в Арктике (*Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Pyrola minor* и др.), сочетается с повышением разнообразия криофитов во флоре, включая стенохорные берингийские эндемики, и доминирование в тундровых сообществах ряда преимущественно американских видов и рас (*Dryas punctata* subsp. *alaskana*, *D. ajanensis* subsp. *beringensis*, *Salix brachycarpa* subsp. *nipocladia*); 5) появление в реликтовом состоянии компонентов Юконского пойменного леса: *Populus balsamifera* (Катенин, 1980; 1993), *Viburnum edule*, *Polygonum alaskanum*, *Hedysarum americanum*. К южным гипоарктическим тундрам мы относим и северо-восточный «клин» в пределах Корякского нагорья (без кедрового стланика), но с районом мыса Наварина и южной части оз. Пекульнейского связана инверсия — появление здесь крупного контура средних гипоарктических тундр; 6) в приберингийском секторе Чукотки повышается роль океанических элементов во флоре и лугово-травяных сообществ в растительности.

Наконец, мы вслед за В. Б. Сочавой выделяем в качестве самостоятельной подзоны, уникальной для северо-восточно-азиатского сектора, подзону крупных стла-

ников с дифференциальным видом *Pinus pumila* (из секции *Cembrae* подрода *Proxylon*); значительную роль здесь также играют *Betula middendorffii* (*B. divaricata*) и *Alnus fruticosa*, но последний местами играет заметную роль и в подзоне южных гипоарктических тундр. *Pinus pumila* обладает в благоприятных условиях огромной ценотической мощью, образуя труднопроходимый ярус до 5—6 м выс., трактуемый частью авторов как формация темнохвойной тайги (Сочава, 1956; Беликович, 2001), хотя правильнее сопоставлять ее с формацией стлаников, характерной для верхней окраины пояса темнохвойных лесов и субальпийского (подгольцового) пояса на бореально-альпийском градиенте; сопоставление с кустарниковыми тундрами (Александрова, 1977; Матвеева, 1998) также едва ли правомерно. По существу это подгольцовый пояс востока Северной Азии, занявший зональные позиции на определенном этапе похолодания климата. По теплообеспеченности лета (сумме положительных среднемесячных температур) подзона крупных стлаников не отличается от полосы приколымских лиственничных редколесий; отличия касаются годовой суммы осадков и их распределения по сезонам (циклоническая бурная зима с оттепелями и ветровым переносом снега). В распределении местобитаний между разными стланиками *Pinus pumila* захватывает участки с глубоким протаиванием и прогревом субстрата (большой частью легкого механического состава), ольховник — более снежные, позднее протаивающие склоны, *Betula middendorffii* — места пожаров; что же касается суглинистых влажных террас — здесь развиты кочкарные тундры несколько иного облика — с *Carex globularis*, более высокими кустарничками, иногда — угнетенным подростом трех упомянутых видов стланика.

Бореально-арктический (таежно-тундровый) экотон

Основной, самый значимый ботанико-географический рубеж в пределах создаваемой сети пунктов мониторинга проходит между циркумполярными Арктической и Бореальной областями. Ранг его частью исследователей понижается до такого подобласти (Камелин, устное сообщение в 2003) или провинции (Тахтаджян, 1978) либо же трактуется как состоящий из аналогичных межпровинциальных рубежей самостоятельных аркто-бореальных провинций. При этом наша сеть ориентирована на охват биохорологического (фитохорологического) разнообразия Азиатской Арктики, тогда как отдельные пункты из Бореальной области привлекаются для сравнения и выявления флористической специфики Арктики — завершения широтных профилей.

В двух предыдущих статьях (Юрцев и др., 2001, 2002) мы при сравнении разных долготных секторов Азиатской Арктики (в ранге подпровинций АФО) включали данные по не арктическим ЛФ (таежным и крупностланиковым), которые в принятой здесь системе терминов, соответствующей международной, могут именоваться субарктическими. На данном этапе необходимо определить объем флоры, без включения в нее видов и подвидов, пока не найденных в Арктике (по крайней мере, в рамках данной сети мониторинга).

Начнем с общей концепции биогеографических границ (рубежей), где в норме должна происходить смена географически замещающих (корреспондирующих) комплексов видов (в нашем случае бореальных и арктических). Вместе с тем стало прописной истиной утверждение, что фитохории разграничены не по линейке — экологические амплитуды корреспондирующих видов перекрываются, т. е. налегают в зоне контакта, образуя экотон. Таким образом, возможность сосуществования

заменяющих видов и их комплексов шире той, что реализуется в природе — непосредственной причиной смены зачастую является экологический контраст по каким-то третьим факторам либо неодинаковая конкурентоспособность, усиленная симбиотическим альянсом. Так, смена бореальных видов арктическими большей частью осуществляется в широкой полосе экотона, что может ускоряться неодинаковым отношением тех и других к органогенной «подушке», кислотности почвы, что иногда ясно заметно. Так, на левобережье р. Малый Анюй в истоках р. Баимки на сопках, сложенных юрскими базальтами, травяно-кустарничковый ярус в редколесьях *Larix cajanderi* поддерживает набор типичных компонентов цветковых богаторазнотравно-кассиопеиной тундры (с *Cassiope tetragona*). В том же поясе на гранитоидах в лиственничниках с *Pinus pumila* кустарничково-лишайниковых можно было видеть всего несколько видов кустарничков и кустарников, из трав — лишь полупаразитирующего на березке *Pedicularis labradorica*. Достаточно насыщен горнотундровыми видами и травяно-кустарничковый ярус лиственничников и ольховников на базальтовом плато Путорана. Это объяснимо эвтрофностью многих горнотундровых трав и кустарничков, тогда как крайняя выщелоченность почв Гипоарктического пояса препятствует широкому расселению эвтрофных криофитов. Отсюда структура зоны бореально-арктического экотона двойная: в северной полосе фон образуют тундровые виды с вкраплением островков редколесий («северная лесотундра»), южнее соотношение обратное; другой характерной чертой лесотундрового экотона является регулярное участие в нижних ярусах сообществ деревьев арктоальпийских видов трав и кустарничков, в основном исчезающих еще южнее. Аналогичные соотношения подмечены в подгольцовом поясе горного узла Сунтар-Хаята (Юрцев, 1964, 1968) и генерализованы как наиболее общий критерий выделения субальпийского экотонного пояса там, где наличие субальпийских стлаников или высокотравья наблюдается лишь на некоторых экотопах или же они отсутствуют. Это подтверждено в дальнейшем наблюдениями в разных горных системах северо-американских Кордильер, гор Южной Сибири, внутренней Азии. При этом смена криофитов некриофитами «размывается» наличием комплекса гемикриофитов, находящихся свой оптимум как раз в полосе экотона.

Существуют разные подходы к логическому оформлению этих соотношений в системе зональности или поясности (одномерное районирование): 1) зона или пояс экотона делится между арктической (тундровой, альпийской) зоной и бореальной поровну: южная (нижняя) лесотундра включается в бореальную, северная (или верхняя) — в арктическую или альпийскую; 2) весь экотон присоединяется к северной или верхней зоне — бореальная фитоценоза остается очищенной от криофитных примесей; 3) весь экотон придается к бореальной зоне или поясу, оставляя арктическую или альпийскую зону (пояс) более или менее монолитной; 4) экотон объявляется самостоятельной субарктической зоной; 5) зона аркто-бореального экотона продлевается к северу за пределы границы редколесий в рамках распространения и высокой активности гипоарктических и аркто-бореальных видов не деревьев, с пиком как раз у северной границы леса. Каждый из перечисленных подходов имеет свои резоны. Авторы статьи как представители науки о тундрах приурочивают главный рубеж к физиономически наиболее значимой границе северных редколесий, оставляя в составе Арктики холодную безлесную зону, противостоящую всем остальным (не аридным) территориям планеты, прежде всего, с экстремальным холодным климатом (от регионального до наноклимата отдельной кочки или «подушки»), сокращенным периодом вегетации, сжатием витасферы и фитостромы, ступенями которого и являются подзоны тундровой зоны, также с универсальным холодильником «вечной мерзлоты» и т. д. Здесь существенно видоизме-

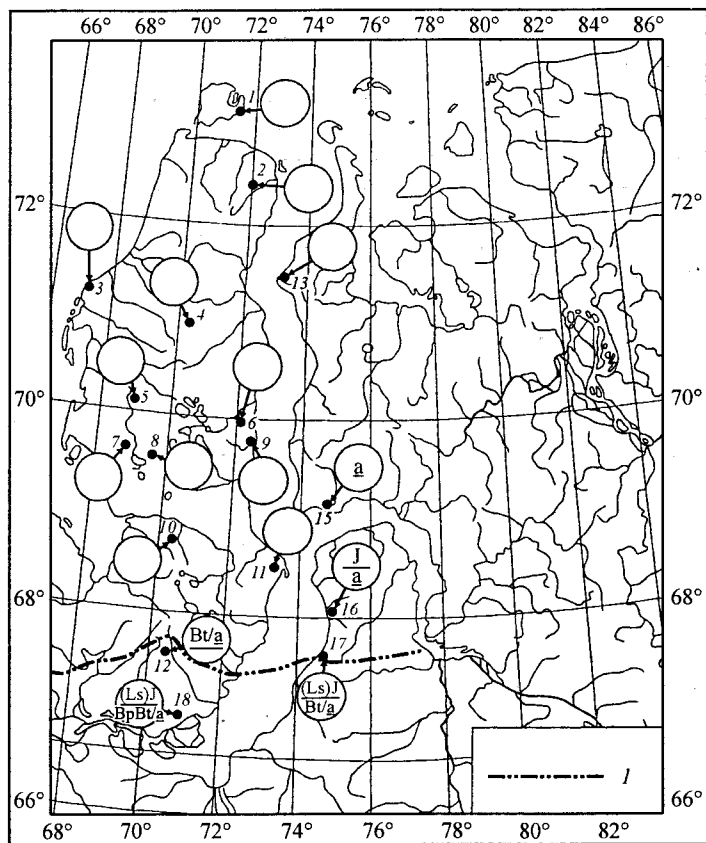


Рис. 4. Распространение хвойных, лиственных древесных (внепойменных и пойменных) видов и кустарниковой ольхи в Ямало-Гыданской подпровинции Арктической флористической области.

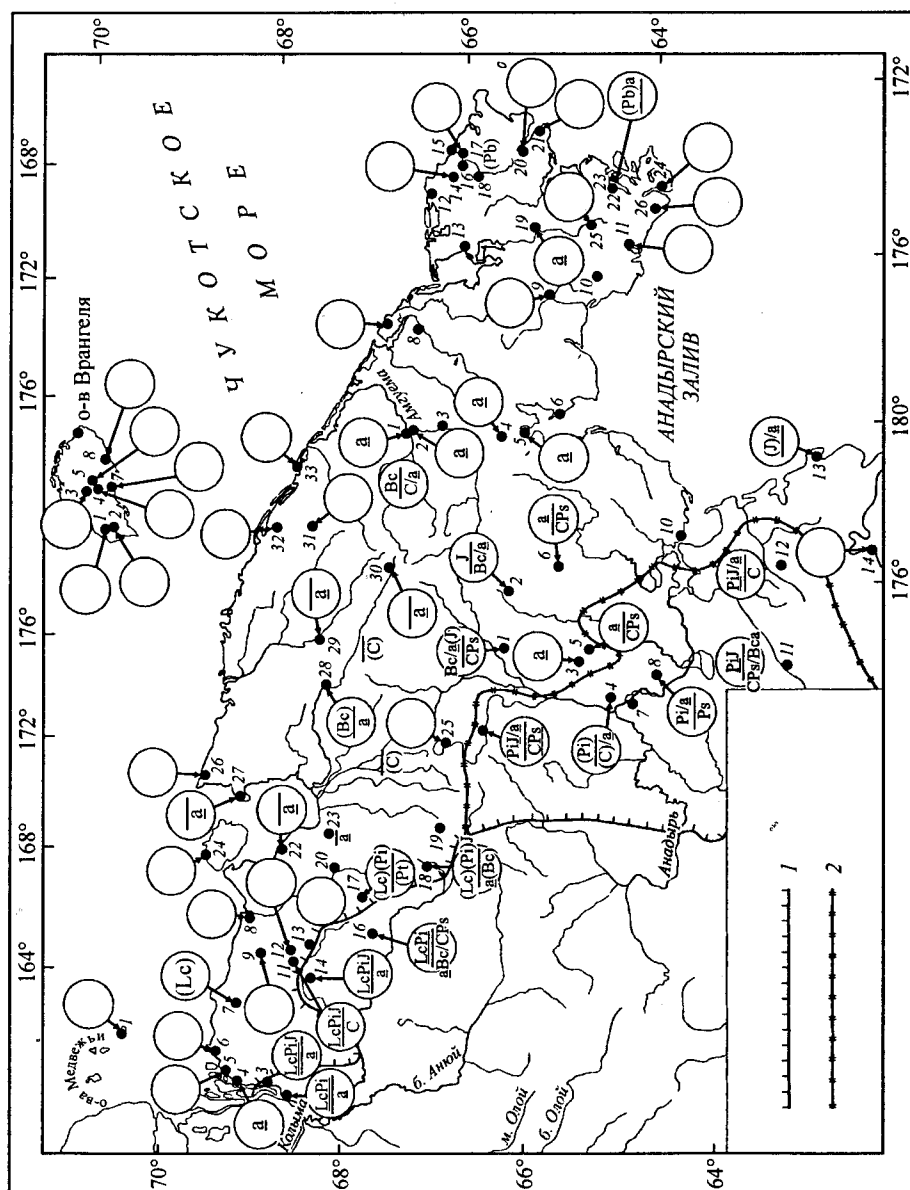
Названия пунктов мониторинга, как на рис. 1. Древесные породы: Bt — *Betula tortuosa*; Bp — *B. pubescens*; а — *Alnus fruticosa*, Ls — *Larix sibirica*; J — *Juniperus sibirica*.

наются факторы, модусы и направления эволюции, что находит свое отражение и в спектре жизненных форм, в частности в спектре деревянистых растений — явных потомков лесных деревьев, с примитивным механизмом загрузки и разгрузки тонких жилок (Гамалей, 2000). Особенный контраст с соседней циркумбореальной областью определяется практическим отсутствием в АФО вне упомянутого экотона целого отдела голосеменных — как раз того мегафилума, что определяет лицо бореальной (таежной) зоны. Что же касается эндемизма АФО, то он количественно не очень велик и невысокого ранга (чего же еще можно ожидать от флоры молодой природной области?), но тем не менее существует и в благоприятных условиях (о-в Врангеля) превышает 30 видов (свыше 80 видов в Чукотской провинции). При этом многие эндемики АФО — циркумполярные или другие эврихорные виды. Наши данные о распределении видов деревьев (в любой форме роста, любом состоянии и возрасте) на территории Азиатской Арктики в пунктах мониторинга (рис. 4, 5) подтверждают вышеприведенное утверждение о том, что хвойные в Арктике в основном не выходят за пределы экотона, ограничиваясь пограничными с ним ландшафтами и их ЛФ.

На рис. 5 отражено распределение в сети пунктов (43) мониторинга 3 комплексов древесных растений: I — хвойный (*Larix cajanderi* — дерево, наиболее устойчивое к ультраконтинентальному климату и многолетней мерзлоте; *Pinus pumila* — кедровый стланик; оба из сем. *Pinaceae*); II — березово-древесный (*Betula cajanderi* из секции *Verrucosae*, сем. *Betulaceae*: небольшие рощицы низких деревьев в западинах южных склонов, чередующиеся со степными выступами; в крайних условиях кусты до 2 м в ярусе кустарников, «подстриженные» ветрами и лосем; в верховьях р. Малый Кепервеем на степном южном склоне встречаются стерильные корнеотпрысковые клоны осины *Populus tremula*); III — пойменные древесные *Salicaceae* в таликовой зоне пойм крупных рек: 3а) *Chosenia arbutifolia* (основной доминант верхнего древесного яруса); 3б) — *Populus suaveolens* (менее толерантный к холодному климату, более редкий, усиливается на более поздней стадии «мезосерии»). На картосхеме не показаны еще 2 комплекса древесных *Salicaceae* из рода *Salix*: 3в) *Salix udensis*, *S. schwerinii* (невысокие немногоствольные деревца таликовых зон, более обычные, чем чозения); 3г) *Salix alaxensis*, *S. boganidensis* (иногда достигающие размеров видов группы 3в, но менее чувствительные к условиям таликов, более холодостойкие горные виды, нередко выходящие за пределы поймы). Значком «а» отмечены пункты, где встречается *Alnus fruticosa* — характерный вид подзоны южных гипоарктических тундр, редко заходящий и в подзону средних. Значком «Bp» показаны реликтовые местонахождения американского бореального вида *Populus balsamifera* (стерильные корнеотпрысковые клоны; см.: Катенин, 1980, 1993).

На картосхеме рис. 5 отображена смена ситуаций с запада на восток в последовательных секторах экотонной полосы. «За кадром» остаются болотистое низменное побережье и дельта р. Колымы с редколесьями угнетенной *Larix cajanderi*. В следующем секторе (Анойское нагорье с его северными отрогами) северная окраина арктобореального экотона образована хвойным комплексом с доминированием *Larix cajanderi*, местами на южных склонах — *Pinus pumila*. Подзональная ситуация варьирует от лесотундры, где небольшие рощицы лиственницы и контуры кедрового стланика на склонах разделены фоновыми тундрами, до охарактеризованной выше южной гипоарктической тундры с вкраплением хвойных в защищенных, хорошо дренированных экотопах. Полоса эта узкая и быстро сменяется «чистой» тундрой. Примером локального заноса на небольшое расстояние является нахождение чахлах ветровых форм лиственницы в верховьях р. Лельвергыгын (рис. 3, 7). Склоновые рощицы березы не встречаются (но есть одна находка порослевой осины), пойменные рощицы тополя и чозении очень редки.

С поворотом границы лиственничных редколесий на юг при приближении к Чукотскому морю, к югу от 66° с. ш. господство в экотоне к западу от хр. Пекульней переходит к *Pinus pumila* и *Alnus fruticosa*, *Larix cajanderi* исчезает; на южных склонах под защитой от восточных ветров с Берингова моря (главного источника осадков) встречаются реликтовые степные сообщества с *Artemisia frigida*, на пойменных таликах обычны рощи чозении, иногда с примесью тополя, севернее — в области стыковки меридионального хр. Пекульней с основным массивом Чукотского нагорья (Центральной Чукотки) из хвойных остается только *Juniperus sibirica*; вместе с ним на южных склонах встречаются рощицы низкой *Betula cajanderi* в сочетании со степными сообществами на выступах склонов; в поймах крупных горных рек, помимо обычных *Salix alaxensis* и *S. boganidensis*, встречаются чозениевые рощи, иногда с *Populus suaveolens*, *Salix udensis*, *S. schwerinii*. В более глубоких межгорных котловинах и долинах Центральной Чукотки эта ситуация (континентальный вариант южной гипоарктической тундры) распространяется на реки левобережья р. Амгуэмы (включая Телекайскую рошу: Кожевников, 1974) вплоть до



устья р. Якитыки, а своеобразный вариант с *Betula cajanderi* в форме роста кустарника, но с менее пышными пойменными ивняками и с наиболее богатыми степными колониями встречен в среднем течении р. Паляваам (Юрцев, Кучеров, 1993). Контакт со средними гипоарктическими тундрами сложный: южные их контуры приурочены к более высоким горным поднятиям и к правобережью р. Петгымель, расположенной севернее. Общий вывод из вышеприведенного обзора: резкий характер арктического (тундрового) фланга арктобореального экотона, образованного *Larix cajanderi* и *Pinus pumila*.

Известно, что раннеголоценовое потепление климата Восточной Сибири (еще при неполном затоплении шельфа) ознаменовалось экспансией к северу белой березы (обильные макроостатки на п-ове Карчык, о-ве Б. Раутан на западной Чукотке), тогда как лиственница обеспечила вторую, более позднюю волну (Юрцев, 1986). Любопытно, что выдвигание *Betula cajanderi* в Чукотскую тундру ныне прослеживается лишь на Центральной Чукотке (с более глубоким снегом и иным распределением осадков), что следует учитывать при реконструкции ландшафтно-климатических условий раннего голоцена.

В Западно-Сибирской Арктике (в долготном секторе: п-ов Ямал — западные районы Тазовского и Гыданского полуостровов (рис. 4)) подзональная ситуация проще. В северной лесотундре 2 ЛФ: Сюнай-Сале (пункт 18) и Хадыта, расположенная севернее (пункт 12); кроме того, относимый сейчас к южной гипоарктической тундре район пос. Ямбург на Тазовском п-ове приобрел более северный облик под воздействием горнодобывающей промышленности; здесь сохранились (как видно из рис. 4) *Larix sibirica*, *Juniperus sibirica* и *Betula tortuosa*. В Сюнай-Сале эти же породы образуют лесные рощицы, кроме *Betula tortuosa* отмечена и *B. pubescens*. В Хадыте «лески» образованы одной *B. tortuosa*. Северная лесотундра реконструируется также и в окрестностях пос. Лайяха на Тазовском п-ове, где сейчас сохранились *Juniperus sibirica* и *Alnus fruticosa*. В целом же продвижение древесных хвойных и берез от предполагаемой границы леса очень невелико.

На Таймыре в единственной ЛФ из подзоны южных гипоарктических тундр (Кресты) встречена *Larix sibirica* (как вид), а в районе лиственничного о-ва Ары-Мас — *L. gmelinii*; ольховник — в этих же ЛФ и на р. Бикада. Небольшие анклавы зарослей ольховника встречены к западу от Таймырского оз. (Боотанкага) и севернее; рослые многоствольные деревца *Salix alaxensis* — на востоке Бырранги.

Если исключить из общего списка сети ЛФ Арктической Азии ЛФ, явно выходящие за пределы АФО, мы получим компактную региональную флору соответствующего сектора Арктики, а исключаемые виды являются негативно-дифференциальными или негативно-кодифференциальными видами. В то же время планируемое нами доукомплектование сети пунктов мониторинга БР восстановит часть исключенных видов и, конечно, пополнит список дифференциальными элементами, в первую очередь эндемичными. Операция удаления бореальных (или, точнее, экотонных) флор затронула 2 ЛФ на Ямале (Сюнай-Сале и Хадыта), 1 — на Таймыре (Ары-Мас), 3 — в Континентально-Чукотской подпровинции (Черский, Петушки, Билибино), 3 — в Южной Чукотке (экотон из крупностланиковой подзоны). Как и следовало ожидать, иногда исключенные в той или иной подпровинции как

Рис. 5. Распространение некоторых видов деревьев, кустарников и стлаников в Чукотской тундре и на соседних участках в пунктах сети мониторинга.

Обозначения номеров пунктов, как на рис. 3. Древесные породы: хвойные: Lc — *Larix cajanderi*, Pi — *Pinus pumila*, J — *Juniperus sibirica*; лиственные, внепойменные: Pt — *Populus tremula*, Pb — *P. balsamifera*; пойменные: C — *Chosenia arbutifolia*, Ps — *Populus suaveolens*; а — *Alnus fruticosa*.

«чуждые Арктике» виды в других секторах устойчиво существуют на тундрово-арктической территории, поэтому чистый прирост видового разнообразия от включения окраинных редколесий сравнительно невелик — насколько он отражается довольно «жидкой», разреженной сетью мониторинга (определить эту степень — одна из задач нашего проекта).

Так, на Ямале почти весь избыток нетундровых видов дает включение ЛФ Сюнай-Сале: исключению подлежат 49 видов (12.66 % от общей региональной флоры подпровинции), из них не повторяются в лесотундровых флорах других секторов *Lycopodium annotinum* s. str., *Potamogeton natans*, *Agrostis borealis*, *Pheum commutatum*, *Beckmannia borealis*, *Carex magellanica* subsp. *irrigua*, *Juncus buffonius*, *Salix dasyclados*, *S. myrsinifolia*, *Geum rivale*, *Sorbus sibirica*, *Alchemilla murbeckiana*, *Ribes glabellum*, *Pedicularis ochroleuca*, *P. palustris* subsp. *karoi*, *Lonicera caerulea* subsp. *altaica*, *Ptarmica salicifolia*, *Rhinanthus minor*, *Hieracium congruens*, *H. delabratum*, *Senecio nemorensis*, *Tripleurospermum subpolare* (этот 21 вид вошел и в общий список для 6 подпровинций). Часть видов — общие для других подпровинций, многие (свыше 20) известны из других подпровинций АФО (*Carex glacialis*, *Ranunculus repens*, *Loiseleuria procumbens*, *Cirsium helenioides* и др.). Наконец, небольшая часть таксонов исключается из дальнейших операций ввиду неполноты определения (например, виды без уточнения подвидов).

На Таймыре исключению из арктического списка подлежат таксоны, найденные только в ЛФ Ары-Мас в уникальном лиственничном редколесье. Всего исключается 50 видов (10.12 % общего списка флоры подпровинции, в последнее время существенно (свыше, чем на 30 видов и подвидов) пополненного Е. Б. Поспеловой и И. Н. Поспеловым (письменное сообщение)). В Таймырском лесотундровом списке особенно много видов, обычных в типично арктических флорах других секторов Азиатской Арктики, таких как *Equisetum palustre*, *Carex capitata*, *C. krausei*, *Juncus albens*, *Betula exilis* (?), *Lychnis sibirica* subsp. *samojedorum*, *Draba borealis*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Rubus arcticus*, *Vicia cracca*, *Epilobium anagallidifolium*, *E. arcticum*, *Diapensia obovata*, *Pyrola incarnata*, *Chamaedaphne calyculata*, *Adoxa moschatellina* и др.

В списке по двум подпровинциям попала *Lemna trisulca*. Из видов, не представленных в ЛФ остальных подпровинций, отметим *Larix gmelinii*, *Roegneria turuchanensis*, *Juncus longirostris*, *Delphinium cheilanthum*, *Saxifraga bronchialis* (итого 5 видов); часть видов отсортирована компьютером из-за неточного цитирования (без обозначения подвида).

В Чукотской провинции лесотундра отсутствует на о-ве Врангеля и в Берингийско-Чукотской подпровинции. В Континентально-Чукотской подпровинции список видов, отмеченных только в исключаемых северотаежных и лесотундровых флорах насчитывает 10 таксонов, среди которых не дублированы в остальных подпровинциях *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Elytrigia jacutorum*, *Hierochloë sibirica*, *Poa filiculmis*, *Poa stepposa*, *Carex diandra*, *C. media*, *C. cespitosa*, *C. pallida*, *Rubus sachalinensis*, *Anemone sylvestris* subsp. *ochotense*, *Batrachium aquatile*, *B. circinatum*, *Caltha palustris*, *Rhododendron aureum*, *Sedum aizoon* subsp. *kamtchaticum*, *Calla palustris*, также *Carex bonanzensis*, *Eriophorum gracile*, *Thalictrum foetidum*, *Zygadenum sibirica*, *Gentiana plebeia*, *Linaria acutifoloba*, *Veronica incana*, *Artemisia dracunculul*, *A. gmelinii* subsp. *scheludjakoviae*, *Campanula* aggr. *rotundifolia* и др., итог составляет в целом 40 видов и подвидов. Значительная их часть ограничена долинами р. Колымы и ее крупных правых притоков Большого и Малого Анюя; появление же в списке некоторых таксонов объясняется неточной идентификацией (без уточнения подвида).

Наконец, в Южной Чукотке исключение 3 экотонных (крупнотланиковых) ЛФ также чревато сокращением списка на 61 вид и подвид (9.15 % от общего списка). Среди них не дублированы в других подпровинциях *Pinus pumila*, *Agrostis gigantea*, *Alopecurus glauca*, *Carex falcata*, *Subularia aquatica*, *Caltha arctica* subsp. *sibirica*, *Caltha natans* (?), *Artemisia frigida*; значительно больше таких, что дублированы в составе Континентально-Чукотской подпровинции: *Beckmannia sysigachne*, *Salix bebbiana*, *S. udensis*, *S. pseudopentandra*, *Rumex sibiricum* s. l., *Smeadowskia alba*, *Spiraea salicifolia*, *Menyanthes trifoliata* и др. Как и в других подпровинциях, часть исключаемых видов заносные (адвентивные).

Если исключить виды, которые в каких-либо частях Азиатской Арктики сохраняются не в аркто-бореальном экотоне, получим список 91 чуждых Арктике видов и подвидов, т. е. 8.58 % от общего списка — из них, впрочем, 7 случайных (не точно идентифицированных) таксонов и 8 заносных (аборигенных 46). Следует помнить, что все подсчеты ведутся на выборке из 96 ЛФ для апробации методики и выяснения представительности довольно большой выборки; по завершении методической обработки серии будут заполнены замеченные пробелы в выборке и расчеты повторены на более полном материале.

Кластеризация лесотундровых ЛФ пунктов мониторинга (4 подпровинции) на фоне кластеризации всей совокупности ЛФ сети мониторинга показала: 1) при сопоставлении одних лесотундровых (в широком смысле) флор по полному набору видов (мера сходства Сьеренсена—Чекановского) образуется 3 кластера: лесотундровый Ямальский (ЛФ Сюнай-Хале и Хадыта на уровне сходства около 0.73), нижнеколымский (ЛФ Черский и Петушки на том же уровне сходства и примкнувшая к ним на уровне сходства около 0.61 северотаежная флора Билибино (бассейн р. Малый Анюй)) и крупнотланиковый пекульнейский, включающий 2 флоры западного макросклона хр. Пекульней (бассейн р. Анадыря) с уровнем сходства свыше 0.75 и примыкающая ЛФ Мухоморный со сходством 0.67; 2-й и 3-й кластеры соединяются на уровне 0.38, но до этого принимают Таймырскую «непарную» флору Ары-Маса: при использовании меры Сьеренсена—Чекановского Таймырская флора примыкает к Колымско-Анадырской паре кластеров (0.49), при использовании меры Симпсона ЛФ Ары-Мас сначала присоединяется к Ямальному кластеру на уровне сходства 0.53; 2) при «тотальном» сравнении всех 60 ЛФ Чукотки по полному видовому составу (мера сходства Сьеренсена—Чекановского) все «лесотундровые» ЛФ попадают в 1 из 5 суперкластеров — суперкластер II. Последний объединяет континентальные, не выходящие к морю, части Анюйского и Чукотского нагорий начинающая с двух лесотундровых ЛФ на правом берегу р. Колымы (кластер 3), далее — примыкающую к границе редколесий часть Анюйского нагорья, ЛФ Билибино (кластер 5) на запад от южнотундровой ЛФ Верхний Илirianей и затем еще 2 кластера — обширный кластер 7: хр. Пекульней (меридиональный отрог Чукотского нагорья) с прилегающими долинами р. Танюер и Белая (левые притоки р. Анадырь) и низкогорьями и более северный кластер 6 из двух разобщенных субкластеров: 6.1 — ЛФ средний Паляваам и 6.2 — 2 ЛФ: Амгуэма-мост и пос. Геологический. К крупнотланиковой лесотундре относятся 3 ЛФ западного континентального макросклона хр. Пекульней: Северный Пекульнейвеем, Южный Пекульнейвеем и Мухоморный на р. Энмываам (правый исток р. Белой), все остальные ЛФ принадлежат подзоне южных гипоарктических тундр. Более полный и подробный многоступенчатый кластерный анализ будет представлен в одной из следующих статей этой серии.

Таким образом, лесотундровые (экотонные) ЛФ не образуют монолитного целого, а группируются по составу видов с соседними южнотундровыми флорами соответствующего сектора. Хвойные и лиственные древесные виды представляют

дифференциальный элемент бореально-арктического экотона, состав их специфичен для каждого сектора. Общим для всей Азиатской Арктики и соседних территорий Восточной Евразии и запада Северной Америки является *Alnus fruticosa*. Подчеркнем также, что подавляющее большинство исключаемых в связи с удалением лесотундровых ЛФ видов и подвидов — в первую очередь собственно бореальные, хотя немало среди них и гипоарктических; криофитов очень немного, это в первую очередь низкоарктические виды.

Доукомплектование набора ЛФ сети мониторинга. Факторы богатства ЛФ

Продолжая апробацию методики сравнительного таксономического и типологического анализа 60 ЛФ сети мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики в соответствии с разработанным ранее планом и алгоритмом многоуровневого анализа (Юрцев и др., 2001), мы одновременно расширяем набор вводимых в базу данных ЛФ. Предполагается через некоторое время повторить анализ совокупности 130—140 ЛФ, чтобы оценить представительность и надежность результатов анализа. В этом сообщении мы приводим некоторые данные о таксономической структуре и факторах богатства ЛФ, адресуясь прежде всего к данным по ЛФ Чукотки — Азиатской Берингии. Несмотря на значительность анализируемой выборки из 96 ЛФ, мы сталкиваемся с тем, что некоторые дифференциальные виды, в том числе эндемики Азиатской Берингии, не попали в библиотеку базы данных, представляющую объединение введенных ЛФ.

Пополнение базы данных (БД) в наименьшей мере затронуло Ямало-Гыданский сектор и не коснулось пока ЛФ о-ва Врангеля. В этом разделе мы ставим 2 задачи: 1) предварительно оценить особенности таксономических (а в дальнейшем и типологических) структур самых богатых на видовом уровне флор; 2) выявить ландшафтные особенности территории этих ЛФ, в том числе их размеры; также, если возможно, 3) особенности их природной истории; 4) учесть также степень изученности.

На Таймыре, где в его центральной и восточной части большинство изученных ЛФ находятся в подзонах средних и северных гипоарктических тундр (тогда как на западе полуострова — в северных арктических), самой богатой считалась лесотундровая флора Ары-Мас (281 вид — сейчас список возрос до 306), но сама территория под угрозой исключения из АФО как анклав субарктических редколесий. Но изучены 2 ЛФ — р. Фадьюкуда и Верхняя Таймыра — обе несколько западнее устья р. Верхний Таймыры, на южном макросклоне Бырранги; первая насчитывает 316 видов (она введена в базу данных и подлежит анализу), вторая — 306. Из прочих ЛФ в сеть мониторинга введена ЛФ Яму-Тарида, ставшая классической после основательных работ А. И. Толмачева (1932—1935), с 209 видами и ЛФ р. Бикады (бывшая Яму-Нера, также классическая) с 278 видами, включена также ЛФ р. Большая Боотанкага с 265 видами. Если учесть, что средний уровень видового разнообразия в Таймырской подпровинции был 174, это существенно повышает сам уровень, а максимальное видовое разнообразие с 262 (281) до 315; соответственно повышается и максимальный уровень разнообразия родов до 111, семейств — до 37; ЛФ Бикады по всем показателям на втором месте (101 род, 35 семейств), Большой Боотанкаги — на третьем (101 род, 35 семейств); самая бедная ЛФ в этом ряду — Яму-Тарида — насчитывает 209 видов, 82 рода, 29 семейств. По данным Е. П. Поспеловой, территория ЛФ Фадьюкуды включает фрагменты 5 ландшафтов, в том

числе передовой гребень и южный макросклон среднегорья Путораны, юм и подножье, высокие террасы и пойму р. Фадьюкуды; смешаны карбонатные и терригенные слабо кислые породы. Пospеловы обнаружили здесь рефугиум растительности криоаридного этапа позднего плейстоцена со степной *Carex duriuscula*, *Artemisia sericea*, *Potentilla anachoretica* и рядом других. Весьма разнообразен и емок также ландшафт Бикады и прилегающих частей Бырранги; здесь впервые собрана *Oxytropis putoranica* из секции *Baicalia*.

Подробный анализ ландшафтной дифференциации ЛФ Восточного и Центрального Таймыра провела Е. Б. Поспелова (2002), установившая самую тесную зависимость видового разнообразия (ВР) с разнообразием ландшафтов, а также флористическую значимость полосы экотона на стыке гор и равнины, особенно подножий склонов южной экспозиции (см. также анализ сходной ситуации на подножье южного макросклона гор Сомнительных на о-ве Врангеля (Юрцев, 1998а)). На фоне пестроты ландшафтов с их КФ показано, насколько может изменяться растительность одной подзоны в зависимости от набора местоположений и биотопов.

Связь между ВР и ландшафтными условиями на полуостровах Ямале, Гыдане и Тазовском (также на фоне подзональных смен) показана О. В. Ребростой (2000) и О. В. Хитун (2003). Так, более древние равнины с высокими террасами с отложениями как суглинков, так и песков характеризуются более высоким ВР (в той же подзоне), с присутствием криофильных эвтрофных реликтов, причем эта закономерность усиливается на Гыданском п-ове при приближении к Енисею. Остановимся несколько подробнее на факторах увеличения таксономического (в первую очередь видового) разнообразия, насколько они проявляются в Чукотской провинции, на материале ЛФ 4 подпровинций. Но прежде всего постараемся систематизировать эти факторы, разделив их на 2 основные группы, между которыми существует сложный баланс (соотношения).

А. Факторы наращивания (или компенсации снижения) видового разнообразия.

А1. Контрастная природная (в том числе ландшафтно-климатическая) история, имевшая место на региональном (если не планетарном) уровне и проявлявшаяся обычно в ритмичных (иногда направленных) изменениях гидротермической характеристики климата, сдвигах зональности и т. д.

А2. Как следствие вымирания популяций части видов растений при крупных изменениях среды или заселения вновь образовавшихся участков суши — заполнение освободившихся или новообразованных экологических ниш посредством одного из трех процессов, перечисленных в порядке возрастания их характерного времени: а) маневрирование локальных популяций — заполнение «мест под солнцем», где снята конкуренция, и диверсификация, экотипическая дифференциация популяций сохранившихся видов: подгонка к экологическим условиям посредством микроэволюции и дизруптивного отбора (при крупных изменениях климата может резко измениться активность и сочетаемость видов); некогерентная эволюция в случае катастрофического уничтожения покрова; б) иммиграция других (в том числе обитающих на удаленных территориях) видов с дополнительной тонкой юстировкой под местные условия: чем больше типов и классов (= групп типов) экотопов освоил заранее вид, тем выше его преадаптированность к непредсказуемым изменениям среды (ту же функцию могут выполнять верхние пояса растительности на горной территории); в) расо- или видообразование *in situ*, с включением быстро действующих механизмов эволюции (апомиксиса, аллополиплоидии и др.).

Б. Факторы поддержания актуального видового разнообразия (или наращивания его).

Б1. Непрерывность существования видов и их флороценологических комплексов, по крайней мере, на региональном уровне — возможность маневрирования популяций в связи с природными ритмами изменений климата.

Б2. ВР зависит и от возраста флоры (накопление структурно-функциональных изменений за значительный срок; существенны данные о числе пережитых циклов с чередованием периодов высокой активности и экспансии вида с критическими периодами для его существования, что создает стимул к видообразованию): Б2.1 — в свою очередь, результативность такой экспансии отчасти зависит от состояния географических популяций вида и наличия потенциальных плацдармов для его расселения и «каналов» миграции; Б2.2 — выживание в критические периоды косвенно зависит от наличия потенциальных рефугиумов и потенциальных *habitat niches*.

Б3. Важный фактор — разнообразие (геогенных) энтопиев: форм рельефа и литологических комплексов (важно сочетание выходов кислых пород, субнейтральных и карбонатных, а также ультраосновных и засоленных субстратов морского и терригенного генезиса — от термоминеральных источников, «арктических такыров»; на равнинах также сочетание глинистых, песчаных и скелетных субстратов). Среди энтопиев («местоположений») важно различать облигатные (регулярно повторяющиеся, «ординарные») экотопы и редкие или даже уникальные, как-то: термоминеральные источники, останцовые скалы среди равнин. Иногда резко расчлененный береговой (приморский) рельеф дает неповторимое сочетание фрагментов разных ландшафтов, как это имеет место на юго-востоке Чукотского п-ова. Все это увеличивает пространственное разнообразие местообитаний, которое может проявиться на уровне микрорекотопов (фаций, сообществ), мезорекотопов (урочищ, комбинаций экологически сходных сообществ с одним и тем же доминирующим фактором, например, избыточным накоплением или сдуванием снега), но также макроэкотопов (местностей, таких как песчаный о-в Большой Раутан в Чаунской губе в 5 км от Певекского п-ова). Среди регулярных экотопов разного уровня есть более или менее повсеместные (как-то: поймы, склоны долин, водоразделы) и нерегулярные, такие как морские побережья, часто имеющие статус местности или даже урочища, но отсутствующие в глубине материковой суши (хотя некоторые приморские галофиты могут быть встречены при устье рек на берегах озер или в поймах рек, питаемых минеральными источниками, или на обнажениях морских осадков).

Б4. Предполагается, что ландшафт (территория КФ) существует при едином макроклимате, но регулярное исключение представляют горные поднятия с поясностью (= вертикальной зональностью) растительности, также анклавы более южной или более северной растительности, либо морские побережья с четким градиентом климата. Еще чаще различия в климате проявляются на мезоуровне, например, на склонах сопков, сходных попарно: южной и западной или северной и восточной экспозиции. Эффект экотона может проявляться и на равнине, где постепенные изменения климата приводят к качественным сменам растительных комплексов. Таким образом, эффект смены макроклиматов, в норме проявляющийся на региональном уровне, может проявляться и детально изучаться и на уровне ландшафта (уровни КФ и ЛФ), причем важную роль в этом приобретают растительные компоненты ландшафтов и экосистем.

Б5. Если есть основания предполагать, что в прошлые геологические эпохи с изменением климата сменялись фоновая растительность и парциальные флоры: при существенных контрастных сменах климата реликтовые комплексы видов могли

сохраняться благодаря случайному стечению обстоятельств лишь на некоторых, иногда единичных (уникальных) частях ландшафта ранга мезо- или макроэкотопов. Таковы некоторые реликтовые макроэкотопы криоксерофитной и ксеромезофитной растительности в современной тундровой зоне, такие как песчаные террасы о-ва Большой Раутан в Чаунской губе с фоновыми типчаковыми степями с *Festuca kolymensis*, популяциями эндемичного степного подорожника *Plantago canescens* subsp. *jurtzevii*, *Gastrolychnis ostensfeldii*, *Lychnis sibirica* subsp. *samojedorum*, *Arabidopsis bursifolia* на южных склонах, или тянущиеся на многие километры высокие южные склоны и краевые части цокольных террас с выходами андезитовых туфов (ЛФ Пинейвеем; средний Паляваам), или южные склоны и подножья горы «Тундростепной» близ бухты Сомнительной на южном побережье о-ва Врангеля, или «Бобовая горка» в центральной межгорной котловине того же острова с точечным эндемиком *Oxytropis uniflora*, популяциями *Hedysarum dasy-carpum*, *Astragalus pseudadsurgens*, *A. tugarinovii*, *Oxytropis middendorffii* subsp. *sub-middendorffii*.

Б6. Наконец, разные группы не повсеместных видов имеют специфический узор распределения на территории региональной флоры, который выявляется при сравнении многих ЛФ на данной территории.

Ниже рассмотрены ландшафтные особенности самых крупных ЛФ 4 подпровинций Чукотской провинции: Континентально-Чукотской (СС), Врангелевской (СВ), Южно-Чукотской (СЗ) и Берингийско-Чукотской (СВ), отмечены некоторые особенности их таксономической структуры с выводами о факторах повышения БР на уровне ландшафта (табл. 1).

Континентально-Чукотская подпровинция

Здесь рассмотрены 4 ЛФ:

1) Средний Паляваам (в табл. 1 обозначено как СС28) в западной части Чукотского нагорья при переходе от массивного низкогогорья к ландшафту широких долин с низкими гребнями (2 типа ландшафтов). Здесь доминируют вулканиды Охотско-Чукотского вулканического пояса, особенно андезитовые туфы, но также липариты — контакт с осадочными породами кислого состава; здесь же выклиниваются моренные отложения позднеплейстоценовых оледенений, что говорит о контакте неоледеневавших пространств Чаунской низменности с областью горно-долинных оледенений. ЛФ СС28 оказалась самой богатой в Континентально-Чукотской подпровинции: она расположена у границы Западно-Чукотского округа («полюса континентальности») и Центрально-Чукотского, где выклиниваются многие западные виды, но появляются восточные. В этом отношении знаменательно сочетание чукотского эндемика *Hedinia czukotica* из центральноазиатского рода (из 3 местонахождений чукотского вида 2 — в Анюйское нагорье) и преимущественно американского континентального криоксерофита *Erigeron compositus* (крайне-западная точка в Евразии). Основа обитания реликтовых комплексов данной ЛФ — гористый уступ правобережной высокой цокольной террасы, обращенной на юго-запад к широкой многорусловой пойме. Разнообразие кустарников накладывается на разные варианты кустарничково-мохового и кустарничково-лишайникового ярусов. 4 вида березы (в том числе *Betula cajanderi*, *B. extremiorientalis* и *B. middendorffii*) дают всевозможные гибридные комплексы. Вид белой березы из секции *Verrucosa* представлен крупнокустарниковой формой на юго-восточных склонах в их депрессиях (на выпуклостях — степи; одна из двух самых бога-

ТАБЛИЦА 1

Таксономические показатели наиболее богатых локальных флор Азиатской Арктики

Таксономические показатели	Локальные флоры														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Общее число видов	315	278	265	405	367	350	335	333	329	435	345	381	388	460	388
Число родов	111	101	94	140	140	131	126	100	97	163	136	142	136	145	127
Число семейств	37	35	30	47	49	48	45	33	30	53	48	46	46	50	44
Среднее число видов в роде	2.838	2.752	2.819	2.893	2.621	2.672	2.659	3.330	3.392	2.669	2.537	2.683	2.853	3.172	3.055
Среднее число видов в семействе	8.514	7.943	8.833	8.617	7.490	7.292	7.444	10.091	10.967	8.208	7.188	8.283	8.435	9.200	8.818
Среднее число родов в семействе	3.000	2.886	3.133	2.979	2.857	2.729	2.800	3.030	3.233	3.075	2.833	3.087	2.957	2.900	2.886
<i>Сурепцевые/Rosaceae</i> (по числу видов)	0.580	0.449	0.451	0.808	0.745	1.053	0.644	0.580	0.509	0.930	1.108	0.867	0.647	0.786	0.933
<i>Аsteraceae/Rosaceae</i> (по числу видов)	0.520	0.510	0.471	0.865	0.936	1.000	0.778	0.760	0.698	0.767	0.838	0.844	0.745	0.875	0.800
Число видов в 10 ведущих родах	120	110	107	134	125	126	117	142	146	143	123	129	138	161	133
Доля видов в 10 ведущих родах, %	38.41	39.57	40.38	33.33	34.33	36	34.93	42.94	44.38	33.1	35.94	34.12	35.82	35	34.28
Число видов в 10 ведущих семействах	238	214	206	283	259	243	231	261	267	284	236	268	275	327	271
Доля видов в 10 ведущих семействах, %	75.87	76.98	77.74	70.12	70.84	69.71	68.96	78.38	81.16	65.29	68.41	70.6	71.13	71.09	70.1

Примечание. Обозначения локальных флор: Таймыр: 1 — Фальюкда (Ta23), 2 — Бикада (Ta10), 3 — Большая Боотанка (Ta24), Чукотская тундра: Континентальная Чукотка: 4 — Средний Палыча (CC28), 5 — Бараниха (CC20), 6 — оз. Верхний Илирней (CC18), 7 — Пинеивеем (CC23); о-в Врангеля: 8 — верховья р. Неизвестная (CW05), 9 — бухта Сомнительная (CW07); Южная Чукотка: 10 — Шахтерский (CS10), 11 — оз. Баранье (CS01), 12 — Левая Быца (CS03); Берингская Чукотка: 13 — Амгуэма-мост (CB01), 14 — Янракинот (CB23), 15 — мыс Краузе (CB20).

тых и обширных степных колоний Чукотки). Это, по-видимому, крайне западный район, где сохранились следы былого продвижения в тундру белой березы в раннем голоцене. Более подробно ботанико-географическая ситуация в CC28 описана в статье (Юрцев, Кучеров, 1993). На равнинах и расширениях долин обширные контуры занимают зональные кочкарнопушицевые тундры. Из табл. 1 видно, что среди прочих ЛФ CC28 занимает первое место не только по числу видов и подвидов (405 против 367 в CC20 — Бараниха), но и по числу родов (делит первое и второе место с CC20), среднему числу видов в роде (2.893) и особенно в семействе (2.970), числу видов 10 ведущих родов (134) и семейств (283). По числу самых редких и очень редких видов (1—4 находки в 27 ЛФ) она лишь немного уступает северотаежной приколымской флоре пос. Черский (21 самый редкий вид против 25 — в Черском и 5 — в Петушках, 10 — в гольцово-таежной флоре Билибино; 44 очень редких против 62 — в Черском, 37 — в Петушках и 38 — в Билибино). О полноте изученности ЛФ среднего Паляваама говорит то, что здесь в течение двух полевых сезонов 1980 и 1989 гг. проводились полустационарные исследования.

2) ЛФ пос. Бараниха (CC20) в среднем течение р. Рау-Чуа на северо-востоке Анюйского нагорья насчитывает 367 видов и подвидов; работы здесь также проводились в течение нескольких сезонов (1964, 1967, 1968 гг., в 1970 г. — полустационарно). В ЛФ включена долина р. Эльвенеивеем с горой Эльвенеи высотой 1300 м над ур. м., более 30 км от базы в районе пос. Бараниха. Район исследований охватил правобережную часть широкой долины р. Рау-Чуа с долинами правых притоков и массивом низкогорья (2 ландшафта). Здесь доминируют мезозойские осадочные терригенные кислые породы. Подзона, как и в CC28 — южные гипоарктические тундры (с меньшим отрывом от таежной зоны). Богатство флоры основано здесь на богатстве флоры долины, включая террасы и пойму, бореальными видами разных флороценологических комплексов. В ярусе крупных ив найдены *Chosenia arbutifolia*, *Salix udensis*, *S. schwerinii*. Высокая пойма остепнена, как и крутые южные склоны. На левом гористом берегу — пояс ольховника. В низкогорье хорошо представлен ацидофитный горнотундровый комплекс. На развалах глыб гранитоидов у подножья горы Эльвенеи впервые найден эндемичный вид полыни *Artemisia flava*. Только на плато вершины этой горы (1300 м над ур. м.) найдены *Oxygraphis glacialis* и *Phippsia algida*.

3) ЛФ оз. Верхний Илирней (CC18) (400 м над ур. м.) расположена к югу от истоков р. Рау-Чуа вблизи границы редколесий. Исследование в течение нескольких недель выявило 350 видов. Здесь также имеет место сочетание равнинного и горного ландшафтов, с выходами основных вулканитов. Хорошо развиты степной комплекс (с *Helictotrichon krylovii*, *Carex duriuscula* и др.) и криоксерофиты, редкие на Чукотке — *Saussurea schanginiana*, *Astragalus inopinatus*, *Leontopodium kamtschaticum* и др. Здесь, как и на Пинеивееме и Паляваама, на основных по составу породах часто отмечается значительное видовое разнообразие парциальных флор.

4) ЛФ Пинеивеем (CC23) расположена к северо-западу от горы Эльвенеи. Здесь проводились полустационарные исследования в 1982 г. Найдено 335 видов и подвидов. Самые северные отроги Анюйского нагорья — прорезанные речными долинами высокие плато с отдельными горными массивами свыше 300 м над ур. м. Высокие плато заняты кочкарнопушицевыми тундрами, флористически очень бедными; к останцовым вершинам приурочен горно-тундровый комплекс видов. ПФ долины р. Пинеивеем также очень небогата — пойменные флоры лучше развиты на р. Кремьянке в 7 км к востоку, где хорошо представлены галечники с их

ПФ, на южных склонах имеются криоксерофитные группировки, часть видов отсутствует в долине р. Пинейвеем. Основа богатства ЛФ — ПФ макроэкоотопа высокого юго-западного склона и окраин цокольной террасы (протяженностью около 7 км) с сочетанием разнообразных степных, тундростепных, остепненных тундровых участков, ксеротермных луговин, травяных кустарников, задернованных осыпей. Сам набор видов и сообществ уникален. Отсюда, в частности, описан *Oxytropis schmorgunoviae* из секции *Baicalia* — единственное местонахождение в тундровой зоне. Степи с доминированием *Helictotrichon krylovii*, *Festuca lenensis*, *Carex duriuscula* и лугостепи осыпей занимают значительные площади. Только здесь в Континентально-Чукотской подпровинции найдены *Equisetum pratense*, *Vicia macrantha* (2 местонахождения были известны лишь с правобережья р. Колымы), *Gentiana barbata*.

Ряд можно было бы продолжить ЛФ Певека (СС26) — 332 вида, выявленной хорошо в течение многих сезонов и охватывающей пространства приморской равнины, гранитоиды и осадочные кислые породы гористого п-ова Певек с террасами и обрывами, южные склоны близ пос. Валькумей, приморские галечники и лайды. Пойма с ивняками р. Апапельхин и высокие цокольные террасы правого берега реки с выходами интрузивов среднего состава, эвтрофными тундрами с господством *Dryas incisa* и *Arctous erythrocarya*, небогатым степным участком с *Eritrichium sericeum*, песчаным о-вом Большой Раутан с осколочным эндемиком (*Plantago canescens* subsp. *jurtzevii*) или дизъюнктивными местонахождениями (*Festuca kolymensis* и др. — подробнее см. выше, раздел Б5). В полосе лайд найден узко-локальный эндемик *Suaeda arctica* из родства атлантической *S. maritima*. Таким образом, исключительная бедность горных пород кальцием компенсирована наличием разнообразных ландшафтов, экотопов (включая уникальные) и хорошей изученностью, а также представленностью комплекса приморских экотопов с их специфичными ПФ.

Берингийско-Чукотская подпровинция

Представлена 3 богатыми ЛФ:

1) ЛФ Янракийнот (СВ23) на юго-востоке Чукотского п-ова: 460 видов и подвидов. Если рассматривать сопряженные показатели, по числу семейств СВ23 на втором месте (50 против 53), по числу родов тоже на втором (145 против 163 в Шахтерском — СС10), по среднему числу видов в роде (3.172) уступает двум богатым врангелевским флорам (бухты Сомнительной и верховий р. Неизвестной), но превосходит Шахтерский (2.669), как и по среднему числу видов в семействе. Наивысшее ВР здесь связано с разнообразием макроэкоотопов, включающих песчаные косы, лагуну, плато, равнины, карбонатные и некарбонатные (в том числе гранитоиды) низкогорья, останцовые скалы, защищенные долины в 5—6 км от поселка с галечной поймой, островки в лагуне. Карбонатные горы и останцы преобладают. Климат и растительность в приморском экотоне меняются при движении от моря к горной долине р. Марич от СрГ до ЮГ в 5—6 км от поселка на берегу с разнообразными зарослями кустарниковых ив. Решающий фактор здесь — разнообразие экотопов, усиленное климатическим градиентом. Представлен ряд специфических элементов южного района Крайне-Восточного округа (в частности, *Artemisia senjavinensis*, *Dryas punctata* subsp. *alaskensis*). Континентальные реликты представлены уникальным *Cryptantha spiculifera* s. l. (вероятно, особая раса) и луго-степными лапчатками у сусликов. В то же время здесь не хватает многих видов, найденных

в бухте Пенкигней в районе горы Высокой, являвшейся очагом оледенения, включая *Populus balsamifera*, *Viburnum edule*, *Astragalus schelichovii*, *Taraxacum soczavae* subsp. *tschuktschorum*, *Cardamine sphenophylla* и др., что говорит о значительном флористическом градиенте. Флора СВ23 равномерно обогащена, но лишена многих «изюминок», в том числе и *Alnus fruticosa* как вида. Появление (правда, в реликтовом состоянии) американских бореальных видов тополя и калины на Чукотском п-ове не вписывается в зональность Северо-Восточной Азии, но отражает зональные отношения в Северной Америке.

2) ЛФ мыса Краузе (СВ20) в вершине залива Лаврентия насчитывает 388 видов и подвидов, как и флора района Амгуэмского моста внутри перешейка Чукотского п-ова. Она уступает по всем рассматриваемым показателям ЛФ СВ23, но не слишком резко. Расположена на дальнем конце климатического градиента вдоль фиорда (пос. Лаврентий — подзона ЕГ, мыс Краузе — ЮГ (анклав)). Горные массивы стены фиорда сочетаются с расчлененной более равнинной кутовой частью долины. Преобладают протерозойские известняки и мраморы, но встречаются также кислые метаморфические породы. Участок принадлежит уже к северо-восточному карбонатному району Крайне-Восточного округа. Из сюрпризов этой ЛФ упомянем *Hedysarum americanum* (компонент юконского пойменного леса) и неизвестный ранее с азиатской стороны *Aphragmus eschscholzanus* с сородичами в высокогорьях Центральной Азии.

3) ЛФ Амгуэмского моста в котловине среднего течения р. Амгуэмы отнесена к Берингийско-Чукотской подпровинции условно; по уточненной версии она входит в Амгуэмский переходный округ с пересечением ареалов западных (континентальных) и восточных (океанических и американских) видов, без яркого позитивного своеобразие. Территория ЛФ находится в континентальной впадине, окруженной прилегающими некарбонатными низкогорьями. Ключевая часть территории ЛФ — высокие флювиогляциальные террасы, служащие плацдармом для широкого распространения континентальных ксерофитов и криоксерофитов, многие из которых имеют здесь восточный предел ареала (*Helictotrichon krylovii*, *Dracoccephalum palmatum*, *Thymus oxyodontus*, *Astragalus pseudadsurgens* и др.) или азиатской части ареала (*Carex obtusata*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa* и др.). Горные породы большей частью кислые, но аллювий и флювиогляциальная толща принесены со стороны хр. Искатень, где немало вулканитов основного и среднего состава. Широко распространены и многие восточные океанические виды, как, например, *Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum*. Сюда еще заходят с запада пойменные виды кустарниковых ив — *Salix boganidensis*, *S. anadyrensis*, *S. krylovii*. Кластерный анализ с использованием меры сходства Сьеренсена-Чекановского показал повышенное сходство ЛФ зоны Амгуэмского моста, минуя серию промежуточных ЛФ верховьев р. Паляваам, с ЛФ среднего течения р. Паляваам (оба участка дают приют обширным степным рефугиумам, связанным с межгорными котловинами). Большое сходство имеется и с локальными флорами левобережья р. Анадыря в районе хр. Пекульней. Для этих районов характерно сосуществование континентального комплекса видов (в том числе степных) с восточным океаническим, расселившимся, очевидно, во время таяния горных ледников.

Южночукотская подпровинция представлена в табл. 3 ЛФ: ЛФ пос. Шахтерского (СС10) на левобережье Анадырского залива в месте его сужения, оз. Бараньего (СС01) в области южных отрогов Чукотского нагорья и р.левой Бычей на западном макросклоне оз. Пекульней. Им соответствуют показатели видового разнообразия 435 (Шахтерский), 345 (оз. Баранье) и 381 (Левая Бычья). Соотношение прочих показателей (табл. 1) аналогично. Особо выделяется флора Шахтерского,

объединяющая участки приморской равнины с базальтовыми останцами и южный макросклон скалистого хр. Золотого также с обилием горных пород основного состава. Подзона южных гипоарктических тундр и выше расположенные пояса хр. Золотого с высоким разнообразием криофитов, обилие кустарников, включая *Betula middendorffii* и ее гибриды с *B. exilis*. В котловинах озер на дренированных местоположениях встречаются заросли кустарников с таежными элементами флоры: видами плаунов, *Pyrola minor*, *Trientalis europaea*.

В целом уровень гетерогенности ЛФ Южной Чукотки (округ 7 — Нижне-Анадырский) выше такового в остальных округах. Континентальные ксерофиты и криоксерофиты (включая *Calamagrostis purpurascens*, *Carex obtusata*, *Phlojodicarpus villosa*, *Dracocephalum palmatum*) сочетаются здесь с берингийскими (*Puccinellia wrightii*, берингийская раса *Potentilla biflora*) и такими субэндемичными видами, как *Claytoniella vassilievii*, *Cardamine victoris*, *Potentilla anadyrensis* и гольцовыми притихоокеанскими видами — *Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum*, *Cassiope ericoides* и др. Миграционная составляющая ЛФ Шахтерского велика: занимая второе место по числу видов (435), она на первом месте по числу родов (163) и семейств (53).

ЛФ р. Лево́й Бычье́й (CS03) с 381 видом и подвидом расположена на западном макросклоне хр. Пекульней в ветровой тени воздушных течений, поступающих с Берингового моря. Она заметно богаче ЛФ р. Телевеем на восточном склоне и изобилует континентальными элементами в сочетании с берингийскими (включая *Puccinellia wrightii*, *Potentilla biflora*) и южными гольцовыми. Основной состав вулканитов (присутствие ультраосновных) обуславливает общий высокий уровень видового разнообразия.

Следует учесть, что край морены с западной стороны хр. Пекульней в бассейне р. Белой располагается значительно ближе к оси хребта по сравнению с наветренными восточными склонами. Очевидно, долина р. Белой служила коридором для расселения многих арктических и тундро-степных элементов из Чаунской котловины, о чем говорит наличие комплекса арктических реликтов на низких увалах Усть-Бельских гор (на серпентинитах). Редких видов (1—4 встречи на Чукотке) в ЛФ р. Лево́й Бычье́й — 61, в ЛФ р. Телевеем — 35.

О самобытности и парадоксальных особенностях флоры о-ва Врангеля, и в частности ЛФ бухты Сомнительной и верховьев р. Неизвестной, говорилось не раз, в том числе в предыдущей статье этой серии (Юрцев и др., 2002). Обе ЛФ имеют видовое разнообразие в 333 видов и подвидов (верховья р. Неизвестной — CW05) и 329 (CW07), почти вдвое меньшее число семейств, чем другие богатые ЛФ (33 и 30 против 45—49 в СС, 46—53 в СС и 44—50 в СВ; в Западносибирской Арктике число семейств в ЛФ 30—37), заметно меньше число родов (но равное таковому в Западносибирской Арктике). Зато среднее число видов в роде (3.3 и 3.4) здесь максимально (чуть уступает ему этот показатель на востоке Чукотского п-ова). Максимальное значение имеет в ЛФ острова также показатель «среднее число видов в семействе», а также доля видов в 10 ведущих семействах.

ЛФ Сомнительной включает крупные участки 2 ландшафтов: приморской равнины и горной гряды с вершинами до 1000 м над ур. м., оба с сочетанием карбонатных и некарбонатных пород. Существенно сопряжение контуров кальцефитных и некальцефитных ПФ между обоими ландшафтами, а также локализация многих реликтовых видов в зоне сочленения 2 ландшафтов. Уровень богатства ПФ и ценофлор очень высок, часто имеются замещающие виды для карбонатных и кислых субстратов (например, *Salix rotundifolia* и *S. phlebophylla*) и по 1 эндемику на равнинную и горную ЛФ (Юрцев, 1998а, и др.). Поразительно присутствие многих

степных и криоксерофильных видов в подзоне САТ. Необычайный для Арктики эндемизм говорит, что видообразование занимало заметное место во флорогенезе, равно как и формирование особых экотипов.

ЛФ верховьев р. Неизвестной, расположенная в центре острова, включает также 3 ландшафта: низких северных гор с долинами и межгорными котловинами, анклавом южных арктических тундр (в том числе контурами с ярусом низких кустарников), обширную межгорную впадину с останцовыми холмами, болотцами, щебнистыми полигонами, и северный склон гор Центральных; доминируют карбонатные породы, но имеются и некарбонатные (слабо кислые). Следы конечной морены горных ледников отмечаются в нескольких км от гор Центральных. Высокий уровень богатства как ценофлор, так и ПФ разного ранга. 3 хорошо обособленных локальных («точечных») вида-эндемика представлены небольшими локальными популяциями. Повышенно присутствие континентальных элементов флоры, особенно азиатских (*Hedysarum dasycarpum*, а не американский *H. mackenzii* и т. д.). Во флоре заметную группу составляют высокоарктические галофиты, более широко распространенные на Канадском Арктическом архипелаге. В комплексе степных осочек Чукотки здесь не хватает лишь *Carex pediformis*.

Подводя итоги этому краткому обзору самых богатых (в аспекте ВР) локальных флор Чукотки как неотъемлемой части Берингии, можно отметить следующее:

1. Наивысшее в Арктике и Субарктике таксономическое (в особенности видовое) разнообразие флоры Чукотской тундры как на региональном уровне, так и на уровне ЛФ объяснимо сочетанием непрерывного (А1) криофитного и особенно криоксерофитного флорогенеза в Берингии, с циклами осушения и погружения шельфа в ритме глобальных изменений климата по крайней мере с неогена.

2. Действовали все 3 составляющие флорогенеза: А2 (а,б) — экотипическая дифференциация популяций (отсюда своеобразие региональных популяций Чукотки, их повышенная толерантность к низким температурам лета); во флорогенезе Берингии сочетались обмен видами и расами между контрастными частями Мегаберингии (континентальными, океаническими и с пульсирующим режимом) и приток видов из весьма отдаленных регионов Евразии и Северной Америки; разные части Берингии были очагами видо- и расообразования: часть сформировавшихся здесь таксонов смогла широко расселиться за пределами Берингии и Мегаберингии.

3. Территория Чукотки представляет богатые возможности для сохранения и накопления различных единиц биологического и биохорологического разнообразия (Б). Наиболее важными факторами были: отсутствие покровного оледенения (частичные же оледенения гор создавали благоприятные возможности для расселения криофитов океанического склада и мезогигрофитов); изрезанный гористый рельеф ограничивал разрушительную роль морских трансгрессий. Дифференциация экотопов разного ранга, разнообразие форм рельефа, литологии, мезо-, макро- и мегаклиматов, климатические флуктуации в районе, периодическое возникновение моста суши обеспечивали как сохранение единиц биологического и биохорологического разнообразия, так и дальнейшую диверсификацию.

4. Гетерогенность флор Чукотки, в том числе наличие уникальных экотопов разного уровня (от микро- до мега-), поддерживает современные реликтовые элементы флоры, в том числе уникальные.

5. Наивысшее ВР на уровне ЛФ достигается в результате комбинации целого ряда факторов — в разном сочетании и соотношении: сочетание 2 или нескольких фрагментов ландшафтов, отличающихся не только рельефом, но и химизмом горных пород, высотной поясностью, мозаичностью климатических условий и эффектом экотона.

6. В зонах экотона сплошь и рядом наблюдается сосуществование контрастных, «нуждых» друг другу комплексов и образование сложных, «гибридных» систем. Любой, даже произвольно выбранный участок растительного покрова представляет непрерывную систему с горизонтальными связями и может посредством районирования быть разделен на более целостные части.

Сравнительная оценка видового разнообразия флор Азиатской Арктики (подпровинций и подзон)

Согласно Л. И. Малышеву (1987), таксономическое, в первую очередь видовое (ВР), разнообразие статистически может быть выражено через удельное видовое разнообразие флоры (по Малышеву, оптимальный показатель — число видов в конкретной флоре) и один из коэффициентов пространственного разнообразия (им использовались уравнения Аррениуса и Глисона). Отдавая должное такому подходу, мы считаем более привлекательным иметь дело с более простыми (менее комплексными) величинами, от которых зависят усредненные коэффициенты пространственного разнообразия. Высокая структурированность региональной флоры, которую можно выразить через множество «квантов растительного покрова» — КФ или ЛФ, наталкивает на следующие подходы: 1) выражение удельного ВР через среднее арифметическое множества ЛФ в пределах данной региональной флоры (или одного подзонального выдела в ее пределах); представляет интерес также нормирование среднего ВР локальной флоры через отношение ее к ВР данной региональной флоры (объединению всех ЛФ данной фитоценозы); 2) нанесение на картосхему (в кружках) показателей ВР локальных флор и их же нормирование вышеуказанным способом. Эти операции могут быть использованы и при сеточном картировании флоры (например, квадратами 10 X 10 км²) или регулярном (сплошном) картировании флор естественных ландшафтных выделов типа микрорайонов (Золотухин, 1987; Табака, 1987) либо (в горах) бассейнов небольших рек, включающих все пояса (Марина, 1987). Условием их успешного применения является полнота выявления флоры (желательно следовать методологии КФ или ЛФ, с инвентаризацией ПФ микро- или мезоэкотопов).

Пространственное разнообразие может быть выражено также через средние величины ВР ЛФ или через нанесение соответствующих конкретных параметров на картосхему, что позволяет проследить закономерности пространственного изменения (флуктуационного, или направленного, типа экотона) этих показателей. В качестве таковых могут быть использованы: 1) ошибка средней, отражающая меру варьирования «квантов РП» — разброс значений; 2) минимум и максимум ВР и их разность; 3) среднее различие (или сходство как дополнительная величина) всех пар ЛФ и ошибка средней; 4) доля среднего ВР от полного ВР фитоценозы (объединения всех ЛФ) или нанесение этой доли во всех «пробах флоры»; 5) число самых редких видов (1 встреча на всю фитоценозу; это может быть реликтовое местонахождение или занос из дальних фитоценоз либо одиночные краевые местонахождения на границе ареала; могут встретиться также уникальные мезо- или даже макроэкотопы, сохранившие комплекс реликтовых популяций; или точечные эндеми).

Начнем с самой краткой общей характеристики таксономического разнообразия региональных флор 6 подпровинций азиатской Арктики по фундаментальным параметрам — числу видов, родов и семейств (табл. 2). Такие сопоставления подробно обсуждались на уровне вида и семейства в предыдущей статье этой серии

ТАБЛИЦА 2

Параметры родовой-видовой и семейственно-видовой структуры флор 6 подпровинций Азиатской Арктики

Таксономические показатели	Локальные флоры подпровинций					
	ЗС	Та	КЧ	ВЧ	ЮЧ	БЧ
Общее число в подпровинции						
видов	387	494	779	417	667	706
родов	150	143	197	110	197	177
семейств	47	48	57	33	56	50
Среднее число видов в роде						
Число	2.58	3.46	3.95	3.79	3.39	3.99
одновидовых родов	92	64	85	54	104	83
дифференциальных родов	16	2	13	0	5	5
Доля дифференциальных родов, %	10.67	1.40	6.60	0.00	2.54	2.82
Число дифференциальных видов	71	66	99	48	46	82
Доля дифференциальных видов, %	18.35	13.36	12.71	11.51	6.90	11.61
Среднее число видов в семействе	8.36	10.19	13.91	12.70	12.00	14.64
Число одновидовых семейств в подпровинции	19	14	16	7	18	11

Примечание. В целом по 6 подпровинциям: родов — 242 (общий список); дифференциальных родов — 39 (16.12 %) (присутствуют только в одной подпровинции), общих родов — 82 (33.88 %) (присутствуют во всех подпровинциях), видов — 1230 (общий список), дифференциальных видов — 412 (33.50 %) (присутствуют только в одной подпровинции), общих видов — 134 (10.89 %) (присутствуют во всех подпровинциях). Подпровинции (здесь и в табл. 3): БЧ — Берингская Чукотка, ВЧ — о-в Врангеля, ЗС — Западно-Сибирская Арктика, КЧ — Континентально-Чукотская подпровинция, Та — Таймырский сектор, ЮЧ — Южная Чукотка.

(Юрцев и др., 2002: табл. 1, 2). Самые богатые по ВР региональные флоры выявлены в Континентально-Чукотской подпровинции (КЧ) — 779 видов и на Чукотском п-ове (Берингская Чукотка, БЧ) — 766 видов. КЧ занимает примерно в 6 раз большую территорию и более полно изучена в западной части (Аннуйское нагорье). Значительно меньшая по площади Южная Чукотка (ЮЧ), лучше изученная в бассейне р. Анадыря, насчитывает 667 видов, а крохотный о-в Врангеля (ВЧ) — 417 видов, почти столько же, сколько обширный Таймырский сектор (Та) (494 вида) и больше, чем обширная Западно-Сибирская Арктика (ЗС) (всего 387 видов) и чем гигантский Канадский Арктический архипелаг.

В более крупных единицах — родах — пропорции всех подпровинций выравниваются: сохраняется лидерство 3 чукотских подпровинций (КЧ — 197 родов, его догоняет ЮЧ — 197, чуть отстает БЧ — 177), видовое разнообразие ВЧ насчитывает 110 родов, она перешла на последнее место, ЗС обгоняет Та (150 и 143). На уровне семейств ситуация иная: о-в Врангеля отстает чуть ли не вдвое: всего 33 семейства против 57 в КЧ, 56 — в ЮЧ, 50 — в БЧ; западные подпровинции составляют отдельную группу переходного уровня: ЗС — 47, Та — 48. Уже из этого беглого обзора можно сделать вывод о затруднении в проникновении на о-в Врангеля множества более южных семейств и о вероятности автохтонного видо- и расообразования на нем, а также о повышенных возможностях для проникновения многих филумов на материковую Чукотку и о переживании на ней флуктуаций климата, морских трансгрессий и оледенений.

По числу одновидовых родов на первом месте ЮЧ (104), на втором — ЗС (92 = 61 %), на третьем и четвертом — КЧ и соответственно БЧ (85 и 83), Та и ВЧ

на предпоследнем (64) и последнем (54) соответственно местах. По числу дифференциальных родов (свойственных только одной фитохории) на первом месте ЗС (16), на втором — КЧ (13), в ЮЧ и БЧ — по 5, Та — 2, на о-ве Врангеля — 0.

Удельное ВР отражается рядом показателей и прежде всего средним ВР ЛФ подпровинции и ее частей, относящихся к той или иной подзоне. Из табл. 3 видно, что среднее ВР локальных флор подпровинций, относящихся к Берингийскому сектору, в 1.5—2 раза выше такового в ЗС (163.8) и Та (171.7), причем из Чукотских подпровинций наивысшее ВР у ЮЧ (345.5), у БЧ — 309.3, у ВЧ — 276.6 и, наконец, у КЧ — 272.9 видов. В сходном отношении находятся флоры 6 подпровинций и по величине максимальных значений ВР ЛФ тех же подпровинций (по данным, полученным изучением 96 модельных ЛФ сети мониторинга): ЮЧ — 399 видов (если расширить сеть ЛФ — 435 видов, ЛФ Шахтерского), ЛФ КЧ — 405, Средний Паляваам (СС28), действительно, максимальное в данной подпровинции, ЛФ БЧ (пос. Янакыннот, СВ23) — 460 (наивысшее ВР, известное пока для ЛФ Арктики) и максимальная ЛФ Врангелевской подпровинции (СW05) — 333; максимальное ВР у таймырских ЛФ в сети из 96 ЛФ — 299 (реально 315 у ЛФ Фадьюкуды), у западносибирских ЛФ — 221 (но это уже северная лесотундра: Сюнай-Сале).

Если же нормировать значения ВР ЛФ через отношение к ВР подпровинции в целом (объединение всех ЛФ подпровинции), окажется, что вместо отличий в 1.5—2 раза у ЛФ разных подпровинций и секторов мы получаем разброс значений

ТАБЛИЦА 3

Некоторые показатели удельного пространственного видового разнообразия флор 6 подпровинций Азиатской Арктики

Таксономические показатели пропорции	Локальные флоры подпровинции					
	ЗС	Та	КЧ	ВЧ	ЮЧ	БЧ
Число ЛФ в подпровинции	17	19	27	7	10	16
Общее число видов в подпровинции	387	494	779	417	667	706
Среднее видовое разнообразие ЛФ	163.76	171.74	272.93	276.57	345.50	309.19
Минимальное видовое разнообразие ЛФ	75	46	121	182	307	187
Максимальное видовое разнообразие ЛФ	221	299	405	333	399	388
Ошибка среднего видового разнообразия	9.20	15.49	11.23	20.15	9.44	13.56
Средняя ДВР	42.32	34.76	35.04	66.32	51.80	43.79
Минимальная ДВР	19.38	9.31	15.53	43.65	46.03	26.49
Максимальная ДВР	57.11	60.53	51.99	79.86	59.82	54.96
Ошибка средней ДВР	2.38	3.14	1.44	4.83	1.42	1.92
Среднее сходство ЛФ в ПП	64.29	56.40	59.61	78.29	70.29	66.57
Среднее различие ЛФ в ПП	35.71	43.60	40.39	21.71	29.71	33.43
Ошибка среднего сходства/различия	1.17	1.14	0.59	1.67	1.21	0.75
Число редких видов (1 встреча в ПП)	67	124	136	67	122	132
Доля редких видов (1 встреча в ПП), %	17.31	25.10	17.46	16.07	18.29	18.70
Число редких видов (2—4 встречи в ПП)	100	116	185	113	200	180
Доля редких видов (2—4 встречи в ПП), %	25.84	23.48	23.75	27.10	29.99	25.50
Число видов со 100 % встречаемостью	24	12	15	136	115	72
Доля видов со 100 % встречаемостью, %	6.20	2.43	1.93	32.61	17.24	10.20

Примечание. ЛФ — локальная флора; ВР — видовое разнообразие (число видов в одной ЛФ); ДВР — доля видового разнообразия (число видов в ЛФ, отнесенное к числу видов в объединении всех ЛФ подпровинции), %; среднее сходство-различие — коэффициент Сьеренсена—Чекановского для пар всех ЛФ в ПП, %; ПП — подпровинция.

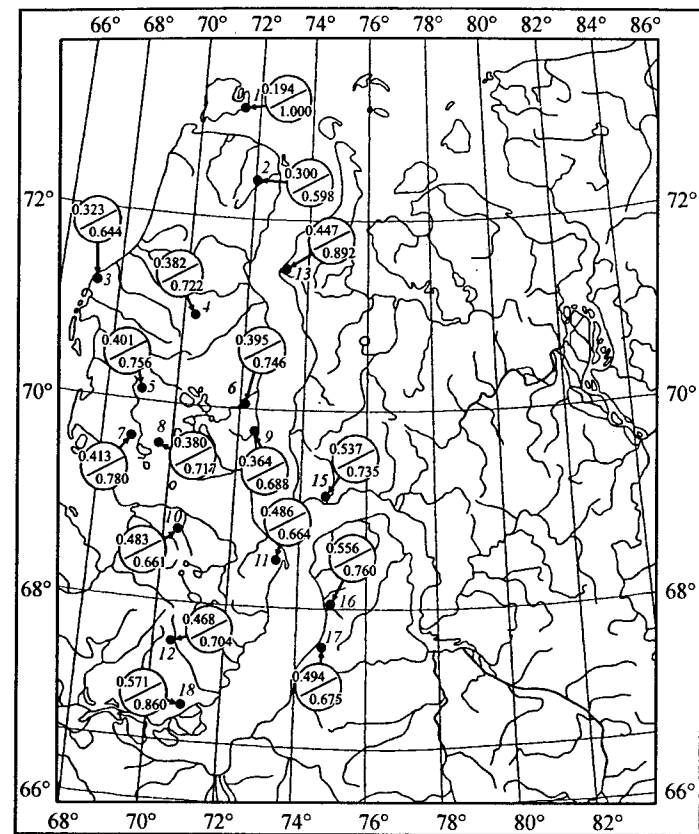


Рис. 6. Доля видового разнообразия в локальных флорах сети мониторинга от объединения локальных флор Ямало-Гыданской подпровинции (числитель) и данной подзоны в той же подпровинции (знаменатель).

Расшифровка номеров пунктов, как на рис. 1.

примерно одинаковый во всех секторах с зональным трендом: понижение доли видового разнообразия ЛФ от видового разнообразия всей подпровинции с юга на север (см. рис. 6—8, числитель), с разбросом значений от 0.1 (высокоарктические тундры — ВА и бедные варианты — СА) до 0.5—0.6 в «богатых» вариантах ЮГ и лесотундры. Среди бедных вариантов северных арктических тундр — о-в Четырехстолбовой, о-в Белый, также бухта Марии Прончищевой. Некоторые варианты северной тайги имеют этот показатель близкий к 0.4 (Черский, Петушки, Билибино). Замечательную аномалию представляют богатые ЛФ о-ва Врангеля (включая анклавы) с долей ВР от ВР всей флоры подпровинции 0.7—0.8. Это говорит о значительной монолитности островной флоры. Знаменатели дроби показывают ДВР от объединения ЛФ той же подзоны и подпровинции — здесь значения индекса существенно выше (значения 1.0 означают отсутствие повторности и не могут быть «приняты всерьез»). В целом же стабилизация разброса значений ДВР говорит о разных уровнях богатства флоры в разных секторах, распределение же ВР на своем уровне осуществляется сходно — в зависимости от подзональной ситуации и факторов энтопия.

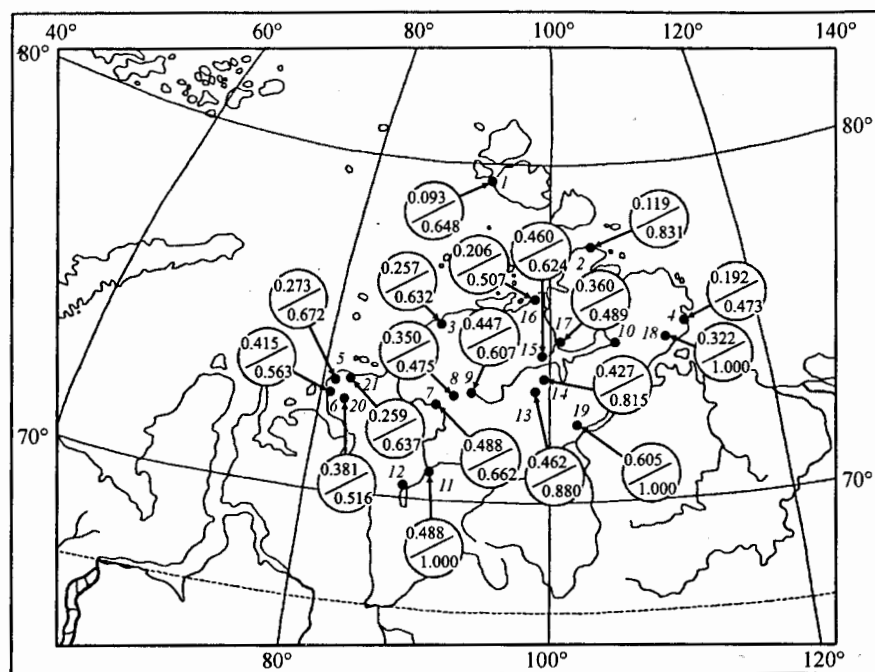


Рис. 7. Доля видового разнообразия в локальных флорах сети мониторинга от объединения локальных флор Таймырской подпровинции (числитель) и той же подзоны в ее пределах (знаменатель).
Расшифровка номеров пунктов, как на рис. 2.

Рассмотрим распределение в 6 подпровинциях индексов, отражающих пространственные тренды ВР (табл. 3).

Ошибка среднего ВР локальных флор отражает степень пространственного варьирования данного показателя. В ВЧ (о-в Врангеля) значение данного показателя в 1.5—2 раза выше такового в остальных подпровинциях; минимальные значения в ЗС (9.20) и в ЮЧ (9.44); в Та — 15.5, в БЧ — 13.5, в ЮЧ — 11.2. Сходное соотношение ошибки средней ДВР: максимальная на ВЧ (4.8), минимальная в КЧ и ЮЧ (1.4), в БЧ — 1.9, в ЗС — 2.4, Та — 3.1. Среднее различие (или среднее попарное сходство — величина дополнительная) минимально между локальными флорами о-ва Врангеля (правда, наши данные относятся прежде всего к богатым ЛФ с анклавами ЮА, но не только к ним): 21.71; 29.7 — в ЮЧ (также ограниченное число ЛФ со слабыми подзональными или ландшафтными различиями); у ЛФ остальных подпровинций различия выше: Та — 43.6, КЧ — 40.4, ЗС — 35.7, БЧ — 33.43. Ошибка среднего сходства/различия также максимальна в ВЧ (1.7), минимальна в КЧ и БЧ (0.6—0.75).

Пространственное видовое разнообразие во многом зависит от распределения очень редких видов (табл. 3), их доли и числа (2 градации: самые редкие — 1 встреча в подпровинции и очень редкие — 2—4). Пока мы располагаем только ориентировочными данными, так как в сеть мониторинга введена только часть ЛФ. На о-ве Врангеля и в ЗС число и доля самых редких видов минимальны (67, доля 16.1—17.3 %); максимальны — в КЧ и БЧ, что соответствует размеру площади и разнообразию ландшафтно-климатических условий. На ВЧ максимально число

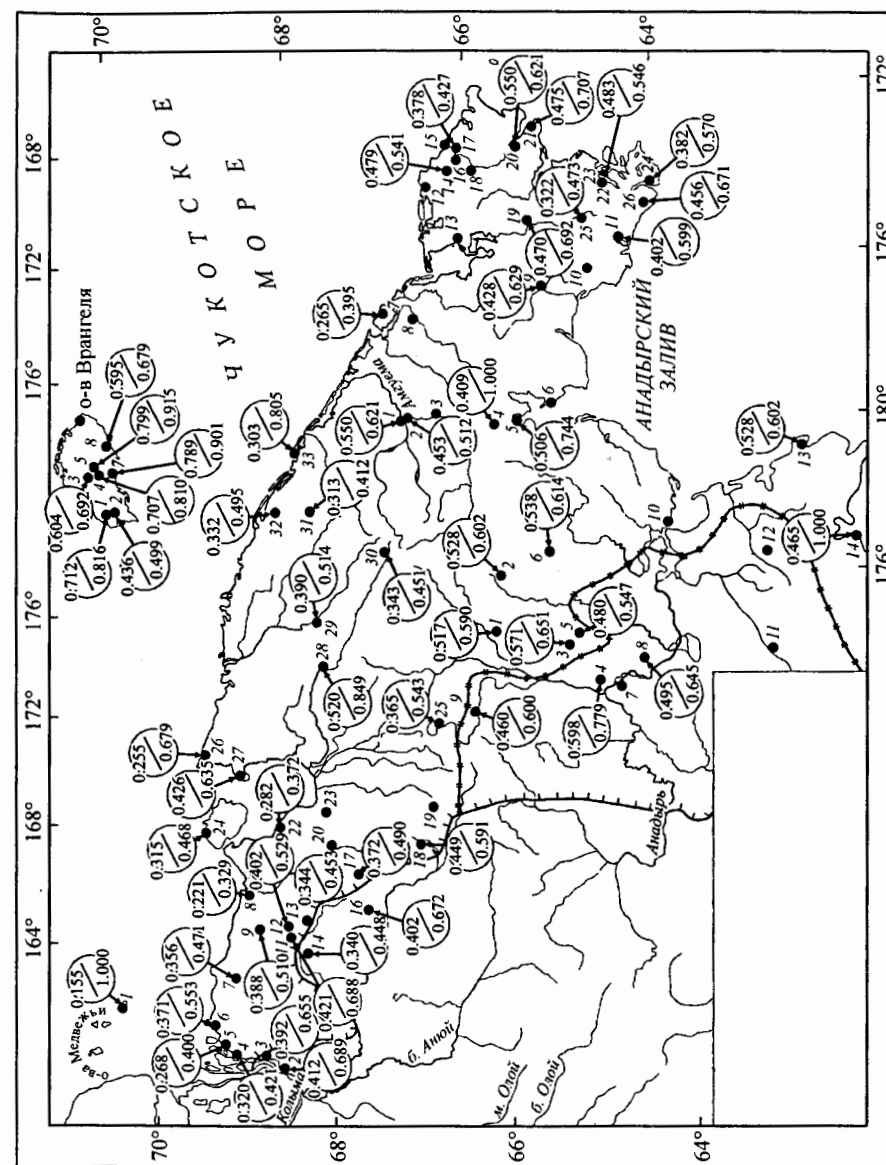


Рис. 8. Доля видового разнообразия в локальных флорах сети мониторинга от объединения локальных флор конкретной подпровинции Чукотской провинции и подзоны в ее пределах.
Обозначения те же, что и на рис. 3.

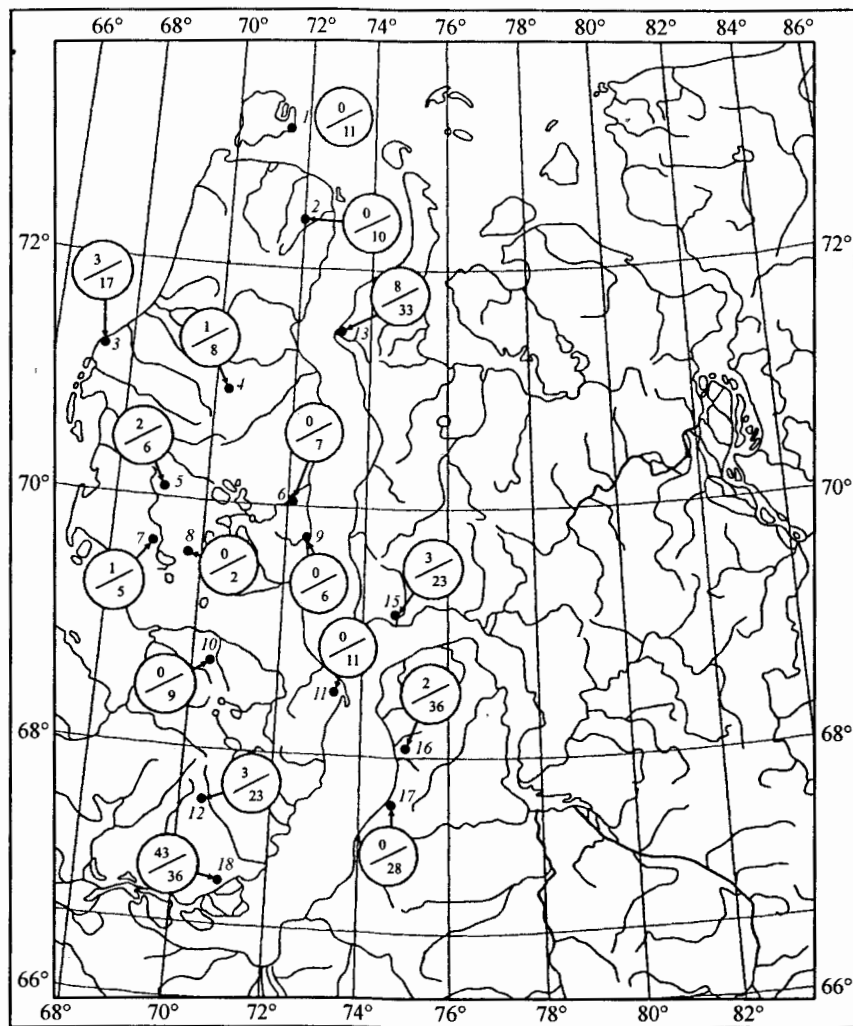


Рис. 9. Распределение самых редких видов (1 встреча в подпровинции) (числитель) и очень редких (2—4 встречи) (знаменатель) в совокупности локальных флор сети мониторинга, Ямало-Гыданская подпровинция.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

видов, встреченных во всех 7 ЛФ: 135; В КЧ — 15, на Та — 12. Из картосхемы (рис. 9—11) видны закономерности распределения редких видов, в частности, их тяготение к самым богатым флорам с высоким разнообразием местоположений и флороценологических комплексов и их сукцессионных стадий, и с большим возрастом и преобладанием флорогенеза. Примечательно, что некоторые чисто тундровые флоры с высоким ВР на контакте 2—3 ландшафтов включают не меньше (иногда немногим меньше или даже несколько больше) крайне редких видов сосудистых растений, чем флоры, существующие в полосе аркто-бореального экотона. Таковы 2 самые крупные ЛФ о-ва Врангеля, рассмотренные выше: бухты Сомни-

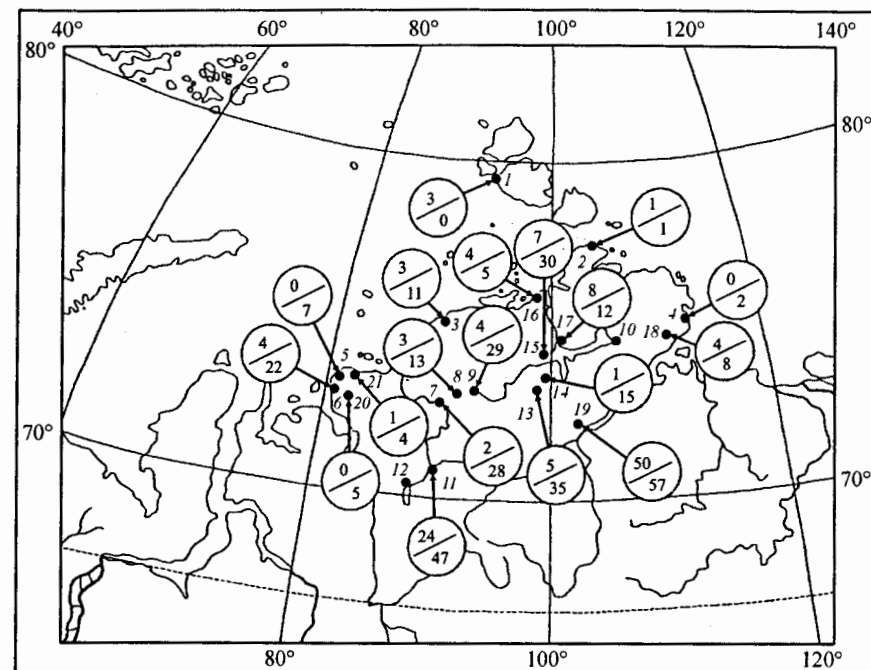


Рис. 10. Распределение самых редких видов (1 встреча в подпровинции) (числитель) и очень редких (2—4 встречи) (знаменатель) в совокупности локальных флор сети мониторинга, Таймырская подпровинция.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

тельной (32 самых редких и 71 очень редких вида, в том числе 2 эндемика) и верховьев р. Неизвестной (соответственно 22 и 76; 3 точечных эндемика) или ЛФ мыса Краузе (22 и 57), или ЛФ Средний Паляваам ((21 и 44; ср. с ЛФ пос. Черский: 25 и 76, ЛФ Петушков: 5 и 37, ЛФ пос. Билибино (10 и 28), ЛФ Мухоморной (27 и 97) или ЛФ Северного Пекульнейвеема (67 и 70) (две последние ЛФ в подзоне крупных стлаников)).

Так, из приведенных данных по уровню и структуре видового разнообразия в разных секторах Азиатской Арктики постепенно складываются портреты фитоценозов, отражающие различия в их истории формирования и возрасте.

В следующем сообщении этой серии мы планируем рассмотреть родовую-видовую структуру ЛФ сети мониторинга биоразнообразия. Далее предстоит рассмотреть структуру некоторых типологических характеристик флор: широтных (зональных), долготных (секторальных), биоморфных (с особым вниманием к распределению жизненных форм древесных растений). Особого внимания заслуживает анализ ЛФ по региональной встречаемости (константности) видов, по стенохорным группам (в том числе эндемикам) и кластерный анализ ЛФ в 3 этапа (Юрцев, Семкин, 1980). Выявленные на массиве 96 ЛФ закономерности будут проверяться на более широком массиве данных.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность своим коллегам из Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, ботаникам учреждений Москвы, Сибири, Дальнего Востока и зарубежным коллегам за предоставление данных и обсуждение результатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49142) и грантов президиума РАН по программе «Научные основы сохранения биологического разнообразия России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики // Комаровские чтения. Л., 1977. Вып. 29. 188 с.
- Беликович А. В. Ландшафтная флористическая неоднородность растительного покрова (на примере модельных районов Северо-Востока России). Владивосток, 2001. 248 с.
- Гамалей Ю. В. Структурно-функциональное разнообразие видов — основа разнообразия флор и типов растительности // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия. СПб., 2000. С. 350—374.
- Золотухин Н. И. Опыт флористических исследований на уровне фитоценозов наименьшего ранга (на примере Алтайского заповедника) // Теоретич. и методич. пробл. сравнительной флористики. Л., 1987. С. 90—104.
- Катенин А. Е. Американские виды *Populus balsamifera* L. (Salicaceae) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (Caprifoliaceae) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 414—421.
- Катенин А. Е. Вторая находка американского вида тополя — *Populus balsamifera* (Salicaceae) на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 104—112.
- Кожеев Ю. П. Анализ флоры Телекайской рощи и ее окрестностей (Центральная Чукотка) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 967—979.
- Мальшиев Л. И. Современные подходы к количественному анализу флоры // Теоретич. и методич. пробл. сравнит. флор. Л., 1987. С. 142—148.
- Марина Л. В. Сравнительный анализ флор речных бассейнов и их экологической структуры // Теоретич. и методич. пробл. сравнит. флор. Л., 1987. С. 107—117.
- Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. Л., 1998. 200 с.
- Петровский В. В. Сосудистые растения острова Врангеля. Аналитический обзор. Магадан. 1988. 36 с.
- Поспелова Е. Б. Сравнительный анализ конкретных флор основных ландшафтов территории Таймырского биосферного заповедника // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия. Л., 2000. С. 129—162.
- Поспелова Е. Б. К флоре сосудистых растений Центрального и Восточного Таймыра. Красноярск, 2002. 76 с.
- Ребристая О. В. Сосудистые растения острова Белого (Карское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 26—36.
- Ребристая О. В. Особенности распространения сосудистых растений на п-ове Ямал (Западно-Сибирская Арктика) // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 84—94.
- Секретарева Н. А. Тундровые плакорные сообщества в районе верховьев р. Неизвестной (остров Врангеля) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 99—107.
- Сочава В. Б. Темнохвойные леса // Растительный покров СССР. М.; Л., 1956. С. 139—216.
- Табача Л. В. Некоторые итоги сравнительного изучения флоры природно-территориальных подразделений Латвии // Теоретич. и методич. пробл. сравнит. флор. Л., 1987. С. 101—109.
- Тахтаджян А. Л. Флористические области Земного Шара. Л., 1978. 248 с.
- Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. РБО. 1931. Т. 16. № 1. С. 71—83.
- Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра // Тр. Полярной Комиссии, 1932—1935. Вып. 8, 13, 25.
- Толмачев А. И. Богатство флор как объект сравнительного изучения // Вестн. ЛГУ. 1970. С. 71—83.
- Хитун О. В. Анализ внутриландшафтной структуры флоры среднего течения реки Халмерьяха (Гыданский п-ов) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 21—39.

Рис. 11. Распределение самых редких видов (числитель) и очень редких (знаменатель) в совокупности локальных флор сети мониторинга, 4 подпровинции Чукотской провинции.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

- Ходачек Е. А. Ботанико-географическая характеристика широтного профиля северо-западного побережья полуострова Таймыр (бассейн реки Ленивой) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 563—582.
- Юрцев Б. А. Ботанико-географический очерк Индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Тр. БИН. Сер. 3: Геоботаника. М.; Л., 1964. Вып. 16. С. 3—82.
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.
- Юрцев Б. А. Мегаберингия и криоксерические этапы истории ее растительного покрова // Комаровские чтения (Владивосток). 1986. Вып. 33. С. 3—53.
- Юрцев Б. А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере о-ва Врангеля) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1436—1447.
- Юрцев Б. А. Плакорные арктические тундры о-ва Врангеля (окрестности бухты Сомнительной) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 298—313.
- Юрцев Б. А. Проблемы выделения тундрового типа растительности // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 30—41.
- Юрцев Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 60—70.
- Юрцев Б. А. Сравнение двух конкретных флор в рамках локальной флоры бухты Сомнительной (о-в Врангеля) // Изучение биоразнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998а. С. 106—112.
- Юрцев Б. А. Ботанико-географическая характеристика подзоны арктических тундр северного побережья Причаунских районов Чукотки // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 1. С. 28—44.
- Юрцев Б. А. Сравнительная флористика в России: вклад школы А. И. Толмачева // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 50—65.
- Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенин А. Е., Королева Т. М., Кучеров И. Б., Петровский В. В., Ребристая О. В., Секретарева Н. А., Хитун О. В., Ходачек Е. А. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 1—28.
- Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Королева Т. М., Кучеров И. Б., Петровский В. В., Ребристая О. В., Секретарева Н. А., Хитун О. В., Ходачек Е. А. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тундры // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.
- Юрцев Б. А., Королева Т. М. Отражение истории Берингии в растительном покрове Северо-Восточной Азии // Дни Берингии. Тр. III Междунар. совещ. Анадырь, 2004. 14 с.
- Юрцев Б. А., Кучеров И. Б. Микропоясный ряд тундровых сообществ северного горного склона (среднее течение р. Паляваа на западе Чукотского нагорья) как отражение градиента нивальности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 22—44.
- Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 57—66.
- Юрцев Б. А., Полозова Т. Г., Секретарева Н. А. Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля. Сообщение 1—2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3—4. С. 79—88, 118—126.
- Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.
- Bay Ch. Floristical and ecological characterization of the polar desert zone of Greenland // J. Veget. Sci. 1997. Vol. 8. P. 685—696.
- Elvebakk A., Elven R., Razzhivin V. Yu. Delimitation, zonal and sectoral subdivision of the Arctic for the Panarctic Flora project // The species concept in the high North. Oslo, 1999. P. 375—386.
- Razzhivin V. Yu. Zonation of the vegetation in the Russian Arctic // The species concept in the high North. Oslo, 1999. P. 113—130.
- Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // Journ. Veget. Sci. 1994. Vol. 5. N 6. P. 765—776.
- Yurtsev B. A. Some problems in the botanical-geographic division of the Northeastern Asia // Bot. Zhurn. 2004. Vol. 89. N 6. P. 908—923.

SUMMARY

This paper continues a series of publications on the results of long (since 1955) floristic investigations by the Laboratory of Far North Vegetation of the Komarov Botanical Institute in the Asian Arctic by the concrete (local) flora method (Yurtsev et al., 2001, 2002); the analysis in many aspects involves the data on 96 local floras (LF) from 6 subprovinces of the Arctic Floristic Region (AFR) having received from the biodiversity monitoring network (at the landscape level); the results are presented on schematic maps and in tables. In the present (the 3rd) publication: 1. The subzonal position of the LFs in the monitoring sites is specified; much greater (1.5—2. times as great) species diversity (SD) of LFs from the same subzones in Chukotka as a part of Beringia as compared to the youngest Yamal-Gydan (West Siberian) subprovince is shown. 2. Five complementary approaches to the arctic-boreal ecotone, i. e. to the area of overlapping marginal parts of the ranges of cryophilous and non-cryophilous (mostly boreal) species, are suggested with gradual (step by step) attenuating of robust woody life forms and, in particular, of gymnosperms (dominating the neighbouring taiga (boreal) zone); form the southern hypoarctic tundra subzone northwards the dominance of decreasing in height woody plants results in the life stratum (hard carcass of phytostroma) getting thinner. 3. Factors controlling a taxonomical diversity (first, species diversity), its increase and supporting are systematized. The methodology is based on the structured concept (model) of a regional flora as a set of concrete or local floras (a sort of «cells» of plant cover). It permits to use the two main techniques: 1) putting on a map the concrete values of the respective parameters of LFs (in the form of circle diagrams or figures in circles); 2) calculating and gathering in a table the mean values reflecting the magnitude and dispersal of concrete parameters. 4. Taxonomical analysis of the richest LFs of 5 subprovinces was performed, which resulted in revealing the factors of increasing SD such as the age of flora, the history of its formation and continuous development on the territory against the background of the natural history of the country as well as the differentiation of its climate and the hard matrix of habitats including lithology. The richest regional floras in Beringia had a long history of continuous development, with long alternating of contrast climate phases, and the highest diversity of habitats. The richest LFs quite often include parts of 2—3 landscapes and/or combination of acidic and basic rocks; sometimes they have a unique meso- or macrohabitat with relict plant complexes (like extensive steppe bluffs in Chukotka tundra or plant groupings around thermic-mineral hot springs) or, among common, species-rich meso- or macrohabitats (but not ubiquitous, intrazonal ones) — sea coast associations or well-developed flood-plains with deep thawed or locally absent permafrost and some allochthonous elements in the partial floras. The combination of the above factors may be different. 5. SD depends on the level of LF richness (special SD) and on spatial diversity of LFs within the phytochorion. An important parameter of special SD is the mean SD of LFs. The factors of spatial diversity are illustrated by comparative analysis of LFs of various subprovinces. Here belongs: a) share of SD (SDS) of local floras forming SD of subprovince or a subzone within it, i. e. the normalized SD — recorded for all individual LFs (a1) and the mean one for the subprovince (a2), the mistake of the mean (b), or (c) SDS from SD of a subprovince. It was shown that the percentage of SD of LF is more or less constant for a certain subzone of different subprovinces despite a big difference (discrepancy) in absolute figures among subprovinces. Other parameters include the distribution of the rarest species among LFs as well as the mean difference in SD of all pairs of LF within the phytochorion combined with the number of LFs per phytochorion.

matical maps and in tables. In the present (the 3rd) publication: 1. The subzonal position of the LFs in the monitoring sites is specified; much greater (1.5—2. times as great) species diversity (SD) of LFs from the same subzones in Chukotka as a part of Beringia as compared to the youngest Yamal-Gydan (West Siberian) subprovince is shown. 2. Five complementary approaches to the arctic-boreal ecotone, i. e. to the area of overlapping marginal parts of the ranges of cryophilous and non-cryophilous (mostly boreal) species, are suggested with gradual (step by step) attenuating of robust woody life forms and, in particular, of gymnosperms (dominating the neighbouring taiga (boreal) zone); form the southern hypoarctic tundra subzone northwards the dominance of decreasing in height woody plants results in the life stratum (hard carcass of phytostroma) getting thinner. 3. Factors controlling a taxonomical diversity (first, species diversity), its increase and supporting are systematized. The methodology is based on the structured concept (model) of a regional flora as a set of concrete or local floras (a sort of «cells» of plant cover). It permits to use the two main techniques: 1) putting on a map the concrete values of the respective parameters of LFs (in the form of circle diagrams or figures in circles); 2) calculating and gathering in a table the mean values reflecting the magnitude and dispersal of concrete parameters. 4. Taxonomical analysis of the richest LFs of 5 subprovinces was performed, which resulted in revealing the factors of increasing SD such as the age of flora, the history of its formation and continuous development on the territory against the background of the natural history of the country as well as the differentiation of its climate and the hard matrix of habitats including lithology. The richest regional floras in Beringia had a long history of continuous development, with long alternating of contrast climate phases, and the highest diversity of habitats. The richest LFs quite often include parts of 2—3 landscapes and/or combination of acidic and basic rocks; sometimes they have a unique meso- or macrohabitat with relict plant complexes (like extensive steppe bluffs in Chukotka tundra or plant groupings around thermic-mineral hot springs) or, among common, species-rich meso- or macrohabitats (but not ubiquitous, intrazonal ones) — sea coast associations or well-developed flood-plains with deep thawed or locally absent permafrost and some allochthonous elements in the partial floras. The combination of the above factors may be different. 5. SD depends on the level of LF richness (special SD) and on spatial diversity of LFs within the phytochorion. An important parameter of special SD is the mean SD of LFs. The factors of spatial diversity are illustrated by comparative analysis of LFs of various subprovinces. Here belongs: a) share of SD (SDS) of local floras forming SD of subprovince or a subzone within it, i. e. the normalized SD — recorded for all individual LFs (a1) and the mean one for the subprovince (a2), the mistake of the mean (b), or (c) SDS from SD of a subprovince. It was shown that the percentage of SD of LF is more or less constant for a certain subzone of different subprovinces despite a big difference (discrepancy) in absolute figures among subprovinces. Other parameters include the distribution of the rarest species among LFs as well as the mean difference in SD of all pairs of LF within the phytochorion combined with the number of LFs per phytochorion.